СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 581.524

Структура, продуктивность и динамика растительного покрова: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Излагаются результаты исследований флористического состава, структуры, закономерностей распределения и продуктивности различных типов растительных сообществ (лугов, степей, горных тундр) и их изменения под влиянием природных и антропогенных факторов. Сборник рассчитан на научных работников и аспирантов.

Ответственный редактор

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

Рецензент

доктор биологических наук профессор **И. К. Киршин**

$С\frac{21006-1641-153(88)}{055(02)7}$ ПВ — 1990

© УрО АН СССР, 1990

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Л. М. МОРОЗОВА

ЗАПАСЫ И СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ИХ ПАСТБИЩНОЙ ДЕГРАДАЦИЕЙ

Под воздействием выпаса изменяется флористический состав травостоя, упрощается его структура. Происходит отчуждение части зеленой массы, вытаптывается поверхностный слой. Все это ведет к уменьшению запаса растительного вещества и значительно меняет его структуру, на что указывают многие исследователи (Иванов, 1958; Семенова-Тян-Шанская, 1977; Титлянова и др., 1983). В данной работе показано изменение запасов надземной фитомассы и ее структуры в связи с пастбищной деградацией степной растительности в условиях Южного Урала.

Исследования проводили в 1981—1985 гг. в Губерлинском мелкосопочнике. Этот район, согласно «Физико-географическому районированию СССР» (1968), относится к Урало-Мугоджарской области, расположенной на крайнем юго-востоке Урала, в Магнитогорско-Орской степной провинции. По ботанико-географическому делению он входит в Заволжско-Казахстанскую степную провинцию (на границе Ергенинско-Заволжской и Западно-Центральноказахстанской подпровинции), в полосу разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Растительность здесь комплексная степная с включением ксерофильных видов (Растительность..., 1980). Климат района резко континентальный, недостаточно увлажненный. Местность с сильно изрезанным рельефом. Склоны сопок покрыты каменистыми осыпями и выходами горных пород. Зональный тип почв — черноземы южные. Но вследствие сильной изрезанности местности преобладают малоразвитые среднещебнисто-каменистые тяжелосуглинистые почвы на элювии плотных пород в комплексе с их выходами до 20—50 %. Мощность их гумусовых горизонтов до 20 см (Почвы Оренбургской области, 1972).

Исследования проводили традиционными геоботаническими методами. На пространственных рядах (Ларин, 1952) косвенными методами (Александрова, 1964) были выделены стадии деградации растительности, заложены стационарные площади для изучения состава, структуры травостоя и определения запа-

сов и структуры надземной фитомассы. Последнюю оценивали методом укосов в показателях ее составных частей: биомассы, ветоши и подстилки (в понимании Гортинского и др., 1973; Семеновой-Тян-Шанской, 1977). Площадки (25×25 см) закладывали на трансектах в тридцатикратной повторности для крупнодерновинно-злаковых сообществ и двадцатикратной — в полынно-типчаковых и однолетниковых сообществах. Травостои срезали на уровне почвы, затем тщательно собирали подстилку. Срезанную фитомассу разбирали на биомассу и ветошь. Биомассу разделяли на злаки, осоки, разнотравье и полынок. Укосы взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Полученные данные обработали статистически, ошибка по общим запасам фитомассы не превышала 10 %, а по составным частям — 15 %.

Подземную фитомассу определяли в одинаковых объемах почвы на разных стадиях деградации. В почве выдалбливали ямки с ровными краями (25×25×25 см) в пятикратной повторности. Всю почву с корнями тщательно собирали в бумажные мешки. Корни, свешивающиеся из стенок ямки, подрезали ножницами. Для отделения мелких корешков от крошки камней использовали свойство пластмассовых предметов наэлектризовываться при натирании и притягивать легкие предметы (в данном случае — корни). Этот простой метод позволяет значительно снизить ошибку взятия образца.

Исследования состава травостоя, его состояния и продуктивности вели на 17 стационарных площадях (10×10 м). Всего взято 1200 укосов надземной фитомассы и 45 образцов подземной.

Изменение степной растительности Южного Урала под воздействием выпаса рассмотрено на примере трех сообществ настоящих дерновинно-злаковых степей в разных условиях рельефа: по ложбинам юго-восточного склона на черноземах южных тяжелосуглинистых средне- и слабокаменистых на элювии плотных пород с мощностью гумусового горизонта до 36 см; по северным выровненным склонам и шлейфу юго-западного на маломощных черноземах южных тяжелосуглинистых среднекаменистых на элювии плотных пород с мощностью гумусового горизонта до 20 см; по хребтам северных склонов на малоразвитых сильно щебнисто-каменистых почвах в комплексе с выходом материнских пород (см. схему).

Запасы надземной фитомассы степных сообществ изучали на профиле 1 в 1982—1983 гг., а на профилях 2—4 в 1983 г. Кроме того, определяли продуктивность некоторых сообществ вне описанных профилей. Погодные условия в этот период не были одинаковыми. В 1982 г. наблюдалась весенняя засуха, дожди прошли только в последней декаде мая. В 1983 г. с весны признаков дефицита влаги не наблюдалось. Растения нормально вегетировали и не выглядели угнетенными. Но вторая половина лета была засушливой. Зима 1981—1982 гг. была мало-

Схема трансформации степных сообществ под воздействием выпаса.

1—4 — профили: *1* — по ложбинам юго-восточного склона; *2* — по выровненным северным склонам; *3* — по шлейфу юго-западного склона; *4* — по хребтам северного склона. И — исходные сообщества (умеренный выпас); I—А, I—III — стадии деградации.

снежной (табл. 1). За декабрь — март выпало всего 44,4 мм осадков; за апрель — май 1982 г.— 56,8 мм. В 1982—1983 гг. зима была более снежной: сумма осадков за декабрь — март равнялась 82,8 мм, но за март, апрель и май осадков выпало меньше, чем в 1982 г.,— 31,2 мм.

Исходя из сказанного можно сделать вывод, что весенняя засуха 1982 г. была обусловлена малоснежной зимой. Недостаточный запас почвенной влаги от снеготаяния явно сказался на жизнедеятельности растений в весенний период. Исследования К. А. Куркина (1986) подтверждают правомерность такого вывода. Его данные показали, что влияние дефицита влажности воздуха на продуктивность фитоценозов нельзя рассматривать вне связи с влажностью почвы. На фоне пониженной влажности почвы возрастающий дефицит влажности воздуха служит сигналом для ускоренного свертывания травами жизнедеятельности. Напротив, при высокой влажности почвы даже самый острый дефицит влажности воздуха не оказывает на продуктивность травостоев существенного влияния.

В 1983 г. среднемесячные температуры за июнь — август были выше, чем в 1982 г. Абсолютные максимумы температуры в июле — августе 1983 г. также выше таковых за 1982 г. (см. табл. 1). Сумма же осадков за все летние месяцы 1983 г. значительно ниже, чем в 1982 г. (97,6 против 209,9 мм). Это и обусловило засушливый период во второй половине лета 1983 г.

ЗАПАСЫ И СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ В НАИМЕНЕЕ НАРУШЕННЫХ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Запасы растительной массы наиболее высокие в сообществах луговых степей, а наименьшие — в каменистых степях, что вполне закономерно в связи с разницей экологических условий их местообитания (табл. 2). Запасы растительного вещества в сообществах настоящих дерновинно-злаковых степей несколько ниже таковых в луговых степях и более чем в 4 раза превышают запасы фитомассы каменистых степей.

Полученные материалы мы сравнили со средними данными по продуктивности степных сообществ в разных районах нашей страны (Титлянова и др., 1983). Общие запасы надземного растительного вещества в луговых степях Губерлинского мелкосопочника и Европы одинаковы. Настоящие степи по запасам надземной фитомассы сходны с луговыми степями Азии. Это можно объяснить расположением района исследований на границе Европы и Азии. Структура фитомассы в сообществах разных подтипов степей одинакового режима использования сходна. Так, соотношение биомассы, ветоши и подстилки в сообществах луговых и настоящих степей сенокосного использования, а также настоящих и каменистых дерновинно-злаковых степей пастбищного использования одинаково.

Таблица 1

Среднемесячные температуры и сумма атмосферных осадков (по данным Ириклинской метеостанции)

Месяц	Среднемесячная температура, °С	Абсолютный температурный максимум, °С	Сумма осадков, мм
Январь	—13,1/—8,4	1,7/2,4	18,2/23,5
Февраль	—16,1/—6,8	—2,5/1,3	2,7/17,1
Март	—9,6/—7,0	3,4/6,9	20,5/24,4
Апрель	7,7/8,9	29,6/25,9	29,9/9,0
Май	14,3/12,4	29,1/26,7	26,9/22,2
Июнь	17,4/18,5	33,7/30,3	94,5/31,5
Июль	21,0/23,3	32,6/38,4	46,2/32,0
Август	18,5/19,1	31,1/37,1	39,1/30,6
Сентябрь	13,9/11,7	30,6/24,6	18,7/13,7
Октябрь	3,5/5,1	22,6/14,4	22,0/18,2
Ноябрь	—3,6/—3,7	5,2/6,6	13,1/13,1
Декабрь	—7,2/—8,1	4,1/1,6	24,8/29,1
Всего:	—	—	386,6/264,4

Примечание. В числителе — данные за 1982, в знаменателе— — за 1983 гг.

Таблица 2

Запасы надземной фитомассы степных экосистем

Подтип степей	Режим использования	Запас, г/м²				
		фитомассы	би массы	некромассы	ветоши	подстилки
Разнотравно-дерновинно-злаковые луговые	Сенокос	570	272	298	192	106
		100	48	52	33	19
Настоящие дерновинно-злаковые	То же	419	201	218	145	73
		100	48	52	35	17
	Пастбища, умеренный выпас	419	166	253	145	108
		100	39	61	35	26
Каменистые петрофитно-разнотравные; дерновинно-злаковые (восточно-ковыльные)	То же	99	69	30	24	6
		100	33	37	28	9
		98	35	63	31	32
		100	36	64	32	32

Примечание: В числителе — усредненные данные за 1982—1983 гг., в знаменателе — процент от общего запаса.

Сравнение общих запасов надземной фитомассы в сообществах настоящих степей разного режима использования показывает, что умеренный выпас не снижает общих запасов фитомассы, но вызывает некоторые изменения в ее структуре, а именно: запасы биомассы снижаются на 10 %, а подстилки, напротив, возрастают за счет стаптывания растений животными. Умеренный выпас мало влияет на величину продукции фитоценозов, но изменяет соотношение мертвого и живого надземного вещества (Злотин и др., 1979; Титлянова и др., 1983).

Запасы некромассы во всех дерновинно-злаковых сообществах разных подтипов степей выше, чем биомассы, примерно на 4 % при сенокосном режиме использования и более чем на 20 % — при умеренном выпасе, что вполне нормально для данного типа степных сообществ (Семенова-Тян-Шанская, 1977).

В сообществах каменистых степей с доминированием петрофитного разнотравья соотношение структурных элементов фитомассы иное. Здесь количество биомассы значительно превышает запасы некромассы, состоящей преимущественно из ветоши. Подстилка составляет примерно $^1/_4$ часть запасов мертвого растительного вещества, что значительно ниже, чем в дерновинно-злаковых сообществах, используемых под выпас.

Таким образом, мало нарушенные хозяйственной деятельностью сообщества разных подтипов степей Губерлинского мелкосопочника создают в благоприятный по увлажнению год 0,4—0,7; 1,7; 2,7 т/га биомассы в каменистых, настоящих и луговых степях соответственно. Запасы надземного растительного вещества и его структура в изученных сообществах соответствуют зональному положению последних. При этом структура надземной фитомассы зависит от доли участия в травостое дерновинных злаков и от режима использования.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЫПАСА НА ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ И ЕЕ СТРУКТУРУ

Результаты наших исследований запасов надземной фитомассы (в том числе биомассы) и их пастбищной динамики представлены на рис. 1. Очевидно, что с усилением пастбищной нагрузки по всем профилям наблюдается снижение запасов надземной фитомассы. Изменение количества растительного вещества при переходе от предпоследней стадии к последней не везде одинаково. Так, для профиля 1 (по данным за два года исследований) характерно понижение запасов фитомассы от I—А стадии к III. Уменьшение запасов фитомассы по всему профилю, включая и последнюю стадию, отмечается и в каменистых степях (профиль 4).

Иная тенденция прослеживается при переходе от II стадии к III на профилях 2 и 3. Здесь количество растительного вещества на III стадии значительно увеличивается, что объясняется

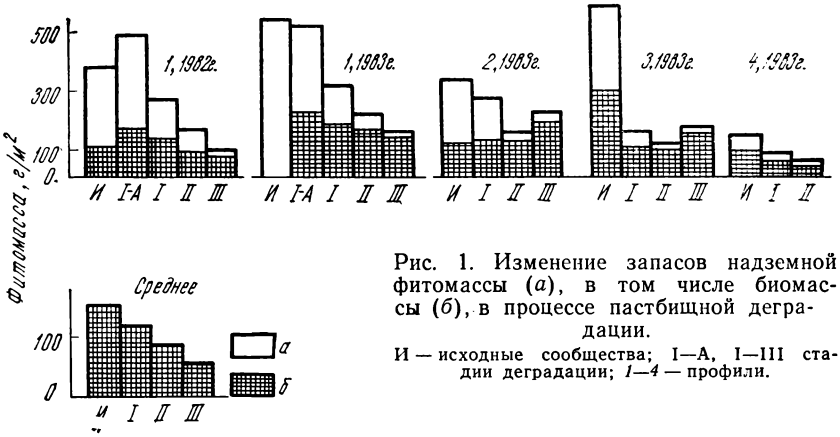


Рис. 1. Изменение запасов надземной фитомассы (*а*), в том числе биомассы (*б*), в процессе пастбищной деградации.

И — исходные сообщества; I—А, I—III стадии деградации; *1—4* — профили.

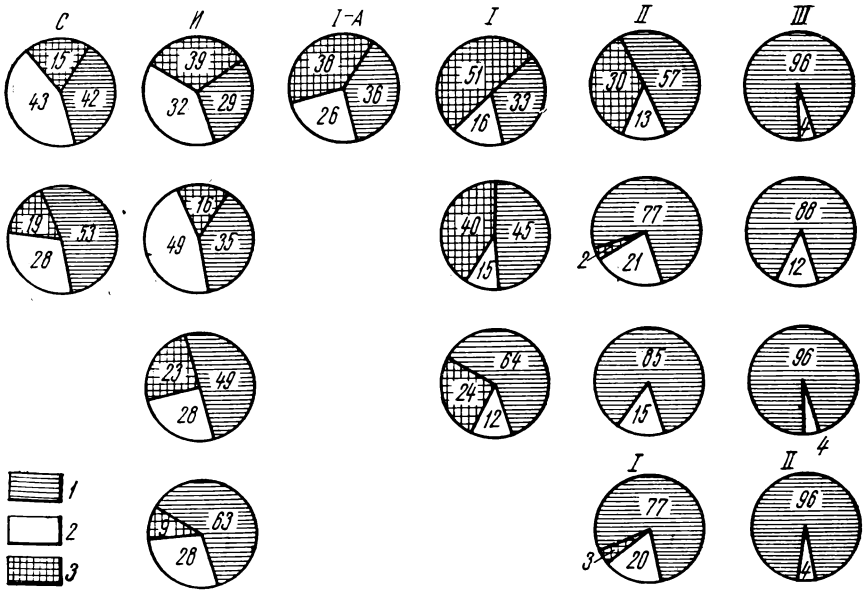


Рис. 2. Изменение структуры надземной фитомассы под воздействием выпаса.

С — косимая степь; И — исходные сообщества (умеренный выпас); I—А, I—III — стадии деградации.

1 — биомасса, *2* — ветошь, *3* — подстилка.

бурным развитием спорыша при отсутствии выпаса и вытаптывания в период взятия образцов. Можно считать, что выявленные запасы фитомассы максимальны при данных эдафических условиях, увлажнении и видовом составе.

Как показали наблюдения в 1984—1986 гг., сообщества спорыша очень неустойчивы к вытаптыванию. При выпасе и прогоне копыта коз тонут в верхнем рыхлом слое почвы, повреждая корневую систему растений и перемешивая надземную и подземную части растений с почвой. На месте уничтоженного спорышевого сообщества разрастаются единичные распластанные кустики амарантов (белого и жминдовидного) и лебеды татарской. Продуктивность снижается почти до нуля. При отсутствии выпаса сообщество спорыша восстанавливается.

В целом запасы фитомассы снижаются в процессе деградации: по профилям 1, 3, 4 — в 3—4 раза, по профилю 2 — в 2 раза. Изменение запасов биомассы в процессе деградации сходно с изменением количества надземной фитомассы, но выражено менее четко. Это можно объяснить взаимозаменяемостью видов. Сравнение средних запасов биомассы по каждой стадии всех рассмотренных профилей (см. рис. 1) выявило уменьшение их в процессе деградации в 2,5 раза. Во столько же раз снижаются кормовые ресурсы пастбищ и их скотоемкость.

Тенденция к уменьшению абсолютных запасов биомассы от исходного сообщества к последней стадии деградации сопровождается возрастанием доли биомассы в фитомассе от 35—49 до 96 % (рис. 2). Относительные запасы некромассы при умеренном выпасе (исходные сообщества) больше, чем при сенокосном режиме использования, на 13—18 %. С увеличением пастбищной нагрузки от I стадии к III происходит постепенное снижение как абсолютных запасов некромассы, так и ее доли в составе фитомассы. На последних стадиях деградации доля некромассы не превышает 4—12 % от надземной фитомассы. При этом абсолютные и относительные запасы ветоши и подстилки изменяются по-разному.

Запасы ветоши при увеличении пастбищной нагрузки постепенно уменьшаются. Ее относительное количество в надземной фитомассе снижается от 28—49 % в исходных сообществах до 4—12 % на последних стадиях деградации. Изменение абсолютных и относительных запасов подстилки не однозначно. В целом прослеживается увеличение ее количества до I стадии деградации, где фитомасса на 24—51 % состоит из подстилки. На следующих стадиях наблюдается снижение запасов этого структурного элемента фитомассы до нуля.

Разные тенденции в изменении абсолютных и относительных запасов отдельных структурных элементов фистомассы (биомассы, ветоши и подстилки) с заменой сенокосного режима использования травостоя умеренным выпасом и с увеличением пастбищной нагрузки приводят к значительной перестройке их

соотношения в составе фитомассы. Гистограмма (см. рис. 2) отражает изменения структуры надземной фитомассы в процессе пастбищной деградации растительных сообществ. На последних стадиях деградации всех рассмотренных профилей некромасса состоит только из ветоши, а фитомасса почти полностью из биомассы, так как доля ветоши незначительна. Изменение структуры надземной фитомассы в степях вследствие снижения доли ветоши и подстилки в процессе пастбищной деградации в 2—5 раз и более было отмечено другими исследователями (Горшкова, Гринева, 1977; Злотин и др., 1979; Шатохина, 1986; и др.).

На стадиях выгонов на почве имеются мертвые остатки растений, состоящие из стеблей полыни, сухих веток и корней кустарников, которые очень медленно минерализуются. По массе эти остатки могут превышать запасы подстилки на предыдущих стадиях, но не играют присущей степному войлоку (подстилке) средообразующей роли: не прикрывают почву от перегрева, не задерживают влагу и т. д. Поэтому можно считать, что подстилка здесь не накапливается из-за отсутствия основных ее образователей — дерновинных злаков. Небольшое количество ветоши, образовавшейся на последних стадиях деградации, быстро стаптывается, измельчается копытами животных и выдувается ветром. Отсутствие крупных дерновинных злаков способствует этому.

Таким образом, перевыпас приводит к значительному снижению запасов ветоши в составе фитомассы и к полному уничтожению важного структурного элемента травостоя — подстилки — хранилища зольных элементов и питательных веществ, обогащающих почву. Это отрицательно влияет на водный и термический режимы почвы, способствует ее иссушению, нарушает биогеохимический круговорот экосистем (Раменский, 1938; Семенова-Тян-Шанская, 1977; Горшкова, 1973). Отсутствие подстилки ставит весь режим функционирования фитоценоза в зависимость от погодных условий (Шатохина, 1986б). Графическое изображение (рис. 3) выявило одинаковый в принципе ход кривых, отражающих изменение каждого из структурных элементов фитомассы (биомассы, ветоши и подстилки) с изменением режима использования и с увеличением пастбищной нагрузки. Только на профиле 4 (каменистые степи), где дерновинные злаки не играют главной фитоценотической роли, не происходит накопления подстилки. Относительно небольшие ее запасы уже на I стадии уменьшаются в 3 раза, а на последней она отсутствует.

Таким образом, результат воздействия выпаса на степную растительность почти не зависит от видового состава и экологии сообществ. Снижение запасов надземной фитомассы сопровождается значительными изменениями ее структуры, сходными для сообществ настоящих и каменистых степей. При выпасе

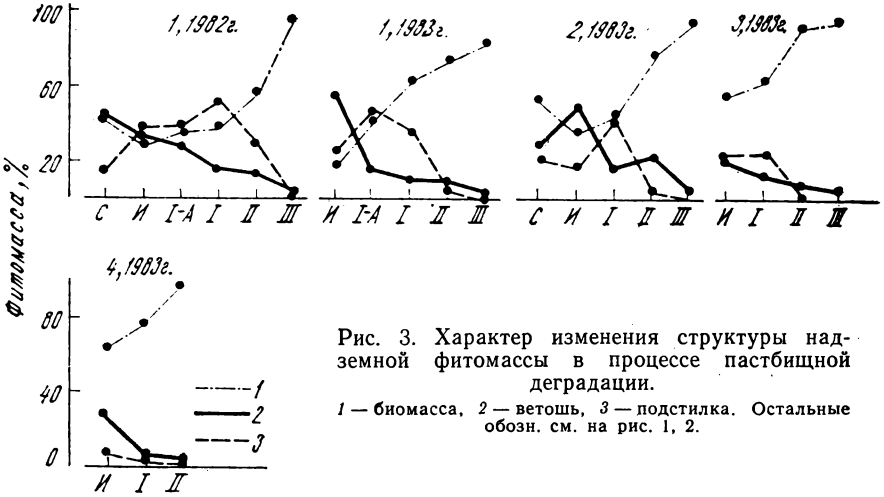


Рис. 3. Характер изменения структуры надземной фитомассы в процессе пастбищной деградации.

1 — биомасса, *2* — ветошь, *3* — подстилка. Остальные обозн. см. на рис. 1, 2.

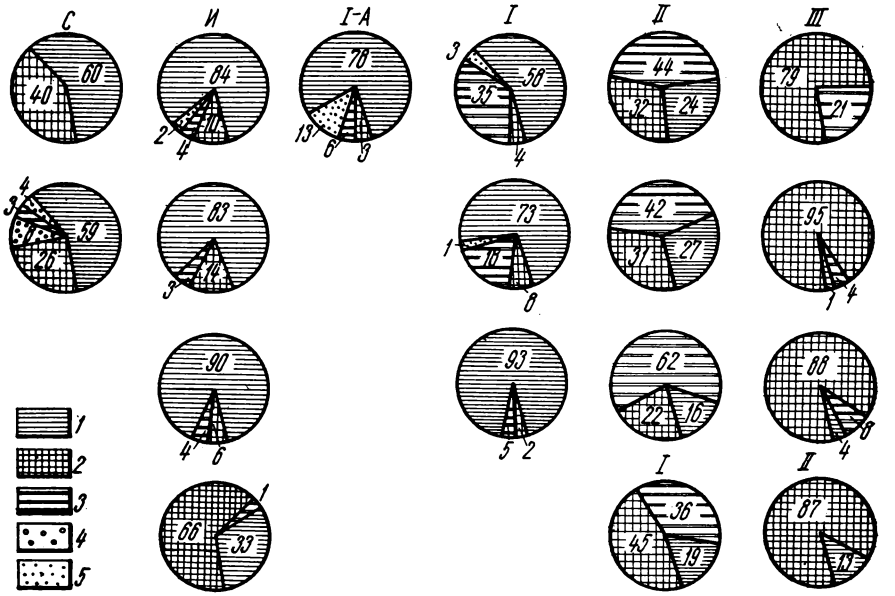


Рис. 4. Изменение структуры биомассы под воздействием выпаса, %.

1 — дерновинные злаки; *2* — разнотравье; *3* — полынок; *4* — бобовые; *5* — осока. Остальные обозначения см. на рис. 1, 2.

коз в разнотравно-дерновинно-злаковых сообществах значительное количество полезной в кормовом отношении фитомассы (биомассы) переводится в подстилку, т. е. теряется.

Наряду с изменением структуры надземной фитомассы при выпасе происходит перестройка структуры биомассы (рис. 4). В косимой богаторазнотравно-дерновинно-злаковой степи биомасса на 59—60 % состоит из степных крупнодерновинных злаков. Разнотравье составляет 33—40 %. На северном склоне (профиль 2) $^1/_4$ от группы разнотравья — бобовые. Это единственное сообщество, где группа бобовых была выделена. На всех других участках бобовые малообильны. Чаще других встречаются малопоедаемый вид *Oxytropis pilosa* или хорошо поедаемый *Medicago falcata*. Однако единичное распространение этих видов не позволило учесть их биомассу.

В биомассе исходных сообществ (умеренный выпас) настоящих степей доля злаков увеличивается до 83—90 %, а разнотравья снижается на 20—30 % по сравнению с косимой степью. Это объясняется тем, что виды степного разнотравья быстро выпадают из травостоя при выпасе. Наши исследования показали, что первыми исчезают корневищные виды.

Иное соотношение злаков и разнотравья в биомассе исходного сообщества каменистых степей. Здесь биомасса на 66 % состоит из разнотравья, злаки же играют второстепенную роль. С увеличением пастбищной нагрузки по всем профилям происходит снижение доли злаков во много раз. На последних стадиях деградации их фитоценотическая роль снижается почти до нуля. В каменистых степях дерновинные злаки заменяются однолетним злаком *Setaria viridis*, поэтому тенденция снижения их доли здесь выражена не так четко.

Доля разнотравья в сообществах настоящих степей с увеличением пастбищной нагрузки начинает возрастать со II стадии деградации за счет внедрения сорных однолетников. На последних стадиях биомасса почти полностью состоит из разнотравья. В каменистых степях его участие в надземной биомассе снижается на I стадии деградации на 21 %, а на последней — возрастает до 87 %.

Полынок *Artemisia austriaca* на сенокосных участках встречается редко. Умеренный выпас не способствует его массовому распространению, но с увеличением пастбищной нагрузки он постепенно разрастается. Его доля в биомассе возрастает и на II стадии деградации (для каменистых степей — на I) достигает максимальных величин (60, 42, 44, 36 % на профилях 1, 2, 3, 4 соответственно); на последних стадиях снижается в 2—10 раз.

Доля осоки (*Carex supina*) в общей биомассе невелика во всех сообществах. По ложбинам склонов она более обильна и сохраняется до последней стадии деградации в небольших количествах под защитой кустарников.

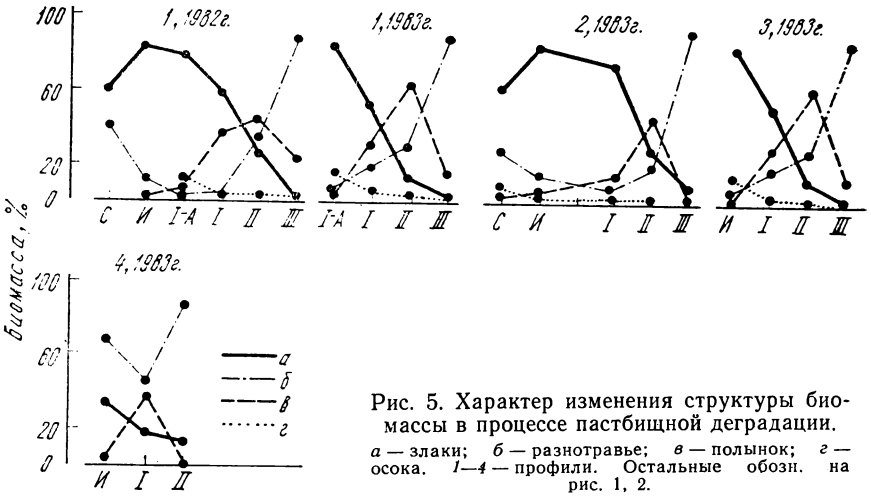


Рис. 5. Характер изменения структуры биомассы в процессе пастбищной деградации.

а — злаки; *б* — разнотравье; *в* — полынок; *г* — осока. *1—4* — профили. Остальные обозн. на рис. 1, 2.

Изменение структуры биомассы при разных режимах использования (сенокосном и пастбищном) и при увеличении пастбищной нагрузки представлены графически (рис. 5), что позволило выявить очень близкий характер хода кривых всех агроботанических групп по всем профилям. Достаточно наглядно отражены отмеченные тенденции в изменении соотношения структурных элементов биомассы в степных сообществах при усилении пастбищной нагрузки.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЫПАСА НА ЗАПАСЫ ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ В ДЕРНОВИННО-ЗЛАКОВЫХ СООБЩЕСТВАХ НАСТОЯЩИХ СТЕПЕЙ

Под воздействием выпаса в степных сообществах происходит уменьшение запасов не только надземной, но и подземной фитомассы, на что указывает ряд исследователей (Семенова-Тян-Шанская, 1951; Герцык, 1955; Иванов, 1958; Шатохина, 1986, б; и др.). По данным В. В. Иванова (1958), даже умеренный выпас, практически не изменяющий видовой состав сообществ, снижает загрузку почвы корнями в 2 раза, а усиленный, полностью меняющий флористический состав,— более чем в 3 раза.

В результате наших исследований получены аналогичные данные. Наряду с уменьшением количества надземной фитомассы по стадиям деградации происходит снижение запасов подземной фитомассы: на I стадии пасквальной деградации — в 1,1—1,6 раза (профили 2 и 3), на II стадии — в 2 (профиль 3) и даже в 3 раза (профиль 1). На последних стадиях деграда-

ции количество подземной фитомассы уменьшается в 3,4—4,6 раза против исходных сообществ.

Таким образом, на всех профилях отмечено снижение запасов подземной фитомассы при увеличении пастбищной нагрузки, г/м^2:

Профиль	Исходное сообщество	Стадии деградации I	II	III
1	2411	—	714	520
2	1298	1141	—	382
3	1177	736	650	—

Запасы подземной фитомассы в сообществах по ложбинам (профиль 1) больше как в исходном сообществе, так и по всем стадиям деградации. Снижение насыщенности почвы корнями существенно уменьшает ее защищенность от водной и ветровой эрозии. Наши наблюдения показали, что склоны сопок с деградированной растительностью после сильных ливней покрываются многочисленными промоинами и издали выглядят вертикально расчерченными.

Итак, воздействие выпаса на первичную продукцию степных сообществ очевидно. Запасы фитомассы, как надземной, так и подземной, в процессе деградации уменьшаются в 3—4 раза. Снижение запасов надземной биомассы по стадиям деградации прослеживается не на всех рассмотренных профилях. На последней стадии может наблюдаться увеличение ее количества в связи с массовым разрастанием однолетников. Однако средние запасы биомассы по всем профилям уменьшаются в процессе деградации в 2,5 раза. Во столько же раз снижаются продуктивность совхозных пастбищ и их скотоемкость.

Усиленные пастбищные нагрузки приводят к перестройке структуры надземной фитомассы: уничтожается подстилка, доля ветоши уменьшается в несколько раз, а биомассы — возрастает до 96 % на последней стадии. Большие изменения происходят и в структуре биомассы. Значимость дерновинных злаков снижается почти до нуля, но возрастает доля полынка и группы однолетних трав.

Таким образом, в процессе пастбищной деградации наравне с изменением видового состава степных сообществ, нарушением вертикальной и горизонтальной структуры травостоя существенно снижаются запасы надземной фитомассы (в том числе биомассы). Происходит полная перестройка структуры надземного растительного вещества. Все это сказывается на скорости вовлечения в круговорот химических элементов (Горшкова, Гринева, 1977) и ведет к существенному нарушению сложившегося и относительно стабильного биологического круговорота, к обеднению веществом и энергией степного ландшафта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—451.

Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности // Проблемы биогеоценологии. М., 1973. С. 58—71.

Горшкова А. А. Пастбища Забайкалья. Иркутск: Кн. изд-во, 1973. 159 с.

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

Герцык В. В. Влияние выпаса на растительность, влажность и структуру почв // Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника. Курск, 1955. Вып. 3. С. 269—291.

Злотин Р. И., Ходашева К. С., Казанская Н. С. и др. Антропогенные изменения экосистем настоящих степей // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1979. № 5. С. 5—18.

Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 288 с.

Куркин К. А. Системная специфика программирования продуктивности надземной массы луговых фитоценозов // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986. С. 29—34.

Ларин И. В. Изучение влияния выпаса на растительность // Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге Европейской части СССР. М., 1952. С. 70—77.

Почвы Оренбургской области / Под общ. ред. В. Д. Кучеренко. Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд.-во, 1972. 126 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое использование земель // Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. С. 165—307.

Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Роль растительности в развитии эрозионных процессов на Приволжской позвышенности // Тр. БИН АН СССР. Сер. III, Геоботаника. Л., 1951. Вып. 7. С. 114—133.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л.: Наука, 1977. 190 с.

Титлянова А. А., Френч Н. Р., Злотин Р. И., Шахотина Н. Г. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. Сообщение 1 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1983. Вып. 2. С. 9—21.

Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц / Ред. Н. А. Гвоздецкий. М.: Изд-во МГУ, 1968. 576 с.

Шатохина Н. Г. Продуктивность степей Западной Сибири и Северного Казахстана // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1986 а. № 5. С. 96—104.

Шатохина Н. Г. Влияние хозяйственной нагрузки на структуру степей Западной Сибири и Казахстана // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986б. С. 64—67.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

А. В. АБРАМЧУК, П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО СУХОДОЛЬНОГО ЛУГА ПРИ РАЗНЫХ УРОВНЯХ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Дефицит кормовых угодий в Нечерноземной зоне Урала и Приуралья неуклонно возрастает. Неумеренные пастбищные и сенокосные нагрузки привели во многих районах к истощению естественных лугов, снижению их продуктивности и ухудшению кормовых достоинств травостоя. В связи с этим возникает необходимость разработки научных основ повышения продуктивности и улучшения кормовых достоинств травостоя естественных лугов путем внесения удобрений. Исследования в этом направлении проводились в ряде районов СССР (Алтунин, 1983; Бахарь, Рабцевич, 1983; Друзина и др., 1987; Работнов, 1973; Ромашов, 1969). Однако для Урала и Приуралья таких разработок нет.

Задача нашего исследования — установить влияние нарастающих доз азотных удобрений (на фоне фосфорных и калийных) на флористический состав, структуру и продуктивность суходольного луга. При этом особое внимание уделяли закономерностям вертикального распределения надземной и подземной фитомассы.

РАЙОН И ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на западном склоне Среднего Урала на территории совхоза «Староуткинский» в подзоне южной тайги. В качестве объекта был избран участок суходольного мелкозлаково-разнотравного луга с преобладанием *Trollius europaeus, Cirsium heterophyllum, Alchemilla murbeckiana, Agrostis tenuis*. Этот луг сформировался на месте ранее вырубленного леса и длительное время использовался в качестве сенокоса. Луга такого типа широко распространены на Среднем Урале.

Во флоре изученного участка насчитывается 55 видов цветковых растений, относящихся к 19 семействам, 44 родам (табл. 1). Наиболее представлены семейства мятликовых —

Таблица 1

Флористический состав травостоя опытного участка

Вид	Экологическая группа	Ценотическая группа	Тип феноло-гического развития	Продолжительность жизни	Тип корневой системы и побегообразование	Способ перезимовывания	Кормовая ценность
Злаки							
Agrostis gigantea . . .	М	лг	пл	мн	кк	Гкр	7
A. tenuis	М	лг	пл	мн	кх	Гкр	4
Anthoxanthum odoratum	М	лг	рсл	мн	рд	Гкр	3
Dactylis glomerata . .	М	лг	рсл	мн	рд	Гкр	7
Deschampsia caespitosa	ГМ	лг	рсл	мн	пд	Гкр	3
Elytrigia repens	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	6
Festuca pratensis . . .	М	лг	рсл	мн	рд	Гкр	8
F. rubra	М	лг	рсл	мн	крд	Гкр	6
Phleum pratense . . .	М	лг	пл	мн	рд	Гкр	7
Poa pratensis	М	лг	рсл	мн	крд	Гкр	7
Бобовые							
Lathyrus pratensis . .	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	7
L. vernus	М	л	пв	мн	дк	Гкр	2
Trifolium medium . . .	М	л	рсл	мн	дк	Гкр	7
T. pratense	М	лг	рсл	ми	дст	Гкр	7
T. repens	М	лг	рсл	мн	нзст	Гкр	8
T. spadiceum	ГМ	лг	рсл	о	кст	Т	4
Vicia cracca	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	7
V. sepium	М	л	пв	мн	дк	Гкр	7
Разнотравье							
Achillea millefolium . .	М	лг	пл	мн	дк	Гкр	4
Aegopodium podagraria	ГМ	л	рсл	мн	дк	Гкр	3
Alchemilla murbeckiana .	М	лг-л	пв	мн	кк	Гкр	5
A. tubulosa	М	лг-л	пв	мн	кк	Гкр	5
Ajuga reptans	ГМ	л	пв	мн	кк	Гкр	1
Archangelica officinalis .	М	л	пл	д	дст	Гкр	2
Asarum europaeum . .	М	л	пв	мн	кк	Гкр	Я
Betonica officinalis . .	М	л	рсл	мн	кстк	Гкр	1
Campanula patula . . .	М	лг	рсл	д	кст	Т	3
Cerastium holosteoides .	М	лг	пв	мн	дк	Гкр	3
Cirsium heterophyllum .	М	лг-л	рсл	мн	дк	Гкр	1
Coronaria flos-cuculi . .	МГ	лг-б	рсл	мн	кк	Гкр	1
Dianthus deltoides . . .	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	2
Filipendula ulmaria . .	МГ	лг-б	рсл	мн	дк	Гкр	3
Galium aparine	МГ	лг-б	рсл	о	кст	Т	В
G. boreale	М	л	пл	мн	дк	Гкр	В
G. mollugo	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	В
Geranium sylvaticum . .	М	л	пв	мн	кк	Гкр	2
Hieracium pratense . .	М	лг	рсл	мн	кстк	Гкр	Я
Hypericum perforatum .	М	лг-л	пл	мн	дк	Гкр	Я
Leucanthemum vulgare .	М	лг	рсл	мн	кстк	Гкр	2
Melampyrum pratense .	М	лг-л	рсл	о	кстк	Т	1
Polemonium coeruleum .	ГМ	лг-л	пл	мн	кк	Гкр	3

Окончание табл. 1

Вид	Экологическая группа	Ценотическая группа	Тип фенологического развития	Продолжительность жизни	Тип корневой системы и побегообразование	Способ перезимовывания	Кормовая ценность
Potentilla erecta . . .	ГМ	лг	пв	мн	кк	Гкр	2
Prunella vulgaris . . .	ГМ	лг	рсл	мн	кк	Гкр	2
Ranunculus acer . . .	М	лг	пв	мн	кстк	Гкр	Я
Rhinanthus vernalis . .	М	лг	рсл	о	кст	Т	В
Rumex acetosa . . .	ГМ	лг	рсл	мн	кк	Гкр	В
Solidago virgaurea . .	М	л	пл	мн	кк	Гкр	2
Stellaria graminea . . .	М	лг	рсл	мн	дк	Гкр	Я
Succisa pratensis . . .	ГМ	лг-л	пл	мн	кстк	Гкр	2
Thalictrum simplex . .	М	лг	рсл	мн	кстк	Гкр	1
Trollius europaeus . . .	ГМ	лг-л	пв	мн	кстк	Гкр	Я
Veratrum lobelianum . .	ГМ	лг	пл	мн	кк	Кр	Я
Veronica chamaedrys . .	М	лг-л	пв	мн	дк	Гкр	2
Viola canina	М	лг	пв	мн	дк	Гкр	1
V. mirabilis	ГМ	лг-л	рсл	мн	кк	Гкр	1

Условные обозначения.

М— мезофиты; ГМ — гигромезофиты; МГ — мезогигрофиты; лг — луговые; л — лесные; лг-л — лугово-лесные; лг-б — лугово-болотные; пв — поздневесенние; рсл — раннесреднелетние; пл — позднелетние; о — однолетники; д — двулетники; мн — многолетники; дк — длиннокорневищные; кк — короткокорневищные; крд — корневищно-рыхлодерновинные; рд — рыхлодерновинные; дст — длинностержнекорневые; кст — короткостержнекорневые; кстк — кистекорневые; изст — надземностелющиеся; Гкр — гемикриптофиты; КР — криптофиты; Т — терофиты; Я — ядовитые; В — вредные; 1—2 — с низким, 3—4 — средним, 5—8 — высоким качеством фитомассы.

10 видов (18,5 %), бобовых — 8 (14,8 %), астровых — 5 (9,3 %). Основу флористического состава образуют мезофиты — 39 видов (72,2 %), существенна примесь гигромезофитов (*Potentilla erecta, Trollius europaeus, Veratrum lobelianum* и др.) — 12 видов (22,2 %). Участие в травостое мезогигрофитов (*Filipendula ulmaria, Coronaria flos-cucli* и др.) незначительно — 3 вида (5,6 %). В фитоценотическом спектре преобладают собственно луговые виды (*Agrostis tenuis, Festuca pratensis, Lathyrus pratensis* и др.) — всего 31 (57,4 %). На долю лесных (*Galium boreale, Ajuga reptans, Asarum europaeum* и др.) и луговолесных (*Trollius europaeus, Viola mirabilis, Cirsium heterophyllum*) видов приходится 20,3 и 16,7 % соответственно. Кроме того, в небольшом количестве отмечены лугово-болотные (*Filipendula ulmaria, Coronaria flos-cuculi, Galium aparine*) виды (5,6 %). Большинство растений относится к многолетним — 48 видов (88,9 %), 7,4 % составляют однолетники (*Trifolium spadiceum, Rhinanthus vernalis, Melampyrum pratense*). Двулетники представлены двумя видами: *Campanula patula, Archangelica officinalis* (3,7 %). Выражен моховой покров из *Aulacomnium palustre, Climacium dendroides, Thuidium abietinum, Rhytidiadelphus calvescens*.

По фенологической ритмике в травостое можно выделить

Динамика видового состава на фоне возрастающих доз

Название растений	Вариант опыта			
	Контроль	P60K60 — фон		Фон + N 30
	А	А	Б	А
Злаки				
Agrostis gigantea	sol.	sol.	sol.	sp.
A. tenuis	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$
Anthoxanthum odoratum	sp.	sp.	sp.	sp.
Dactylis glomerata	sol.	sol.	sol.-sp.	—
Deschampsia caespitosa	sol.-sp.	sp.	sol.	sp.
Elytrigia repens	sol.	—	—	—
Festuca pratensis	sol.-sp.	sp.	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$
F. rubra	sol.	sol.	sol.	sol.
Phleum pratense	—	—	—	sol.
Poa pratensis	sol.-sp.	sp.	sp.	sp.
Бобовые				
Lathyrus pratensis	sol.	sp.	sp.	sol.
L. vernus	sol.	sol.	sol.	sol.
Trifolium medium	sol.-sp.	sp.	sp.	sol.-sp.
T. pratense	sol.-sp.	sp.	sp.-cop.$_1$	sp.
T. repens	sol.	sp.	sp.	sol.
T. spadiceum	sol.	sol.	sol.	sol.
Vicia cracca	sol.	sp.	sp.	sol.
V. sepium	sol.	sp.	sp.	sol.
Разнотравье				
Achillea millefolium	sol.-sp.	sol.	sol.	sol.
Aegopodium podagraria	sol.	sol.	sol.	—
Ajuga reptans	sol.	sol.	sol.	sol.
Alchemilla murbeckiana	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_2$
A. tubulosa	sp.	—	—	—
Archangelica officinalis	—	—	sol.	—
Asarum europaeum	sol.	sol.	sol.	—
Betonica officinalis	—	—	sol.	—
Campanula patula	sol.	sol.	sol.	sol.
Cerastium caespitosum	sol.	—	sol.	—
Cirsium heterophyllum	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$
Coronaria flos-cuculi	sol.	—	—	sol.
Dianthus deltoides	sol.	—	sol.	sol.
Filipendula ulmaria	sol.	sol.	sol.	sol.
Galium aparine	—	sol.	sol.	—
G. boreale	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.	sp.
G. mollugo	—	—	sol.	—
Geranium sylvaticum	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.	sol.-sp.
Hieracium pratense	sol.	sol.	sol.	sol.
Hypericum perforatum	sol.-sp.	sol.	sol.	sol.
Leucanthemum vulgare	sol.-sp.	sol.-sp.	sol.-sp.	sp.
Melampyrum pratense	sol.	sol.	sol.	sol.-sp.
Polemonium coeruleum	sol.	—	sol.	—

Таблица 2

азотных удобрений в 1983 (*А*) и 1986 (*Б*) гг., кг/га

Вариант опыта						
Фон+N 30	Фон + N 60		Фон + N 90		Фон + N 120	
Б	А	Б	А	Б	А	Б
sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$
cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$
sp.	sp.	sp.	sp.	sp.cop,$_1$	sp.	sp.-cop.$_1$
sol.	sol.	sol.-sp.	—	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.
sol.-sp.	sp.	sp.	sol.-sp.	sol.-sp.	sp.	sol.-sp.
—	—	sol.-sp.	—	sp.	—	sp.
cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_1$	cop.$_2$
sol.	sol.	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.
sol.	—	sol.-sp.	—	sol.-sp.	sol.	sp.
sp.	sp.	sp.-cop.$_1$	sp.	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	cop.$_1$
sol.-sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
—	sol.	—	sol.	—	sol.	—
sol.-sp.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	—
sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
sol.-sp.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	—
—	sol.	—	sol.	—	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.	sol.-sp,
sp.	sol.	sol.	sp.	sp.	sp.	sp.
sol.	—	—	—	—	sol.	—
cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	sp.-cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	sp.-cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	sp.-cop.$_1$
sol.	—	sol.	—	—	—	—
sol.	—	sp.	—	sol.-sp.	—	sol.
—	—	—	—	—	—	—
sol.	—	—	—	—	—	—
sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—
sol.	—	—	—	—	—	—
sp.-cop.$_1$	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	sp.-cop.$_1$
sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—
sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.-sp.	sol.
—	—	—	sol.	—	sol.	—
sol.	sol.	sol.-sp.	sp.	sp.	sp.	sol.
sol.	—	—	—	—	—	—
sp.	sp.	sol.	sp.	sol.-sp.	sp.	sol.-sp.
sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
sol.	sp.	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.
sol.	sol.	—	—	—	—	—
sol.	—	—	—	—	—	—

Название растений	Вариант опыта			
	Контроль	P60K60 — фон		Фон + N 30
	А	А	Б	А
Potentilla erecta . . .	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.	sp.
Prunella vulgare . . .	sol.-sp.	sol.	sol.-sp.	sol.
Ranunculus acer . . .	sol.	sol.	sol.	sol.
Rhinanthus vernalis . .	sol.-sp.	sol.-sp.	sol.-sp.	sp.
Rumex acetosa	sol.	—	—	sol.
Solidago virgaurea . .	sol.	sol.	sol.	sol.
Stellaria graminea . . .	sol.	sol.	sol.	—
Succisa pratensis . . .	sol.	sol.	sol.	sol.
Thalictrum simplex . .	sol.	sol.	sol.	sol.
Trollius europaeus . . .	$cop._2$	$cop._1$	$cop._1$	$sp.-cop._1$
Veratrum lobelianum . .	sol.-sp.	sol.-sp.	sol.	sol.
Veronica chamaedrys . .	sol.	sol.-sp.	sp.	sol.
Viola canina	sol.	sol.	sol.	sol.
V. mirabilis	sol.	sol.	sol.	—
Всего видов:	50	44	50	42

три группы растений: с поздневесенними сроками цветения (конец мая — начало июня) — *Vicia sepium, Trollius europaeus, Ajuga reptans*; раннесреднелетними (июнь — начало июля) — *Festuca pratensis, Elytrigia repens, Dactylis glomerata, Trifolium pratense*; цветущие в позднелетнюю фазу развития луга (конец июля — август) — *Hypericum perforatum, Agrostis tenuis, Phleum pratense, Solidago virgaurea.* Подавляющее число видов, слагающих травостой опытного участка, характеризуется поздневесенними и раннесреднелетними сроками цветения, что связано с сенокосным режимом использования.

По типу корневых систем и характеру побегообразования (Ларин, 1969) выделяются следующие основные группы: длиннокорневищные (например, *Elytrigia repens*), короткокорневищные (*Agrostis gigantea*), корневищно-рыхлодерновинные (*Poa pratensis*), рыхлодерновинные (*Festuca pratensis*), плотнодерновинные (*Deschampsia caespitosa*), длинностержнекорневые (*Trifolium pratense*), короткостержнекорневые (*Melampyrum pratense*), кистекорневые (*Ranunculus acer*), надземностелющиеся (*Trifolium repens*).

Питательная ценность травостоя невысокая: 33,0 % видов имеют низкие, 18,5—25,9 % — высокие показатели кормового достоинства. Кроме того, встречаются вредные (*Galium aparine, Rumex acetosa* и др.) и ядовитые (*Hypericum perforatum, Veratrum lobelianum, Ranunculus acer*) виды, на их долю прихо-

Вариант опыта						
Фон + N 30	Фон + N 60		Фон + N 90		Фон + N 120	
Б	А	Б	А	Б	А	Б
sol.	sp.	sol.-sp.	sp.	sp.	sp.	sol.-sp.
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
sol.	sol.	—	sol.	—	sol.	—
sol.	—	sol.	—	—	—	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
sol.	sol.	—	sol.	—	sol.	—
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
sp.-cop.$_1$	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	sp.	cop.$_{1-2}$	sp.
sol.-sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.
sp.	sol.	sol.-sp.	sol.-sp.	sol.-sp.	sp.	sol.-sp.
sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—
—	—	—	—	—	sol.	—
48	42	42	41	34	42	27

дится соответственно 9,6 и 13,0 % от всего видового состава. Как видно, в травостое опытного участка (контроль) доминируют многолетние мезофиты с поздневесенними и раннесреднелетними сроками цветения. Преобладающий тип корневой системы — корневищный. По способу перезимовывания доминируют гемикриптофиты. Кормовая ценность травостоя невысокая.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыт проводили в течение четырех лет (1983—1986) в следующих вариантах: I — контроль (без удобрений); II — PK (фон); III — PK+N 30 кг/га; IV — PK+N 60; V — PK+N 90; VI — PK+N 120 кг/га. Фосфорные и калийные удобрения (двойной суперфосфат и хлористый калий) вносили в дозах по 60 кг/га действующего вещества, а азотные (аммиачная селитра) — в возрастающих дозах от 30 до 120 кг/га действующего вещества. Удобрения вносили в один прием — ранней весной, в фазе весеннего отрастания трав. Размер делянок 10 м^2 (2×5 м), учетная площадь 4 м^2 (1×4 м), повторность восьмикратная.

Для определения запаса надземной фитомассы травостой срезали на уровне поверхности почвы. Укосы разбирали в свежем виде по агроботаническим группам (злаки, бобовые, разно-

травье). Кроме того, отдельно учитывали доминирующие виды. Разобранные укосы высушивали и взвешивали в воздушно-сухом состоянии.

Для выявления стратификации (послойного распределения по вертикальному профилю) надземной фитомассы срезали травостой у поверхности почвы на площадках (0,15×1 м) в четырех повторностях. Полученный укос (снопик) травостоя разрезали, начиная от основания срезанных стеблей на отрезки: 0—7 см, 7—10, 10—20, 20—30 см и т. д. Затем в каждом отрезке выделяли фракции (листья, соцветия и стебли), которые высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали.

Для определения запаса подземной фитомассы использовали круглый стальной бур с внутренним диаметром 80 мм (площадь сечения 50 см^2). Образцы брали послойно через каждые 5 см в восьмикратной повторности. Почву с подземными частями растений промывали в ситах в проточной воде. Отмытую фитомассу высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение соотношения компонентов

За четыре года наблюдений (1983—1986) под влиянием удобрений произошли качественные изменения в фитоценозе. Особенно резко изменился видовой состав в вариантах V и VI, где доза азота превышала 60 кг/га действующего вещества. Для этих вариантов характерно существенное обеднение флористического состава: если на контрольном участке присутствует 50 видов, то в варианте VI на четвертый год исследований в травостое отмечено только 27 (табл. 2). Из травостоя выпали лесные виды (*Asarum europaeum, Ajuga reptans, Viola canina, V. mirabilis*), а также некоторые лугово-лесные (*Polemonium coeruleum, Betonica officinalis, Solidago virgaurea*). Сократилось число представителей лугового разнотравья (*Coronaria flos-cuculi, Dianthus deltoides*), а также синантропных видов (*Rumex acetosa, Melampyrum pratense, Galium aparine, G. mollugo*). Нельзя не обратить внимание на почти полное исчезновение бобовых (за исключением *Trifolium pratense*). Впрочем, на контрольном участке они встречались изредка, но не вносили существенного вклада в состав надземной биомассы.

Внесение удобрений привело к перераспределению соотношения видов в травостое. Если на контрольном участке из злаков доминировали такие виды, как *Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum*, то под воздействием азотных удобрений резко возросло обилие *Agrostis gigantea*, активно стал внедряться в травостой *Phleum pratense* — вид, отсутствующий в варианте без удобрений.

Таблица 3

Изменение вертикального распределения фитомассы под влиянием удобрений: 1983 (А) и 1986 (Б) гг.

Вариант опыта	Высота подъяруса, см			Уровень сосредоточенности основной части фитомассы (85 %), см	Фитомасса, %			
					ниже уровня скашивания (0—7 см)		выше 50 см	
	I	II	III		А	Б	А	Б
Контроль (б/у)	50	25	10	0—20	34,4	36,7	—	—
Р60К60 (фон)	60	25	10	0—25	32,2	33,9	3,0	4,3
Фон+N30	80	35	15	0—30	27,4	27,7	4,3	5,9
Фон+N60	90	45	20	0—40	28,6	25,8	4,5	11,9
Фон+N90	110	45	20	0—50	17,9	16,3	9,3	14,1
Фон+N120	120	50	20	0—60	15,8	14,4	13,6	19,4

Овсяница луговая (*Festuca pratensis*) и мятлик луговой (*Poa pratensis*) положительно реагировали на все дозы азотных удобрений. Причем овсяница оказалась самым продуктивным видом в фитоценозе: в варианте VI ее биомасса на четвертый год внесения удобрений увеличилась в 29 раз по сравнению с контролем и составила 291,4 г/м^2 (рис. 2). Мятлик луговой сформировал наибольшую продукцию также при внесении азота в дозе 120 кг/га, где его масса возросла в 7,9 раза. Такие виды, как полевица тонкая и душистый колосок, имели незначительные колебания массы по вариантам. В целом при улучшении обеспеченности питательными веществами продуктивность злаков существенно возрастает. Максимальное увеличение отмечено в варианте VI, где биомасса злаков достигла 516,9 г/м^2, что составляет 80,9 % от общего запаса надземной фитомассы.

Участие бобовых в сложении травостоя невелико. В варианте, где вносились только фоновые фосфорно-калийные удобрения, биомасса бобовых увеличилась в 2,5—4,8 раза по сравнению с контролем, особенно на четвертый год исследований, когда доля бобовых достигла 15 % от общей надземной фитомассы (рис. 1). При внесении достаточно высоких доз азота (90 и 120 кг/га) бобовые на четвертый год исследований полностью выпали из травостоя в связи с тем, что густая сомкнутость препятствует их развитию.

Из группы разнотравья на контрольном участке преобладает купальница европейская (*Trollius europaeus*). Обильны бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*) и манжетка (*Alchemilla murbeckiana*). Под влиянием удобрений соотношение их по массе существенно изменилось. Биомасса купальницы уменьшилась во всех вариантах. Особенно заметное снижение отмечено в 1986 г. при внесении азотных удобрений в дозах 90—120 кг/га (рис. 2). Если на неудобряемом участке биомасса

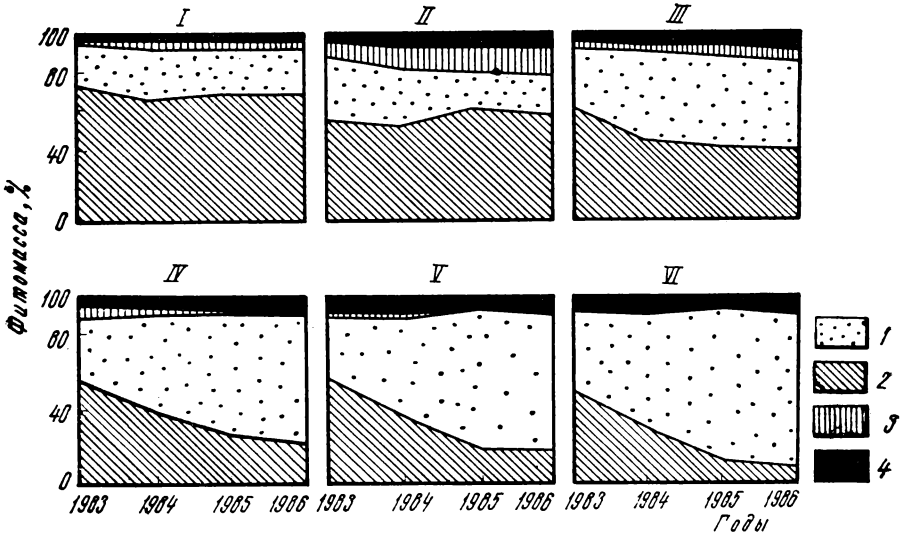


Рис. 1. Изменение процентного соотношения агроботанических групп травостоя за период эксперимента.

I—VI — варианты опыта. *1* — злаки; *2* — разнотравье; *3* — бобовые; *4* — ветошь.

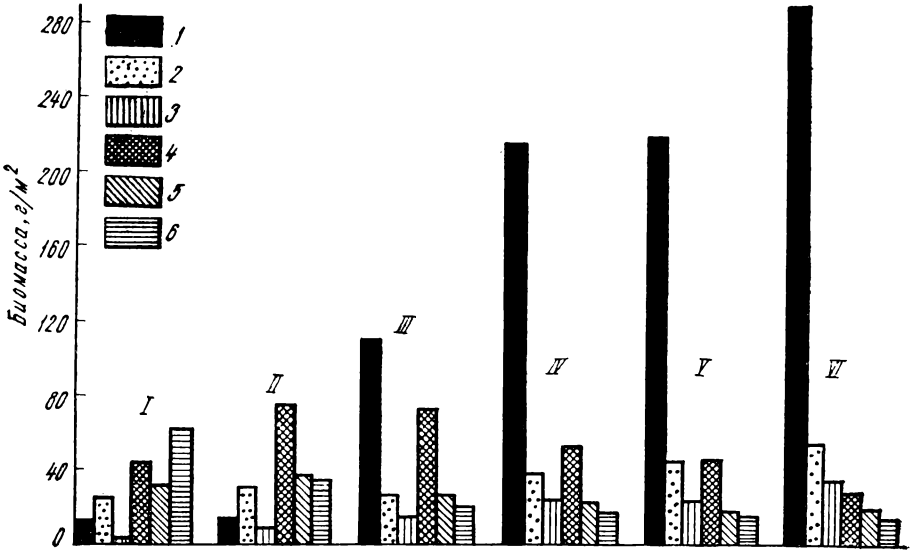


Рис. 2. Реакция основных видов трав на внесение удобрений.

I — VI — варианты опыта. *1 — Festuca pratensis; 2 — Agrostis tenuis; 3 — Poa pratensis; 4 — Alchemilla murbeckiana; 5 — Cirsium heterophyllum; 6 — Trollius europaeus.*

купальницы составляет 61,7—62,9 г/м² (29,7—23,6 % от общей надземной фитомассы), то в варианте VI ее участие в 1986 г. снизилось до 12,8 г/м² (2 %). Отмечено уменьшение биомассы манжетки и бодяка разнолистного при увеличении доз азотных удобрений. Для группы разнотравья характерна четко выраженная тенденция сокращения продуктивности в зависимости от доз азотных удобрений. Минимальная масса — в варианте VI, где участие разнотравья в общем запасе не превышает 10 %.

Как видно, нарастающие дозы азотных удобрений на фоне фосфорно-калийных оказывают избирательное влияние на видовой состав травостоя. При этом возрастает роль злаков, ценных по своим кормовым достоинствам (*Festuca pratensis, Agrostis gigantea, Phleum pratense* и др.), уменьшается доля разнотравья и бобовых. Если в первый год исследования коэффициент флористического сходства между контрольной и опытными площадками достигал 89,9%, то после четырех лет внесения азотных удобрений в дозе 120 кг/га он снизился до 65 %.

Изменение стратификации надземной и подземной фитомассы

Исходный травостой опытного участка низкорослый, слабо расчленен на три подъяруса: первый (50 см) образуют овсяница луговая, полевица тонкая и др.; второй (25—30 см) — мятлик луговой, душистый колосок, герань лесная, манжетка и др.; третий (10—15 см) — фиалка удивительная (*Viola mirabilis*), гвоздика-травянка (*Dianthus deltoides*), вероника дубровка (*Veronica chamaedrys*) и др. В целом для контрольного участка исследуемого луга характерен укороченный вертикальный профиль травостоя с большой насыщенностью нижних горизонтов надземными органами. В горизонте до высоты скашивания (0—7 см) сосредоточено 34,4—36,7 % общей фитомассы травостоя (см. табл. 3). Таким образом, при скашивании треть фитомассы остается в виде стерни.

Внесение фосфорно-калийных удобрений лишь незначительно влияет на стратификацию надземной фитомассы (рис. 3). Однако внесение азотных удобрений в дозах 30 и 60 кг/га (на фоне РК) вызывает существенное изменение вертикальной структуры травостоя. Высота его увеличивается до 80—100 см. За счет перераспределения фитомассы ее доля в горизонте 0—7 см уменьшается по отношению к общей надземной фитомассе до 27,4—25,8 %. В связи с этим сокращаются возможные потери части урожая при скашивании. Распределение фитомассы по горизонтам становится более равномерным. Бóльшая ее часть (85 %) сосредоточена в горизонте 0—45 см, около 10 % — в горизонте 30—50 см, а выше 50 см — 5,9—11,9 %.

Внесение азотных удобрений в дозах 90 и 120 кг/га на фоне РК вызывает увеличение высоты травостоя более чем в 2 раза

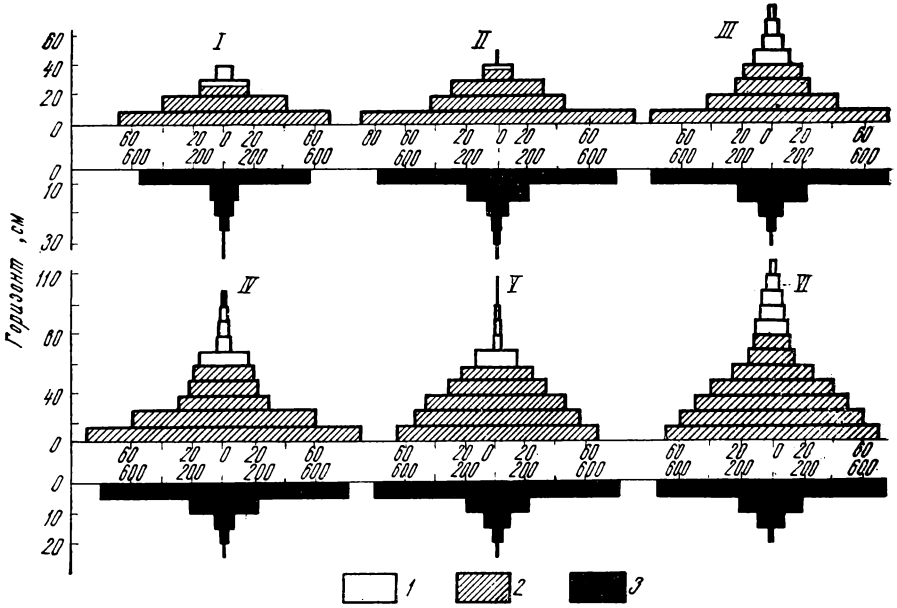


Рис. 3. Изменение стратификации фитомассы (г/м²) под влиянием удобрений.
I—VI — варианты опыта. *1+2* — вся надземная, *2* — 85 % надземной, *3* — подземная фитомасса.

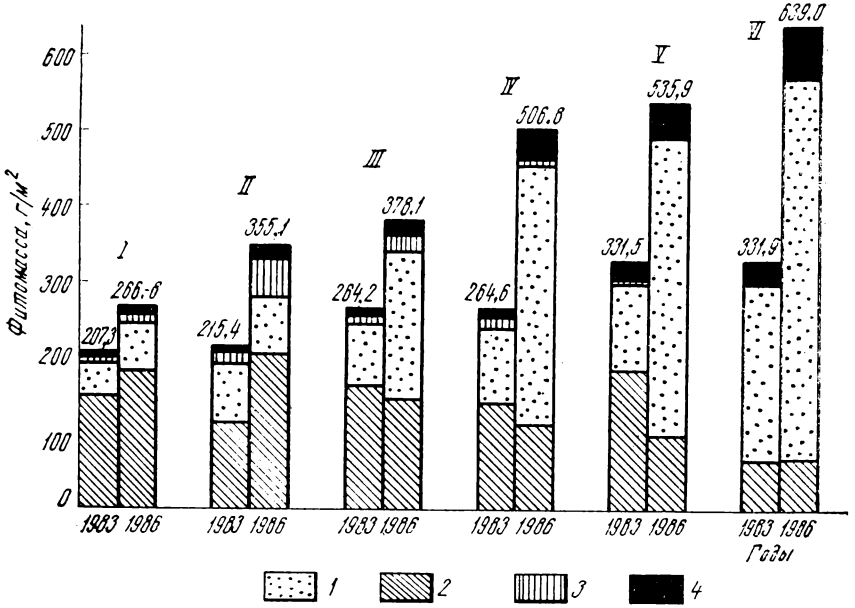


Рис. 4. Изменение продуктивности и количественного соотношения агроботанических групп травостоя.
I—VI — варианты опыта. *1* — злаки; *2* — разнотравье; *3* — бобовые; *4* — ветошь.

по сравнению с контрольным участком (до 120 см) с существенным снижением доли фитомассы в приземном слое 0—7 см (14,4—15,8 %). Фитомасса в верхнем горизонте (выше 50 см) достигает 14,1—19,4 % ее общего запаса. Бо́льшая часть надземной фитомассы (85 %) сосредоточена в горизонте 0—60 см.

Представляет интерес изменение соотношения между фитомассой листьев и стеблей. Наибольшая доля массы листьев (219,6 г/м², или 82,3 %) и самая низкая доля массы стеблей (47,2 г/м², или 17,7 %) отмечены на контрольном участке. Отношение массы листьев к массе стеблей 4,6 : 1. Значительное преобладание фитомассы листьев связано с тем, что в травостое доминирует разнотравье с крупными листьями (*Alchemilla murbeckiana, Trollius europaeus* и др.).

При внесении возрастающих доз азотных удобрений в травостое изменяется соотношение как массы отдельных видов, так и основных компонентов надземной фитомассы. Такие изменения наиболее существенны в варианте VI, где фитомасса листьев достигает 383,4 г/м², а стеблей — 255,6 г/м². Причем отношение массы листьев к массе стеблей становится 1,5 : 1. В этом случае доля листьев увеличивается в 1,8 раза, а стеблей — в 5,4 раза по сравнению с контрольным участком. Такое резкое возрастание массы стеблей по отношению к массе листьев связано, с одной стороны, со снижением в травостое доли крупнолистного разнотравья, а с другой — с увеличением доли злаков (Гребенщикова, Работнов, 1974; Работнов, 1973), у которых при внесении минеральных удобрений возрастает количество генеративных побегов, отличающихся меньшей облиственностью.

Внесение удобрений оказывает значительное влияние и на вертикальное распределение подземной фитомассы. Как на контрольном участке, так и при внесении разных доз азотных удобрений, основная масса корневых систем (73,1—85,5 %) сконцентрирована в верхнем (0—5 см) слое. По мере перехода к более глубоким горизонтам запас подземной фитомассы резко снижается. В первые два года он возрастает преимущественно за счет освоения корневыми системами поверхностного (0—10 см) слоя почвы, так как здесь сосредоточены вносимые питательные вещества. В последующие годы наблюдается снижение продуктивности подземной массы, особенно в вариантах V, VI. На контрольном участке в горизонте 0—10 см содержится 1146,0—1303,8 г/м² фитомассы (83,8—89,0 %), а в варианте VI — 1921,3—2676,5 г/м² (90,7—92,4 %). Особенно существенно изменился запас подземной фитомассы в горизонте 20—30 см. На контрольном участке здесь сосредоточено 96,0 г/м² (7,0 %), а в варианте VI — 20,0 г/м² (0,7 %) фитомассы. Следовательно, при внесении удобрений развитие корневых систем вглубь прекращается, запас массы подземных органов в горизонте 20—30 см уменьшается в 4,8 раза по сравнению с контрольным вариантом.

Таблица 4

Изменение биологической продуктивности суходольного луга в результате четырехлетнего внесения удобрений

Вариант опыта (доза удобрений, кг/га)	Запас фитомассы, г/м²					Отношение надземной фитомассы к подземной
	надземной			подземной	общий	
	живой	мертвой *	всего			
Контроль	258,8	8,0/7,4	274,2	1465,7	1739,9	1:5,4
Р60К60 (фон)	337,0	18,1/27,1	382,2	1984,3	2366,5	1:5,2
Фон+N30	348,2	29,9/40,2	418,3	2197,4	2615,7	1:5,3
Фон+N60	465,1	41,7/59,5	566,3	2280,6	2846,9	1:4,0
Фон+N90	494,3	41,6/79,1	615,0	2229,8	2844,8	1:3,6
Фон+N120	584,0	55,0/95,0	734,0	2117,5	2851,5	1:2,9

* В числителе — прикрепленной, в знаменателе — неприкрепленной.

Нарастающие дозы азотных удобрений вызывают изменение отношения надземной массы к подземной: на контрольном участке оно составляет 1 : 5,4, а в вариантах V, VI — соответственно 1 : 3,6 и 1 : 2,9.

Изменение продуктивности

Изменение биологической продуктивности суходольного луга под влиянием удобрений более ярко прослеживается по данным четвертого года наблюдений (табл. 4), когда обнаруживается и последствие доз, внесенных в первые годы. Полученные результаты свидетельствуют о том, что внесение удобрений в нарастающих дозах влечет за собой увеличение общего запаса фитомассы (надземной и подземной) в 1,7 раза (1739,9 г/м² — в варианте I, 2851,5 г/м² — в варианте VI). Наименьший прирост общей биологической продуктивности отмечен под влиянием лишь фоновых фосфорно-калийных удобрений. Причем как надземная, так и подземная фитомасса в этом варианте возросла на 13,5—13,9 %. Внесение низких доз азотных удобрений (вариант III) влияет незначительно на запас как надземной фитомассы (приращение составляет 144,1 г/м², или 52,6 %), так и подземной (731,7 г/м², или 49,9 %).

По мере возрастания доз азотных удобрений наблюдается существенное увеличение надземной фитомассы (рис. 4). Самый значительный ее прирост отмечен при внесении максимальной дозы азота (фон+N 120 кг/га), он достиг 459,8 г/м² (167,7 %). В ходе эксперимента прослежено существенное изменение соотношения агроботанических групп: если в контроле в составе травостоя преобладало разнотравье при меньшем участии злаков и незначительном — бобовых, то на четвертый год в вари-

анте VI формируется травостой в основном злакового состава. На запас подземной фитомассы удобрения оказывают менее выраженное влияние. Внесение азота в дозах 60 и 120 кг/га (на фоне РК) дает почти одинаковую прибавку соответственно 1107,0 и 1111,6 г/м^2 (63,6 и 63,9 %), т. е. увеличения подземной фитомассы не происходит. В целом отмечена более высокая отзывчивость надземной фитомассы на внесение возрастающих доз азота, чем подземной. Это вполне согласуется с имеющимися в литературе данными (Демин, 1970; Смелов, 1966).

Кроме того, в ходе эксперимента было прослежено влияние удобрений на запас прикрепленной и неприкрепленной мертвой фитомассы (некромассы), а также на моховой покров. Оказалось, что по мере внесения повышенных доз азотных удобрений (60—120 кг/га на фоне РК) значительно увеличивается доля некромассы. Если на участке, где удобрения не вносились, ее запас составил 15,4 г/м^2, то в варианте VI он возрос до 150,0 г/м^2. Это связано с более интенсивным отмиранием листьев в нижних горизонтах вследствие увеличения высоты, вертикальной расчлененности травостоя, его сомкнутости, снижения доступа света к нижним горизонтам.

Существенные изменения претерпевает моховой покров. Известно, что мхи лучше развиваются на низкопродуктивных лугах и обычно являются индикаторами бедных кислых почв. Травостой исходного опытного участка низкорослый, почва имеет кислую реакцию (pH 3,6—3,8), поэтому для роста мхов здесь сложились благоприятные условия. При внесении удобрений прослеживается закономерное снижение биомассы мхов, причем чем выше доза азотных удобрений, тем меньше развит моховой покров. Меньшая биомасса мхов отмечена в вариантах V и VI (соответственно 22,1 и 21,0 г/м^2), тогда как на участке, где удобрения не вносились, она достигла 107,5 г/м^2. Внесение только фоновых фосфорно-калийных удобрений на развитие мохового покрова заметного влияния не оказало.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Четырехлетний эксперимент показал, что внесение нарастающих доз азотных удобрений на фоне фосфорно-калийных оказывает существенное влияние на биологическую продуктивность суходольного луга. При этом формируется более дифференцированная и совершенная вертикальная структура травостоя, что ведет к увеличению фотосинтезирующей поверхности, более полному использованию солнечной энергии и повышению биологической продуктивности, снижению доли возможных потерь надземной фитомассы при скашивании.

Общий запас фитомассы возрастает в 1,7 раза, в том числе надземной — в 2,7, подземной — в 1,4 раза. Нарастающие дозы азотных удобрений на фоне фосфорно-калийных оказывают

избирательное влияние на отдельные виды, входящие в фитоценоз. Внесение азота в дозе 120 кг/га вызывает обеднение флористического состава. При этом коэффициент флористического сходства (по сравнению с контролем) снижается с 89,9 до 65 %. Меняется и соотношение агроботанических групп в составе травостоя. Во всех вариантах при увеличении доз азотных удобрений (N 60—120 кг/га) прослеживается закономерное увеличение доли злаков по отношению к разнотравью и полное подавление бобовых.

Наиболее эффективным оказалось внесение азотных удобрений в дозе 60 кг/га (по фону Р60К60), под влиянием которых на четвертый год формируется качественно новый, высокопродуктивный разнотравно-злаковый луговой фитоценоз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтунин Д. А. Удобрение сенокосов и пастбищ в Нечерноземной зоне. М.: Россельхозиздат, 1983. 144 с.

Бахарь М. Ф., Рабцевич Г. П. Повышение продуктивности сенокосов. Минск: Урожай, 1983. 80 с.

Гребенщикова Н. В., Работнов Т. А. Влияние агрохимических приемов на состав фитоценозов сеяных суходольных лугов // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1974. № 1. С. 57—64.

Демин А. П. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. № 6. С. 79—85.

Друзина В. Д., Кириллова В. П., Макаревич В. Н., Титов Ю. В. Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. Л.: Наука, 1987. 160 с.

Ларин И. В. Луговодство и пастбищное хозяйство. Л.: Колос, 1969. 550 с.

Работнов Т. А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М.: Наука, 1973.

Ромашов П. И. Удобрение сенокосов и пастбищ. М.: Колос, 1969. 184 с.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 366 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

В. П. КОРОБЕЙНИКОВА, Н. И. ИГОШЕВА, Н. Т. ЛАЛАЯН

ПРОДУКТИВНОСТЬ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ УРАЛА

Горные луга Урала описаны многими исследователями (Городков, 1926, 1946; Сочава, 1927; Овеснов, 1948 а, б, 1952; Игошина, 1966; и др.). В основополагающей работе П. Л. Горчаковского (1975) приведена довольно полная характеристика горных лугов (их распространение, экологические особенности местообитаний, фитоценотическая характеристика и т. д.). Сведения же о продуктивности этих сообществ в литературе пока немногочисленны и разрозненны.

В условиях промышленно развитого Урала широкое хозяйственное освоение горных лугов — дело недалекого будущего, и сводка о продуктивности этих сообществ — одно из необходимых условий их рационального использования. Мы попытались дать общее представление о продуктивности луговых сообществ высокогорий Урала, используя литературные данные и собственные наблюдения.

В имеющихся работах первичную продуктивность оценивали по запасам надземной биомассы, используя метод укосов. В ряде случаев учитывали также некромассу и запасы подземной фитомассы (см. таблицу). По данным П. Л. Горчаковского (1975), горные луга Урала представлены мезофильными, вторичными психрофильными и криофильными группами. Мезофильные луга встречаются в подгольцовом поясе от Полярного до Южного Урала. Распространение их в том или ином горном районе определяется рельефом и климатическими особенностями местности. На выровненных площадках или пологих склонах, где мелкоземистый слой наиболее мощен, почва обогащена гумусом, и обильное увлажнение, травянистая растительность успешно конкурирует с лесной, вытесняя ее на маломощные щебнистые, бедные гумусом почвы с недостаточным увлажнением. Травяной покров состоит в основном из многолетних мезофитов и отчасти гигромезофитов.

На Полярном Урале нами обследованы луговые сообщества среди лиственничного криволесья на склоне горы Малика-Пэ в верховьях р. Щучьей (крайний предел распространения лесов

Таблица

Продуктивность высокогорных лугов Урала

Район исследования, ассоциации	Запас фитомассы, г/м					
	надземной			подземной	общий	Отношение наземной фитомассы к подземной
	биомассы	некромассы	всего			
Мезофильные луга						
Полярный Урал (гора Малика-Пэ)						
Разнотравно-вейниковые	530	126	656	—	—	—
Приполярный Урал						
Крупнотравные						
Злаковые	300—360	—	—	—	—	—
Разнотравно-злаковые	400—460	—	—	—	—	—
Злаково-разнотравные	270—590	—	—	—	—	—
Полукрупнотравные (злаково-разнотравные)	220—400	—	—	—	—	—
Мелкотравные (злаково-разнотравные)	130—260	—	—	—	—	—
Северный Урал (близ р. Вишера)						
Крупнозлаковые						
Вейниковые	180—240	—	—	—	—	—
Лисохвостовые	178—268	—	—	—	—	—
Канареечниковые	360—391	—	—	—	—	—
Высокотравные	260—554	—	—	—	—	—
Крупнотравные						
Злаково-разнотравные	140—237	—	—	—	—	—
Обедненные злаково-разнотравные	147—218	—	—	—	—	—
Полукрупнотравные						
Злаково-разнотравные	424	—	—	—	—	—
Мелкотравные						
Злаково-разнотравные	100—391	—	—	—	—	—
Колосково-разнотравные	132—170	—	—	—	—	—
Северный Урал (гора Косьвинский Камень)						
Разнотравно-горлецовые	216	78	275	—	—	—
Южный Урал (хребты Иремель, Таганай)						
Разнотравно-кислецовые	302	301	603	—	—	—
Горлецово-щучковые	246	390	636	1400	2036	1:2

Район исследования, ассоциации	Запас фитомассы, г/м³					
	надземной			подземной	общий	Отношение надземной фитомассы к подземной
	биомассы	некромассы	всего			
Разнотравно-горлецовые	443	260	703	1442	1885	1:3
Вейниковые	165	254	419	—	—	—
Криофильные луга						
Полярный Урал (горы Сланцевая, Яр-Кеу)						
Горлецово-вейниковые	251	91	342	1126	1468	1:3
Гераниевые	128	52	180	767	948	1:4
Фиалково-разнотравные	109	25	134	739	873	1:5
Лаготисово-разнотравные	146	56	202	757	951	1:4
Северный Урал (гора Косьвинский Камень)						
Разнотравно-ветреницевые	223	192	415	—	—	—
Вторичные психрофильные луга						
Северный Урал (хребет Кваркуш)						
Щучковые	60—132	—	—	—	—	—
Злаково-зеленомошные	30—40	—	—	—	—	—

на восточном макросклоне Полярного Урала). Климатические условия здесь жесткие, но ряд местных экологических факторов (мощный снежный покров в зимнее время, обильное увлажнение в вегетационный период) и благоприятные почвенные условия создают высокую продуктивность луговых сообществ.

Наиболее распространены разнотравно-злаковые луга с доминированием *Calamagrostis purpurea, Geranium albiflorum, Cirsium heterophyllum, Aconitum excelsum, Veratrum lobelianum* и др. В общих запасах фитомассы (см. таблицу) преобладает биомасса, образованная в основном доминирующими видами (80 %). Запасы некромассы незначительны по двум причинам: часть растительных остатков весной смывается к подножию склонов, а летом некромасса быстро разлагается.

В южной части Приполярного Урала обследована растительность мезофильных лугов подгольцового пояса (крупнотравных,

полукрупнотравных, мелкотравных), занимающих площадь около 3000 га (Сторожева, 1985). Мощный снеговой покров зимой, быстрое его таяние весной, богатые дерновые горно-луговые почвы создают здесь благоприятные условия для пышного развития луговой растительности.

Травостой крупнотравных лугов, наиболее распространенных в нижней части подгольцового пояса, сформирован злаками (*Calamagrostis langsdorffii, Alopecurus glaucus, Milium effusum*) и крупными лесными травами (*Aconitum excelsum, Crepis sibirica, Cirsium heterophyllum, Anthriscus silvatica, Archangelica officinalis, Chamaenerion angustifolium* и др.). На их долю в видовом составе приходится 70—85 %.

Полукрупнотравные луга приурочены в основном к средней части подгольцового пояса. Они занимают обширные поляны среди пихтово-елово-березовых и березовых редколесий и представлены в основном злаково-разнотравными ценозами с доминированием *Polygonum bistorta, Crepis sibirica, Cirsium heterophyllum, Geranium sylvaticum, Veratrum lobelianum, Deschampsia flexuosa, Anthoxanthum odoratum* и др. Преобладающая часть в ботаническом составе также принадлежит разнотравью (52—98 %).

Мелкотравные луга занимают верхнюю часть подгольцового пояса, иногда на контакте с горно-тундровым. Наиболее распространены злаково-разнотравные луга с преобладанием того или ного вида: герани белоцветковой, купальницы европейской, родиолы розовой, луговика извилистого, ветреницы пермской и др.

По запасам биомассы обследованные луга значительно различаются (см. таблицу). Наиболее продуктивны крупнотравные с доминированием иван-чая (580—590 г/м^2). Наименьшие запасы отмечены в мелкотравных лугах с доминированием *Geranium albiflorum, Deschampsia flexuosa* (130—150 г/м^2).

На западном склоне Северного Урала (бассейн р. Вишеры) распространение и продуктивность мезофильных лугов подгольцового пояса изучены А. М. Овесновым (1948а, 1952), М. М. Сторожевой (1984). Данные о продуктивности этих сообществ приведены для хребтов Кваркуш, Чувальский Камень, Мартай, гор Выдерга, Кир-Камень и др. Даже по приблизительным подсчетам этих авторов, площадь горных лугов составляет здесь около 5000 га.

По схеме А. М. Овеснова (1948 а, б), нижние переувлажненные части горных склонов занимают сырые луга с мощно развитым травостоем: крупнозлаковые с доминированием *Calamagrostis langsdorffii, Alopecurus glaulus, Phalerioides arundinaceae* и высокотравные с преобладанием в видовом составе *Archangelica officinalis, Angelica silvestris, Veratrum lobelianum, Ligularia sibirica, Alchemilla sp., Polygonum bistorta, Trollius europaeus, Geranium silvaticum* и др. Для этих сообществ харак-

терны влаголюбивые виды и высокие запасы биомассы (до 554 г/м^2).

Средние части склонов занимают мезофильные луга крупнотравного, злаково-разнотравного состава, отличающиеся большой фитоценотической сложностью. Продуктивность некоторых злаково-разнотравных лугов (доминируют *Cirsium heterophyllum, Filipendula ulmaria, Alopecurus glaucus, Phalarioides arundinacea*) достигает 424 г/см^2.

К верхним частям склонов приурочены мелкотравные (злаково-разнотравные) луга с невысоким травостоем (преобладают *Anemone biarmiensis, Trollius europaeus, Cartusa matthiolii, Deschampsia flexuosa, Anthoxanthum odoratum* и др.). Запасы биомассы колеблются от 100 до 391 г/м^2.

В южной части Северного Урала на горе Косьвинский Камень (Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив) нами получены сведения о запасах фитомассы наиболее распространенных здесь разнотравно-горлецовых лугов (Коробейникова, 1984). Они занимают пологие части склонов среди березового криволесья с примесью пихты и ели. Почва горно-луговая, слабозадерненная. Увлажнение обильное за счет притока влаги с горы. В видовом составе доминируют *Polygonum bistorta, Anemone biarmiensis, Filipendula ulmaria, Sanguisorba officinalis, Geum rivale* и др.

В запасах подземной фитомассы преобладает биомасса (73 %). Некромасса составляет меньшую часть (27 %). Точных данных о площади мезофильных лугов в этом районе нет. Однако на прилегающих территориях (Ольвинский Камень) горные мезофильные луга занимают около 1500 га (Горчаковский, 1975).

На Южном Урале (на горах Иремель и Большой Таганай) нами определены запасы фитомассы наиболее широко распространенных здесь мезофильных лугов подгольцового пояса. Разнотравно-кислецовый луг (хребет Большой Таганай) занимает слабопокатый склон в подгольцовом поясе на высоте около 1000 м над уровнем моря. Почва горно-луговая увлажненная. В травостое доминируют *Polygonum alpina, P. bistorta, Hypericum quadrangulum, Calamagrostis arundinacea, Veratrum lobelianum*. Отмечены также *Senecio nemorensis, Solidago virgaurea, Majanthemum bifolium, Dryopteris austriaca* и др.

Разнотравно-горлецовый луг (гора Иремель) расположен на ровной площадке среди елового паркового редколесья в подгольцовом поясе (1100 м над уровнем моря). Почва горно-луговая, увлажнение обильное. В травостое преобладает *Polygonum bistorta*. Реже встречается *Geranium sylvaticum*. Отмечены также *Cirsium heterophyllum, Ranunculus borealis, Alchemilla haraldii, Alopecurus glauca, Deschampsia caespitosa, Pachypleurum alpinum, Galium septentrionale*.

Горлецово-щучковый луг расположен на поляне в подгольцовом поясе горы Большой Иремель (1100—1200 м над уровнем

моря) среди елово-березового криволесья. Луг переувлажненный, между кочками скапливается вода. Густой плотный травостой образован *Polygonum bistorta, Deschampsia caespitosa, Ranunculus borealis, Achillea millefolium, Ligularia sibirica.*

Вейниковый луг расположен рядом с предыдущим. В травостое доминирует *Calamagrostis sibirica.* Встречаются *Poa alpina, Alopecurus glauca, Rumex arifolius, Cerastium krylovii, Veratrum lobelianum, Saussurea uralensis, Dianthus superbus* и др.

Среди обследованных лугов Южного Урала меньшую биомассу накапливают луга с преобладанием злаков (165—226 г/м^2). Однако общие запасы надземной фитомассы здесь значительны из-за мощной трудно разлагающейся подстилки, превосходящей по величине запасы биомассы. Наиболее продуктивны разнотравные луга с доминированием *Polygonum bistorta* и *Polygonum alpinum.* Запасы биомассы на них равны запасам некромассы или несколько их превосходят.

По приблизительным данным (Горчаковский, 1975), площадь лугов подгольцового пояса на Южном Урале превышает 1500 га. Вторичные психрофильные луга встречаются в горно-тундровом поясе северной части Урала. Возникновение их связано с интенсивной хозяйственной деятельностью в тундровых сообществах (Овеснов, 1948а; Горчаковский, 1975). В большинстве случаев причиной олуговения горных тундр является выпас оленей. Подавляется мохово-лишайниковый покров, усиливается роль плотнокустовых злаков (*Festuca supina, Deschampsia flexuosa*) и некоторых видов осок (*Carex hyperborea*). Данные о продуктивности вторичных психрофильных лугов имеются только для Северного Урала, где эти сообщества занимают от 8000 до 10 000 га (Овеснов, 1948а). На хребте Кваркуш описаны щучковые зеленомошные луга. Первые приурочены к наветренным, сухим, мало заснеженным участкам с бедным почвенным покровом. В видовом составе здесь преобладают *Deschampsia flexuosa, Anthoxanthum odoratum, Hypericum quadrangulum, Solidago virgaurea.* Вторые занимают западины, плоские ложбины склонов, седловины. Увлажнение на этих лугах повышенное, способствующее развитию мохового покрова. Видовой состав включает преимущественно *Poa alpigena, Anthoxanthum odoratum, Deschampsia flexuosa, Festuca supina, Sanguisorba officinalis, Geranium albiflorum* и др. Запасы биомассы в описанных сообществах незначительны (см. таблицу).

Криофильные околоснежные луга встречаются в поясах горных тундр и гольцовых пустынь Полярного, Приполярного и Северного Урала (Горчаковский, 1975). Характерные местообитания криофильных лугов обладают рядом экологических особенностей, существенно влияющих на формирование и развитие растительности (Игошева, 1984).

Криофильные луга приурочены к понижениям рельефа, где создаются благоприятные условия для накопления огромных

масс снега. Полное освобождение участков от снежного покрова происходит, как правило, только в июле, поэтому период вегетации здесь сильно сокращен. Это приводит к подавлению роста кустарников и кустарничков, а травянистая растительность, более приспособленная к колебаниям продолжительности вегетационного периода, в отсутствие конкурентов получает наибольшее развитие (Городков, 1938; Нахуцришвили, 1964, 1974). Формирование травостоя криофильных лугов происходит в условиях низкой температуры воздуха и обильного увлажнения почвы холодной водой тающих снежников. Поэтому флора этих сообществ состоит в основном из криофитов и криопсихрофитов.

Короткий вегетационный период определяет ускоренный ритм развития растений криофильных лугов, проявляющийся в быстром прохождении всех фенофаз. Многие виды одновременно проходят несколько фаз фенологического развития: бутонизацию, цветение, иногда плодоношение. Ускоренное формирование и развертывание вегетативных и генеративных органов и связанное с этим быстрое увеличение биомассы позволяют растениям криофильных лугов достигать максимальной продуктивности в чрезвычайно сжатые сроки. Наиболее полно продуктивность этих сообществ изучена на Полярном Урале на горах Яр-Кеу и Сланцевой (Игошева, 1986), частично — на Северном Урале на горе Косьвинский Камень (Коробейникова, 1980, 1984).

В составе растительности изученных лугов преобладают цветковые, а среди них — злаки или разнотравье. Доля осок, бобовых, кустарничков незначительна. Запасы надземной биомассы криофильных лугов колеблются в разных сообществах от 109 до 251 г/м^2, что обусловлено как конкретными экологическими условиями местообитаний, так и разным видовым составом растительности. Наиболее продуктивны сообщества с доминированием *Calamagrostis langsdorffii*.

На Полярном Урале величина общих запасов надземной фитомассы определяется величиной биомассы, так как на ее долю приходится 71—81 % (некромасса составляет 19—29 %). На Северном Урале часть некромассы в структуре фитомассы значительно больше (46 %). Арктоальпийские сообщества обычно характеризуются сильным преобладанием подземной массы над надземной Наринян, 1967; Smith, Klinger, 1985; Тишков, Турсина, 1986). В криофильных лугах Полярного Урала запасы подземной фитомассы в 3—6 раз больше надземной.

В целом по Уралу криофильные луга занимают небольшие площади, поэтому не имеют большого практического значения (Овеснов, 1952). Основной интерес они представляют как объект сохранения аборигенной флоры, включающей реликтовые и эндемичные виды (*Lagotis uralensis, Anemone biarmiensis, Scorzonera ruprechtiana, Rhodiola rosea* и др.), как сообщества, отличающиеся уникальным ритмом развития растений.

Таким образом, имеющиеся в настоящее время сведения о

продуктивности высокогорных лугов Урала сводятся в основном к данным по запасу надземной биомассы — наиболее важному показателю с хозяйственной точки зрения. В целом луга высокогорий Урала отличаются высокой продуктивностью, хотя размах колебаний биомассы значителен. Величина биомассы луговых сообществ определяется конкретными условиями местообитаний, а не их зональным положением. Так, ее наибольшее значение отмечено на мезофильных лугах Полярного и Приполярного Урала, где в целом природные условия наиболее жестки. От Полярного Урала к Южному общие запасы надземной фитомассы увеличиваются в основном за счет возрастания доли некромассы. Возрастает также и процент подземной фитомассы, однако, на Полярном Урале доля его в общих запасах выше, чем на Южном.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкары // Изв. АН СССР. 1926. № 9. С. 745—766.

Городков Б. Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. Л., 1983. Т. 1. С. 297—354.

Городков Б. Н. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности // Проблемы физической географии. Новосибирск, 1946. Вып. 12. С. 81—105.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.

Игошева Н. И. Фенологическая ритмика околоснежных высокогорных лугов Полярного Урала // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984. С. 128—135.

Игошева Н. И. О запасах надземной и подземной фитомассы криофильных лугов Полярного Урала // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 113—117.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. Л., 1966. С. 135—223.

Коробейникова В. П. О запасах надземной фитомассы криофильного луга на Северном Урале // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск, 1980. С. 60—61.

Коробейникова В. П. Рекреационные изменения некоторых горных лугов на Северном Урале // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984. С. 102—109.

Наринян С. Г. Соотношение надземной и подземной массы растительности у альпийских ковров горы Арагац и влияние удобрений на их продуктивность // Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его исследования. Фрунзе, 1967. С. 281—288.

Нахуцришвили Г. Ш. Ритм сезонного развития субальпийского высокотравья и луга в Лагодехском заповеднике // Сборник работ аспирантов и молодых научных работников. Тбилиси, 1964. С. 37—40.

Нахуцришвили Г. Ш. Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Водный режим. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 202 с.

Овеснов А. М. Горные луга Вишерского Урала // Тр. Естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те. 1948а. Вып. 6, т. 10. С. 80—95.

Овеснов А. М. Заметки об олуговении горных тундр на Северном Урале // Тр. Естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те. 1948б. Вып. 8, т. 12. С. 313—325.

Овеснов А. М. Горные луга Западного Урала. Пермь: Кн. изд-во, 1952. 130 с.

Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—17.

Сторожева М. М. Сезонная динамика растительной массы субальпийских лугов хребта Кваркуш и вопросы рационального их использования // Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар, 1984. С. 82—85.

Сторожева М. М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика горных лугов южной части Приполярного Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск, 1985. С. 58—81.

Тишков А. А., Турсина В. И. Соотношение запасов надземной и подземной фитомассы в биогеоценозах пустынь Средней Азии // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. 2 Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 223—125.

Smith J. M., Klinger L. F. Aboveground: belowground phytomass ratios in Venezuelan paramo vegetation and their significance // Arct. and Alp. Res. 1985. V. 17, N 2. P. 189—198.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Н. В. ПЕШКОВА

ЭКОТОПИЧЕСКИЙ ПРЕДЕЛ И ЦЕНОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ УРОВНЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАЗНОТРАВНО-ВЕЙНИКОВЫХ ЛУГОВ ПОЙМЫ р. ХАДЫТЫ (ЮЖНЫЙ ЯМАЛ)

В пойме р. Хадыты — Ямало-Гыданско-Западнотаймырская подпровинция субарктических тундр (Александрова, 1977) основным ценообразователем луговых сообществ является клональный многолетник вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*). В его чистые заросли постепенно внедряются отдельные виды разнотравья (преимущественно клональные многолетники). Это приводит к формированию разнотравно-вейниковых сообществ. Однако вейник сохраняет положение ведущего доминанта. Содоминантами его выступают следующие виды (по одному, реже по два): вероника северная (*Veronica septentrionalis*), кипрей узколистный (*Chamaenerion angustifolium*), подмаренник северный (*Galium boreale*), синюха остролепестная (*Polemonium acutiflorum*), чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), чихотная трава (*Ptarmica* sp.). Простота состава (около десятка видов) при четком доминировании двух-трех видов позволяет давать названия сообществам в соответствии с принципами доминантной классификации. Эти названия в таблицах приведены в виде условных сокращений — шифров (виды разнотравья обозначены в приведенной выше последовательности): Вр, Кпр, П, Сн, Чм, ЧТ (например, ПВЛ — подмаренниково-вейниковый луг и т. п.).

Локальные вариации экотопических условий (микроэкотопы), структуры и продуктивности сообщества обусловливают его существование в виде мозаики состояний и оправдывают выделение условных областей преобладания экотопического (ОЭК) и ценотического (ОЦК) контроля уровня продуктивности. Методика выделения и характеристика состояний разнотравно-злаковых сообществ описаны нами ранее (Пешкова, 1987). Напомним только, что с ОЭК связаны состояния экотопических оптимума и пессимума сообщества, с ОЦК — ценотических оптимумов злаков и разнотравья. По состоянию экотопического оптимума

сообщества определяется верхний предел его уровня продуктивности. Он неодинаков в разные годы вследствие изменения погодных условий — в иерархическом ряду факторов, обусловливающих уровень продуктивности, климатические занимают самое высокое положение и являются наиболее мощными по силе воздействия (Жуков, Бузыкин, 1977).

Территориальное соотношение ОЭК и ОЦК в пределах участка оценивается с помощью критерия χ^2 (Рокицкий, 1967). Проверка нулевой гипотезы о равночастотности площадок, представляющих ОЭК и ОЦК, лишь на одном из 25 участков (ЧТВЛ-III; $\chi^2=4{,}80$) выявила территориальное преобладание ОЦК. На всех других участках ($\chi^2=0$—$3{,}12$) поддерживалась территориальная уравновешенность областей контроля уровня продуктивности сообществ.

Примечательно, что и средние уровни продуктивности (для травянистых многолетников с ежегодно обновляющимися побегами — это максимальный сезонный запас надземной биомассы — НБ) на 80 % участков разными областями контроля устанавливались практически одинаковые (табл. 1). Однако различия в механизмах контроля уровня продуктивности в ОЭК (непосредственная реакция на экотопические условия, или оценка местообитания «с точки зрения» особи и популяции — (Begon, Mortimer, 1981; May, 1986; Mahdi, Law, 1987) и ОЦК (дифференциация ниш за счет межвидовой конкуренции — Silvertown, 1983) имеют экотопическую обусловленность. Поскольку ОЭК охватывает противоположные концы градиента емкости микроэкотопов в пределах участка, а ОЦК привязана к серединной части этого градиента, устойчивость среднего уровня продуктивности в пространстве повышается при переходе от ОЭК к ОЦК. Значения коэффициента выравненности — Кв (Доспехов, 1968) в ОЦК не только выше, но и меньше изменяются от участка к участку. Такая ситуация в ОЦК — отражение общей закономерности, согласно которой собственно биоценотические способы контроля вынуждают виды к поддержанию устойчивости всего биоценоза (Лекявичюс, 1986).

К. Д. Степанова (1985) отмечала, что в сообществах вейника Лангсдорфа мозаичность травостоя определяется характером почв и их увлажнением. Это утверждение особенно справедливо для ОЭК: на всех 25 участках приуроченные к этой области контроля состояния сообщества имели достоверно различающиеся ($t=4{,}28$—$11{,}11$) уровни продуктивности, тогда как в ОЦК подобные различия были отмечены лишь на 16 участках ($t=2{,}13$—$6{,}33$).

Достоверно различные частные уровни продуктивности состояний сообщества, представленных в ОЭК, поддерживались практически одинаковым соотношением компонентов. Концентрация доминирования (Barash, 1973) вейника в среднем составляла от 69,8 до 74,2 %. Микроэкотопы ОЭК по емкости рас-

Таблица 1

Средние уровни продуктивности разнотравно-вейниковых лугов, отражающие разные области контроля, и их устойчивость

Шифр участка	НБ, г/0,1 м²		$K_в$, %	
	ОЭК	ОЦК	ОЭК	ОЦК
	1984 г.			
КпрВЛ-I	71,8	78,6	64,6	74,6
КпрВЛ-II	77,1	80,8	61,9	80,8
ПВЛ-I	24,0*	29,3*	61,6	84,7
ПВЛ-II	40,1	46,3	65,6	73,7
ЧмВЛ	20,5	22,8	58,9	74,6
ЧТВЛ-I	35,6	35,2	66,3	75,4
ЧТВЛ-II	69,7*	83,6*	67,2	79,8
ЧТВЛ-III	58,7	69,0	73,2	75,4
ЧТВЛ-IV	46,4*	61,7*	71,7	79,6
	1987 г.			
ВрВЛ (*1*)	9,2	11,6	33,5	67,4
ВрВЛ (*2*)	16,9	17,5	48,6	74,5
ВрВЛ (*3*)	16,2	18,8	51,9	81,2
ВрПВЛ	37,2	41,0	63,9	72,1
ВрЧТВЛ (*1*)	26,4	26,1	62,3	80,2
ВрЧТВЛ (*2*)	27,6*	33,9*	72,7	66,9
ВрЧТВЛ (*3*)	15,8*	21,1*	67,7	79,0
ВрЧТВЛ (*4*)	28,6	31,1	49,6	75,6
ВрЧТВЛ (*5*)	26,7	25,2	67,1	84,2
КпрВЛ (*1*)	29,2	33,0	63,7	79,5
КпрВЛ (*2*)	20,0	22,0	69,0	77,5
КпрВЛ (*3*)	45,9	49,9	27,2	70,0
ПВЛ (*1*)	23,8	25,8	64,1	81,7
ПВЛ (*2*)	20,7	21,4	73,1	80,8
ПВЛ (*3*)	25,1	31,0	50,2	80,1
СнВЛ	27,5	32,1	59,6	77,8

* Здесь и в табл. 3 достоверно различающиеся средние значения НБ.

Таблица 2

Связь величины надземной биомассы разнотравья с плотностью стеблестоя вейника

Шифр участка	Объемы классов (n_i) и классовые средние ($\overline{x}_i$), г/0,1 м²											
	n_1	$\overline{X}_1$	n_2	$\overline{X}_2$	n_3	$\overline{X}_3$	n_4	$\overline{X}_4$	n_5	$\overline{X}_5$	η	t
КпрВЛ-I	3	25,0	7	17,8	10	23,2	11	19,9	9	14 5	0,36	2,57
КпрВЛ-II	4	23,1	17	23,3	19	17,9	7	15,4	3	14,1	0,28	2,17
ПВЛ-I	5	10,5	19	9,1	15	6,9	3	11,2	3	6,6	0,39	3,00
ПВЛ-II	6	7,3	19	10,9	11	8,0	11	9,1	3	6,6	0,36	3,00
ЧмВЛ	12	6,9	17	7,2	14	7,0	4	3,8	3	2,1	0,40	3,33
ЧТВЛ-I	4	8,2	11	6,8	9	8,8	6	8,5	—	—	0,34	2,12
ЧТВЛ-II	8	30,9	12	27,6	19	18,2	8	19,1	3	17,9	0,37	3,08
ЧТВЛ-III	5	20,4	16	14,0	6	14,3	3	10,0	—	—	0,46	3,28
ЧТВЛ-IV	6	14,0	14	18,8	7	15,4	3	7,7	—	—	0,47	3,36

полагаются ниже или выше порога конкуренции. Именно поэтому структура приуроченных к ним фрагментов сообщества и находится под преимущественным влиянием емкости данных микроэкотопов. Стабильность соотношения компонентов в ОЭК независимо от уровня продуктивности — результат контроля со стороны среды, задающей целесообразные пропорции. Контроль как всякое избирательное ограничение неопределенности поведения взаимодействующих структур (Лекявичюс, 1986), обеспечиваемый функциональной системой, эффект «целесообразности» и «результат» как организующие факторы системы (Анохин, 1980) — эти процессы четко представлены в ОЭК.

Находящиеся в ОЦК ценотические оптимумы злаков и разнотравья характеризовались в той же серии участков средними значениями концентрации доминирования вейника, равными 85,4 и 55,6 %. Различия по этому показателю свидетельствуют о неоднозначности результатов конкуренции в ОЦК. Как известно, степень доминирования возрастает в условиях фитоценотического оптимума (Быков, 1973). Но в этих же условиях более всего выражены и взаимоотношения растений (Шахов, 1949). Имея в виду, что обычно ни один вид не способен полностью использовать наличные ресурсы среды (Работнов, 1983) и что наземное растение никак не может избежать конкуренции из-за необходимого ему пространства (Уильямсон, 1975), ОЦК можно рассматривать как арену реализации минимаксных и максиминных стратегий (Льюс, Райфа, 1961) основных компонентов сообщества. В ОЦК виды-ценозообразователи демонстрируют явление селфинга, т. е. каждый вид стремится наращивать свою биомассу вне зависимости от того, как такое поведение в перспективе может повлиять на устойчивость и биомассу соседних видов и всего сообщества (Лекявичюс, 1986). Результат конкуренции, как правило, в каждом микроэкотопе предвидеть невозможно. Если многие процессы в фитоценозе носят статистический характер, то поведение отдельных компонентов непредсказуемо (Василевич, 1969).

Учитывая, что «контроль» относят (Begon, Mortimer, 1981) к числу терминов, не имеющих одного, вполне определенного значения, нельзя не задуматься над правомерностью сведения к единому термину в сущности разных явлений. Контроль в кибернетическом смысле как механизм отрицательной обратной связи (Enright, 1976) предполагает активное взаимодействие структурных блоков фитоценоза, т. е. его саморегуляцию. Контроль же со стороны внешнего фактора или комплекса факторов (ОЭК) не является пусковым механизмом собственно регуляторных процессов. И тем не менее, хотя ОЭК представляет область реакции, а ОЦК — область регуляции, мы считаем возможным обе области называть областями контроля: «контроль» и «регуляция» используются (Рокицкий, 1967; Hornby, 1983) как синонимы.

Сравнение показателей надземной биомассы вейника (I) и

Шифр участка	Плотность стеблестоя вейника, число побегов/0,1 м²		Масса 10 побегов вейника, г	
	I	II	I	II
КпрВЛ-I	61,3/80,2*	70,1/64,5	7,7/10,4*	8,4/8,7
КпрВЛ-II	73,4/101,7*	92,0/79,6	6,0/7,6*	6,9/6,6
ПВЛ-I	67,3/96,6*	82,9/70,9	2,1/2,8*	2,2/2,5*
ПВЛ-II	82,9/135,9*	113,6/97,8	3,0/3,5*	3,3/3,1
ЧмВЛ	42,2/75,7*	60,5/49,9	2,6/2,9	2,7/2,9
ЧТВЛ-I	111,5/135,9*	124,8/122,5	1,8/2,6*	2,3/2,1
ЧТВЛ-II	101,2/149,3*	130,6/11,6	4,1/4,9*	4,5/4,5
ЧТВЛ-III	95,2/139,6*	132,0/94,8*	4,1/5,2	4,7/4,5
ЧТВЛ-IV	72,0/103,9*	85,4/83,8	4,2/4,5*	4,5/4,4

Тактика конкуренции из-за пространства осуществляется на уровне особи и ценопопуляции. Основной ее механизм на уровне особи — фенотипическая пластичность, на уровне ценопопуляции — увеличение плотности. На примере девяти участков (табл. 2) видно, как увеличение плотности стеблестоя вейника (границы классов выделены в возрастающем ряду) отражается на величине НБ разнотравья. Вейник как основной и устойчивый доминант препятствует достаточно высокой плотностью своего стеблестоя нарастанию НБ разнотравья. Разбивка вариационного ряда на две части по $\overline{X}$ как границе (Ястремский, 1961; Курно, 1970) позволяет оценить влияние одного признака на другой.

В качестве факториальных признаков возьмем величину надземной биомассы вейника (НБВ) и разнотравья (НБР), в качестве результативных — характеристики ценопопуляции вейника и уровень продуктивности сообщества (табл. 3). Плотность стеблестоя вейника определяет его продуктивность: НБВ меньше средней для участка соответствовала достоверно более низкая плотность по сравнению с соответствующей НБВ больше средней на всех участках. Обычно с правой частью ряда НБВ (т. е. $x_i > \overline{X}$) сочеталась и достоверно более высокая мощность побегов. Это значит, что локальное повышение уровня продуктивности вейника в основном обеспечивается одновременным согласованным увеличением плотности стеблестоя и мощности побегов. В результате этого локально повышается и уровень продуктивности сообщества.

Роль НБР как факториального признака выражена лишь в отдельных случаях, что подтверждает ценотическую автоном-

Таблица 3

разнотравья (II)

НБ сообщества, г/0,1 м²	
I	II
62,4/102,0*	70,8/80,3
64,2/90,2*	73,5/83,8
22,9/33,4*	24,4/30,9*
33,9/55,4*	44,3/43,2
17,8/27,1*	19,6/24,7*
27,3/43,4*	34,7/36,1
66,1/90,9*	72,3/86,4*
54,4/79,1*	69,9/62,1*
47,5/65,2*	51,9/58,6

ность основного доминанта (вейника) на многих из рассматриваемых участков.

Ценотические ограничения роли разнотравья сочетаются с характерным для функциональной системы эффектом целесообразности (Анохин, 1980) и полезностью координационных ограничений для системы (Лекявичюс, 1986). С верхним экотопическим пределом уровня продуктивности сообщества совпадало состояние ценотического оптимума вейника в 60 % случаев, а разнотравья — лишь в 8 % случаев.

Вид, способный в силу своих биоморфологических особенностей достигать более высокого уровня продуктивности, и в качестве доминанта более сложных сообществ проявляет высокую устойчивость, сохраняя ценотические позиции на последовательных стадиях сукцессионного ряда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики: Комаровские чтения. Т. 29. Л.: Наука, 1977. 188 с.

Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука, 1980. 197 с.

Быков Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с.

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. 2-е изд. М.: Колос, 1968. 335 с.

Жуков А. Б., Бузыкин А. И. Пути повышения продуктивности лесов (программные аспекты) // Лесоведение, 1977. № 4. С. 3—18.

Курно Ог. Основы теории шансов и вероятностей. Пер. с фр. М.: Наука, 1970. 383 с.

Лекявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.

Льюс Р. Д., Райфа Х. Игры и решения. Введение и критический обзор. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 642 с.

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1987. 136 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. 2-е изд. Минск: Вышейш. шк., 1967. 328 с.

Степанова К. Д. Луга Камчатской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 236 с.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 271 с.

Шахов А. А. О факторах распределения и структуры фитоценозов. К современному состоянию проблемы в советской фитоценологии // Бот. журн. 1949. Т. 34, № 2. С. 148—162.

Ястремский Б. С. Некоторые вопросы математической статистики. М.: Госстатиздат, 1961. 192 с.

Barash D. Concentration of donimance and adaptive zones // Oikos, 1973. V. 24, N 2. P. 328—330.

Begon M., Mortimer M. Population ecology. A unified study of animals and plants. Oxford; L; Edinburgh; Boston; Belbourne: Blackwell Sci. Publ., 1981. 200 p.

Enright J. T. Climate and population regulation. The biogeographer's dilemma // Oecologia. 1976. V. 24, N 4. P. 295—310.

Hornby A. S. Oxford student's dictionary of current English. Moscow: Prosveschchenie Publishers; Oxford: Oxford University Press., 1983. 769 p.

Mahdi A., Law R. On the spatial organization of plant species in a limestone grassland community // J. Ecol. 1987. V. 75, N 2. P. 459—476.

May R. M. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats // Ecology. 1986. V. 67, N 5. P. 1115—1126.

Silvertown J. W. The distribution of plants in limestone pavement: tests of species interaction and niche separation against null hypothesis // J. Ecol. 1983. V. 71, N 3. P. 819—828.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

И. М. СКУЛКИН

ГЕНЕРАТИВНОСТЬ СООБЩЕСТВ ВЕЙНИКА ЛАНГСДОРФА В НИЗОВЬЯХ р. ОБИ

Крупнозлаковые луговые сообщества пойм северных рек отличаются предельной простотой видового состава и структуры, ярко выраженной монодоминантностью. Очень большую роль в сложении растительного покрова поймы Оби в ее нижнем течении играют почти чистые одновидовые сообщества вейника Лангсдорфа, в которых на долю доминанта приходится 95—100 % общего запаса надземной биомассы. Простота таких сообществ позволяет изучать их структуру более детально, чем при обычных геоботанических исследованиях, а отсутствие фактора межвидовой конкуренции облегчает выявление зависимости уровня продуктивности как от экзогенных, так и от эндогенных факторов.

При исследовании продуктивности одновидового сообщества основное внимание обычно уделяют численности побегов на единицу площади (плотности стеблестоя) и средней массе (мощности) побега (Пешкова, 1982; 1987), поскольку именно эти два признака однозначно определяют уровень продуктивности. Однако при этом не принимается во внимание, что побеги злаков морфологически и физиологически неодинаковы: генеративные побеги вейника Лангсдорфа имеют в 2—3 раза большую массу, поэтому средняя масса одного побега при одних и тех же значениях плотности стеблестоя и запаса надземной биомассы, но при разной генеративности, будет существенно различаться.

Генеративность (процент генеративных побегов от их общего числа) — одна из основных черт строения надземной части злакового фитоценоза (Джалилова, 1973), один из наиболее информативных критериев оценки состояния (жизненности, возрастного состава) ценопопуляций (Горская и др., 1984). С генеративностью связана обратной зависимостью средняя облиственность побегов — на вегетативных побегах злаков листьев больше и размеры их крупнее (Смелов, 1966). В течение вегетационного периода количество зеленых листьев на вегетативных побегах непрерывно увеличивается, на генеративных —

снижается вследствие интенсивного отмирания нижних листьев (Корякина, 1964). Поскольку генеративные побеги значительно выше вегетативных, они в одновидовых сообществах могут образовывать отдельный полог (Марков, 1962).

Следовательно, генеративность сообщества будет существенно влиять и на распределение биомассы по вертикальному профилю травостоя, и на индекс листовой поверхности, и на радиационный режим в травостое. При большом количестве генеративных побегов в травостое площадь ассимиляционной поверхности сообщества будет существенно меньше (Алексеенко, 1967), что в сочетании с затратой большого количества органических веществ на построение генеративных органов может послужить одной из причин «автоматического» снижения продуктивности сообщества на следующий год даже при относительном постоянстве условий внешней среды.

Заметные различия наблюдаются и в химическом составе побегов разных типов. По данным В. Ф. Корякиной (1964), в листьях генеративных побегов содержание сырого протеина меньше, чем в вегетативных. При увеличении генеративности возрастают масса стеблей, содержание клетчатки, ухудшаются кормовые достоинства сена (Лопатин, 1988), поэтому очевидно, что изучение генеративности одновидовых естественных сообществ представляет не только теоретический, но и значительный практический интерес.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве основного объекта для изучения генеративности вейника была выбрана грива среднего уровня поемности на берегу протоки Рынгим в 8 км к востоку от с. Шурышкары Ямало-Ненецкого автономного округа. Одновидовой вейниковый фитоценоз занимал верхнюю часть этой гривы между высотными отметками 6,75 и 6,25 м над уровнем моря. Стационарные наблюдения проводили здесь в течение 5 лет (с 1984 по 1988 г.). Учет всех показателей структуры сообщества и запасов надземной фитомассы проводили ежегодно в период максимального развития травостоя. На трансектах, проведенных перпендикулярно урезу воды, в систематическом порядке располагались 25 круглых раункиеровских площадок по 0,1 м^2. Учитывали следующие показатели:

число генеративных (Ng) и вегетативных (Nv) побегов;

плотность стеблестоя (N), генеративность ($G = (Ng : N) \times 100\ \%$);

биомассу вегетативных (Wv) и генеративных (Wg) побегов;

общий запас надземной биомассы вейника (W);

высоту генеративных (Hg) и вегетативных (Hv) побегов;

массу генеративного (Mg) и вегетативного (Mv) побега;

среднюю массу одного побега (M).

Таблица 1

Разногодичная изменчивость генеративности и других важнейших признаков вейникового сообщества

Признак	Год					$\bar{X}$	C, %
	1984	1985	1986	1987	1988		
G, %	12,03	9,14	33,21	3,98	39,70	19,61	80,6
W, г/м²	475	570	866	598	750	652	23,8
N, поб/м²	568	760	917	776	770	758	16,4
M, г	0,83	0,75	0,94	0,82	0,97	0,86	10,6
Hg, см	131,1	125,6	136,1	117,5	120,4	126,1	6,0
Hv, см	83,5	81,9	85,8	80,7	81,8	82,7	2,4

Примечание. Обозначения признаков в табл. 1, 2, 3 см. в разделе «Объекты и методика».

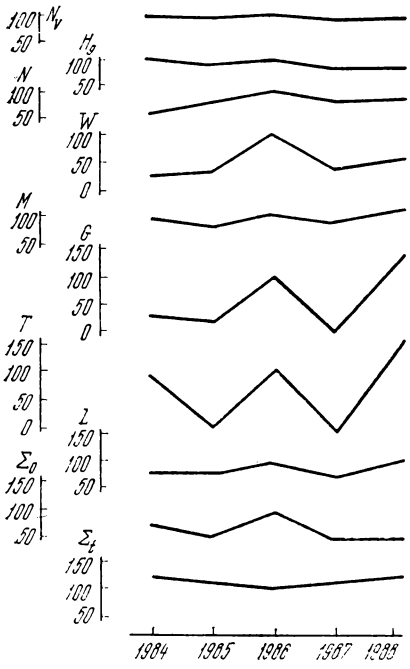
В 1987 г. в том же сообществе был заложен опыт по влиянию минеральных удобрений на генеративность и другие перечисленные выше признаки. Удобрения вносили 2 года подряд сразу после схода воды с участка (первая декада июля) в 10 вариантах (контроль, P_{45}, K_{45}, $P_{45}K_{45}$, N_{45}, $N_{45}P_{45}K_{45}$, $N_{60}P_{45}K_{45}$, $N_{90}P_{45}K_{45}$, $N_{120}P_{45}K_{45}$, $N_{180}P_{45}K_{45}$).

В радиусе 10—15 км от стационарного участка проводили и маршрутные исследования, в ходе которых по тем же признакам были изучены еще 19 других вейниковых сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Разногодичная изменчивость. Все изучавшиеся признаки вейникового сообщества в той или иной степени были подвержены разногодичным флюктуациям. Однако размах этой изменчивости, оценивавшейся по коэффициенту вариации (C, %), был неодинаков. Генеративность характеризовалась более высокой разногодичной изменчивостью (80 %), чем другие признаки (2,4—23,8 %). В порядке ее убывания признаки расположились следующим образом: $G — W — N — M — H$ (табл. 1). Подобный же ряд убывания разногодичной изменчивости был получен ранее и другими исследователями, причем отмечалось, что в ряду $G — W — M — H$ наблюдается уменьшение не только амплитуды флюктуаций, но и внутрипопуляционной изменчивости (Горская и др., 1985).

Высокая разногодичная изменчивость генеративности, по-видимому, свойственна не только вейниковым, но и другим злаковым сообществам Севера. Так, расчеты, проведенные нами по данным Н. С. Котелиной (Биогеоценологические исследования ..., 1979), показали, что у лисохвоста лугового и мятлика лугового изменчивость генеративности в 2,5—3,5 раза выше, чем запаса надземной биомассы, и в 5—8 раз выше, чем плотности стеблестоя.



Годичные изменения важнейших абиотических факторов и признаков одновидового вейникового сообщества, в процентах от уровня 1986 г.

Σ_t — сумма среднемесячных температур за период вегетации (июнь—сентябрь); Σ_0 — сумма осадков за период вегетации; L — максимальный уровень подъема воды у Салехарда в предшествующий год; T — продолжительность затопления экотопа в предшествующий год.

Обозначения признаков сообщества см. в разделе «Объекты и методика».

Влияние абиотических факторов. Анализ трендов разногодичной изменчивости признаков вейникового сообщества и сравнение их с изменениями трех ведущих абиотических факторов (поемности, осадков, температуры) показали, что генеративность вейника тесно связана с фактором поемности предыдущего года (см. рисунок). Генеративность во многом определяется продолжительностью затопления сообщества (T, дней) и максимальным уровнем подъема воды у Салехарда (L, см). Коэффициенты корреляции Спирмена (ρ) для пар L — T, L — G и T — G были равны +1,0, несмотря на то, что уровень изменчивости L (9,6 %) на порядок меньше такового у T и G. Изменение средней массы побега также было связано с признаками разлива предыдущего года, хотя и в несколько меньшей степени: коэффициент корреляции для пар L — M и T — M равнялся +0,9. Устойчивая корреляция генеративности и средней массы побега для злаковых ценозов была показана ранее (Горская, Никулина, Габдрахманова, 1984) и подтверждается нашими данными (ρ для пары G — M равен также +0,9).

Таким образом, наличие устойчивых корреляционных связей (L, T) — *G*, (L, T) — *M* и *G* — *M* позволяет предложить схему экзогенной детерминации уровня продуктивности в случае квазистабильной плотности стеблестоя: продолжительность затопления экотопа в предыдущий год (T) определяет процент генеративных побегов текущего года (*G*). Это существенно влияет на среднюю массу побега (*M*), а следовательно, и на запас надземной биомассы (*W*).

Сумма осадков за период вегетации (Σо, мм) практически не влияла на генеративность вейника (ρ=0), хотя в наиболее влажном 1986 году наблюдали высокую генеративность и максимальные размеры как генеративных, так и вегетативных побе-

Таблица 2

Средние классовые значения признаков при ранжировании выборок по плотности стеблестоя вейника

Признак	Класс плотности стеблестоя, поб/м²				
	400—600	600—800	800—1000	1000—1200	1200—1400
Классовые средние	488/500	703/707	885/851	1120/1053	1336/—
Объем класса (число площадок)	5/4	6/12	4/7	3/4	7/—
G, %	33,04/13,46	26,84/10,72	36,77/5,57	31,14/2,53	18,66/—
W, г/м²	617/496	756/734	916/725	1046/707	1030/—
M, г	1,26/0,99	1,08/1,04	1,04/0,85	0,93/0,67	0,77/—
Mg, г	2,38/1,61	1,84/2,27	1,43/1,81	1,58/1,85	1,47/—
Mv, г	0,79/0,90	0,85/0,94	0,82/0,80	0,66/0,64	0,60/—
Hg, см	126,8/107,0	119,7/118,3	122,1/114,7	121,1/112,7	119,5/—
Hv, см	80,9/83,2	85,0/84,1	90,1/76,6	85,0/75,2	84,9/—

Примечание. В числителе — 1986, в знаменателе — 1987 гг.

гов. С другой стороны, в наиболее сухом 1988 году размеры обоих типов побегов были минимальны. Коэффициенты корреляции пар $\Sigma o - Hg$, $\Sigma o - Hv$ были равны +0,9.

Сумма среднемесячных температур за период вегетации (Σt) не коррелирует ни с генеративностью, ни с другими признаками сообщества. Очевидно, что сами по себе летние температуры даже на севере не являются лимитирующим фактором. Однако сочетание низких температур с большим количеством осадков могло снижать активность и численность злаковых мух и других насекомых-фитофагов, что благоприятно отразилось на росте побегов в высоту, плотности стеблестоя и приблизило наблюдаемую реальную продуктивность к уровню потенциальной.

Влияние плотности стеблестоя. Известно, что генеративность, так же как продуктивность и ряд других признаков злаковых сообществ, контролируется не только экзогенными абиотиче-

скими факторами, но еще и плотностью стеблестоя (Greig — Smith, 1961). Еще А. К. Федоров (1956) отмечал, что в загущенных посевах тимофеевки много удлиненных вегетативных побегов, а у отдельно стоящих кустов почти все удлиненные побеги являются генеративными. В загущенных до некоторого предела травостоях неоднократно наблюдалось снижение числа генеративных побегов (Алексеенко, 1967). Г. Ф. Патриевская (1968), констатируя максимальную генеративность в наиболее разреженных посевах райграса пастбищного, одновременно указывала на то, что увеличение численности побегов не ограничивает развития генеративных побегов и даже некоторое загущение оказывается благоприятным.

Для выяснения зависимости *G* и других признаков вейникового сообщества от плотности стеблестоя данные выборок 1986 и 1987 гг. были ранжированы по этому признаку (т. е. по *N*) и разбиты на пять классов плотности: 400—600, 600—800, 800—1000, 1000—1200 и 1200—1400 побегов на 1 м^2 (табл. 2). Анализ классовых средних показал, что в годы с различным гидротермическим режимом не только наблюдается разная генеративность, но и меняется сам характер ее зависимости от плотности стеблестоя. В 1986 г. в I—IV классах плотности генеративность существенно не различалась, заметно снижаясь лишь при плотности 1200—1400 поб/м^2 (до 18,7 %). В 1987 г. (при значительном снижении общего уровня генеративности) максимальные значения *G* были отмечены в I классе плотности. А уже при 600—800 поб/м^2 генеративных побегов становилось меньше, и далее (по мере возрастания *N*) шло непрерывное снижение генеративности практически до нуля.

Нами было отмечено также очевидное сходство тенденций изменения генеративности и запаса надземной биомассы в зависимости от плотности стеблестоя. В 1986 г. увеличение биомассы наблюдалось вплоть до IV класса плотности, а в V классе (там, где началось снижение *G*) произошла стабилизация запаса биомассы. В 1987 г. аналогичная стабилизация была отмечена уже во II классе плотности.

Поскольку снижение генеративности — один из признаков эффекта загущения (Добрецова, 1965; Алексеенко, 1967), можно сделать вывод, что в одном и том же сообществе эффект загущения проявляется при разной минимальной пороговой плотности стеблестоя: в благоприятный год — при высокой (1200 поб/м^2), в неблагоприятный — при низкой (600 поб/м^2).

С другой стороны, наивысший процент генеративных побегов в злаковом сообществе в сочетании с максимальной и превышающей среднюю продуктивностью может рассматриваться в качестве важнейшего критерия определения экологического оптимума вида (Шведчиков, 1974), критерия оптимальной плотности стеблестоя. Оптимальная плотность побегов будет определять и оптимальный уровень продуктивности, т. е. такой,

который не создает противоречий между сообществом как целым и его структурными элементами (Пешкова, 1987). Эта оптимальная плотность для одного и того же сообщества изменяется во времени: как от года к году (в зависимости от комплекса экзогенных факторов), так, возможно, и в пределах одного и того же вегетационного периода.

Обращает на себя внимание любопытный факт относительного постоянства значений практически всех признаков в классе плотности 600—800 поб/м². Однозначно интерпретировать его затруднительно, однако именно в этом интервале лежат 12 из 20 (60 %) средних значений плотности стеблестоя всех изученных вейниковых сообществ. Абсолютно максимальный показатель генеративности (70 %) был отмечен в 1986 г. в сообществе, затоплявшемся в предыдущий год около 50 дней, при плотности стеблестоя и продуктивности около 1000 поб/м².

В целом по всем 20 сообществам зависимость G от N имеет вид одновершинной кривой с максимумом в классе 1000—1200 поб/м², причем правая часть кривой гораздо более короткая и крутая, чем левая, поскольку естественные вейниковые травостои в низовьях Оби очень редко имеют плотность свыше 1200 поб/м².

Влияние сенокошения и удобрений. На следующий год после скашивания вейниковых лугов часто наблюдается заметное снижение их продуктивности. Одна из причин этого — почти полное исчезновение генеративных побегов из травостоя (в особенности, если сообщество расположено на высоком уровне поймы и заливается не ежегодно). Если скашивание проводится в поздние сроки, в год продолжительного разлива, на следующий год появляются отдельные генеративные побеги, но генеративность не достигает и 50 % от контрольной, чаще — 10—20 %.

Сенокошение отрицательно влияет и на массу побегов, хотя при этом бóльшие потери наблюдаются у вегетативных, нежели у генеративных побегов (30—40 против 10—15 % средней прошлогодней массы).

Из всех вариантов удобрений наибольший эффект давали крупные дозы азота ($N_{120-180}$) на фоне $P_{45}K_{45}$. Только эти дозы увеличивали генеративность, а в других вариантах заметно снижалось количество генеративных побегов. Крупные дозы азота существенно увеличивали массу вегетативного побега, а вследствие этого — и среднюю массу побега (табл. 3). В этих же вариантах получено и наибольшее увеличение продуктивности (на 87 %), несмотря на то, что численность побегов значительно возрастала под действием малых доз азота. Фосфорные и калийные удобрения снижали генеративность и оказывали незначительный положительный эффект на другие признаки. Однако именно они в наибольшей степени увеличивали массу генеративного побега (на 17 %).

Таким образом, только высокие дозы азотных удобрений

Таблица 3

Влияние минеральных удобрений на генеративность и другие важнейшие признаки вейникового сообщества (разница между 1987 и 1988 гг., %)

Удобрение	Признак					
	W	*G*	*N*	*M*	*Mg*	*Mv*
Фосфор и калий	+13	—53	+14	+3	+17	+2
Азот (45—60 кг/га) . .	+43	—79	+86	—10	+12	—6
Азот (90—180 кг/га) . .	+87	+40	+35	+38	+5	+37

способствовали возрастанию генеративности, плотности стеблестоя и массы побега, а следовательно, максимально увеличивали и запас надземной биомассы вейника. Небольшие дозы азота, резко стимулируя увеличение численности побегов, одновременно снижали генеративность и среднюю массу побега. Поэтому продуктивность в этих вариантах возрастала не столь значительно.

Реальная и потенциальная генеративность. В настоящее время получили широкое распространение представления о несоответствии наблюдаемых значений количественных признаков растительных сообществ потенциально возможным значениям в результате неблагоприятных воздействий условий среды. Так, реальная продуктивность сообщества практически всегда меньше потенциальной. Не достигает потенциально возможных значений и масса побега (Пешкова, 1987). Предполагается, что и фиксируемая генеративность злаковых сообществ существенно ниже потенциальной генеративности (либо вследствие задержки развития генеративной сферы у части потенциально генеративных побегов, либо вследствие ее повреждения насекомыми-фитофагами и патогенными грибами на начальных этапах органогенеза).

Действительно, среди удлиненных вегетативных побегов вейника при внимательном анализе выделяется группа побегов, отличающихся заметно большей высотой (свыше 90 см), меньшим количеством листьев (зачастую обладающих недоразвитым соцветием), которые по своей природе являются скрыто генеративными (Смелов, 1966). При однократных учетах в маршрутных исследованиях скрыто генеративные побеги принимаются за вегетативные. Тем самым занижается истинная генеративность сообщества, а мощность вегетативных побегов, напротив, может быть завышена. Во избежание этого предлагается различать реальную (G) и потенциальную генеративность (G^p), которая определяется как сумма процентов генеративных и скрыто генеративных побегов в сообществе от общего числа побегов.

Таблица 4

Типы побегов в вейниковом сообществе, его реальная и потенциальная генеративность, %

Тип побегов	Год		
	1986	1987	1988
Генеративные (G) . . .	33,2	4,0	39,7
Скрыто генеративные . .	25,2	33,6	21,5
Вегетативные	41,6	62,4	38,8
G^p	58,4	37,6	61,2
$K_g=G:G^p$	0,57	0,11	0,65

Отношение реальной генеративности к потенциальной предлагается назвать коэффициентом реализации потенциальной генеративности (K_g). При полном совпадении G и G^p, т. е. отсутствии скрыто генеративных побегов, коэффициент будет равен единице, а приближение его к нулю — свидетельствовать о действии факторов среды, неблагоприятных для генеративного размножения. Соотношение побегов разных типов по годам изменяется довольно сильно (табл. 4), причем потенциальная генеративность меньше, чем реальная. Количество скрыто генеративных побегов относительно постоянно, однако оно несколько возрастало в 1987 г. одновременно с резким уменьшением реальной генеративности. Потенциальная генеративность данного и всех изученных сообществ вейника во все годы была намного больше реальной, достигая 60—80 %. В самых неблагоприятных условиях потенциальная генеративность составляет всего 10—15 %, но реальная в этот момент может быть равна нулю.

Коэффициент реализации потенциальной генеративности в относительно благоприятные годы (1986 и 1988) колеблется от 0,55 до 0,70. В неблагоприятных условиях он снижается до 0,10—0,25. Используя данный коэффициент, можно оценить потери биомассы вейникового сообщества, связанные с задержкой развития или повреждением потенциально генеративных побегов, поскольку средняя масса нормально развитого генеративного побега — 2,2—3,0 г, а скрыто генеративного — примерно в 2 раза меньше.

ВЫВОДЫ

Генеративность — один из важнейших критериев оценки состояния одновидовых злаковых сообществ, без знания которого невозможно интерпретировать данные по разногодичной изменчивости мощности побегов и запаса надземной биомассы.

Большой размах изменчивости генеративности свидетельствует о значительном влиянии на этот признак комплекса экзогенных абиотических факторов, при этом наибольшее влияние оказывает продолжительность затопления экотопа в предыдущий год. Несколько меньшее значение имеет количество осадков в течение вегетационного периода, а температуры в этот период практически не влияют на генеративность. При квазистабильной численности побегов в сообществе генеративность имеет решающее значение в определении уровня его продуктивности, что представляется весьма важным для разработки методов прогнозирования продуктивности пойменных лугов.

Генеративность зависит также от плотности стеблестоя сообщества, хотя и в меньшей степени, чем от экзогенных факторов. Характер этой зависимости меняется от степени благоприятности внешних условий. Минимальная пороговая плотность, при которой проявляется снижение генеративности, увеличивается в благоприятных условиях и уменьшается в неблагоприятных. Средние плотности стеблестоя свыше 1200 побегов на 1 м^2, при которых всегда наблюдается эффект загущения, для естественных вейниковых лугов низовьев Оби нехарактерны.

Скашивание травостоя в год с продолжительным разливом реки приводит на следующий год к существенному снижению как генеративности, так и продуктивности, а в год с коротким разливом — к снижению генеративности почти до нуля. Большие дозы азотных удобрений увеличивали генеративность, фосфорно-калийные удобрения и невысокие дозы азотных — снижали ее.

Наблюдаемая реальная генеративность злакового сообщества почти всегда ниже потенциальной, поскольку у части побегов происходит недоразвитие или повреждение генеративной сферы. Это несоответствие приводит к потерям биомассы сообщества, является одной из причин несовпадения уровней реальной и потенциальной продуктивности. Для оценки силы действия факторов, неблагоприятно влияющих на генеративную сферу, и оценки связанных с этим потерь биомассы, может быть использован предложенный коэффициент реализации потенциальной генеративности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Продуктивность луговых растений в зависимости от условий внешней среды. Л.: Наука, 1967. 168 с.

Биогеоценологические исследования на сеянных лугах в восточноевропейской тундре. Под ред. И. Б. Арчеговой, Н. С. Котелиной. Л.: Наука, 1979. С. 20—53.

Горская Т. Г., Никулина Г. А., Габдрахманова Г. Я. Генеративность злаков как критерий ценодиагностики в травосмесях // Вклад ботаников Башкирии в осуществление продовольственной программы (Тез. докл. науч. конф.). Уфа, 1984. С. 36—38.

Горская Т. Г., Никулина Г. А., Габдрахманова Г. Я. Закономерности дифференциации популяции многолетних трав при сукцессии в

травосмесях // Ботанические исследования на Урале: Информ. мат-лы. Свердловск, 1985. С. 17.

Джалилова О. А. О нарастании, отмирании и разложении растительной массы злаков // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 4. С. 545—552.

Добрецова Т. Н. О взаимоотношениях растений в чистых посевах кукурузы различной густоты стояния // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 190—205.

Корякина В. Ф. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений М.; Л.: Наука, 1964. 288 с.

Лопатин В. Д. Закономерности формирования луговых ценозов в процессе сингенеза // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 391—413.

Марков В. М. Общая геоботаника. М.: Высш. шк., 1962. 450 с.

Патриевская Г. Ф. О влиянии площади питания на райграс высокий *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl в зависимости от неблагоприятных погодных условий // Проблемы ботаники. X. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л., 1968. С. 86—95.

Пешкова Н. В. Изменчивость продуктивности вейника Лангсдорфа на Южном Ямале и в низовьях Оби // Экология. 1982. № 6. С. 25—31.

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 136 с.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 367 с.

Федоров А. К. Некоторые особенности развития тимофеевки луговой // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1956. № 3. С. 381—389.

Шведчиков Г. В. Некоторые данные по биологии *Arctophila fulva* (Trin.) Anders. // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 8. С. 1184—1193.

Шенников А. П., Макаревич В. Н. К биологии и экологии *Alopecurus ventricosus* Pers. // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 9. С. 1326—1330.

Greig-Smith P. Data on pattern within plant communities. II. *Ammophila arenaria* (L.) Link.// J. Ecol. 1964. V. 49, N 3. P. 703—708.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

ПРОДУКТИВНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО УРАЛА

Устойчивость (стабильность) сообщества определяется его способностью поддерживать на существующем уровне свои основные параметры или же быстро восстанавливать их после нарушений (Василевич, 1983). Способность экосистемы сопротивляться нарушениям в целях сохранения структуры и функции Ю. Одум (1986) называет резистентной устойчивостью, а восстанавливаться после нарушений — упругой устойчивостью. При этом автор допускает, что, возможно, системе трудно развивать одновременно оба типа устойчивости, поэтому, как правило, при благоприятных физических условиях среды экосистемы в большей степени проявляют резистентную, а не упругую устойчивость, а в изменчивых физических условиях наблюдается прямо противоположное. Он предполагает также, что стабильность более тесно связана с функциональным, а не со структурным разнообразием.

По мнению В. И. Василевича (1983), продукционный процесс не отражает сущности фитоценотических систем, ее составляют взаимные отношения между растениями и между ними и средой, что всегда подчеркивалось в классической русской геоботанике. Но, как известно, первичная продукция является результатом функционирования фитоценоза, поэтому стабильность прямо или косвенно связана с продуктивностью (Smith, 1980). И в случае сохранения набора видов с относительно постоянным обилием, как, например, в условиях высокогорий Внутреннего Тянь-Шаня (Цеканов, 1987), нет необходимости отказываться от этого показателя. К тому же до сих пор нет надежных критериев устойчивости.

Уровень продукционного процесса использован и в нашей работе при оценке устойчивости к антропогенным воздействиям разных типов растительности высокогорий Южного Урала. Эта задача поставлена в связи с повсеместным ростом деградации растительного покрова под влиянием человека. Основным антропогенным фактором в высокогорьях Урала, где тундровые фитоценозы имеют важное водоохранное и противоэрозионное

значение, где обитают эндемичные, реликтовые, декоративные, лекарственные и пищевые растения, является вытаптывание. Правда, в настоящее время растительный покров горно-тундрового и подгольцового поясов массива Иремень находится в сравнительно ненарушенном состоянии, что благоприятствовало нашим исследованиям.

ОБЪЕКТЫ, МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами проведено экспериментальное вытаптывание в следующих фитоценозах массива Иремень: в травяно-лишайниковой (ситниково- и осоково-лишайниковой), кустарничково- и травяно-моховой, кустарниковой (березково-лишайниковой) тундрах, на разнотравном лугу и пушицево-сфагновом болоте. Исследуемые сообщества (табл. 1) находятся в суровых климатических условиях 1100—1500 м над уровнем моря. Они имеют небогатый видовой состав, двухъярусное строение, высокое проективное покрытие (не менее 80 %) и малую продуктивность (в пределах 1000—3000 г/м^2 возд. сух. массы).

На участках с относительно однородным растительным покровом и рельефом заложили тропы (0,5×10 м) на расстоянии 1 м друг от друга. Антропогенные нагрузки (400, 800, 2000, 4000 шагов/м^2) даны в разгар вегетационного сезона 1983 г. (ассистент массой 70 кг с 39 размером обуви). О реакции растительности судили по запасам и структуре надземной биомассы через один и три года после вытаптывания. Растения срезали с площадок (25×25 см), расположенных в систематическом порядке, по границе зеленой и бурой частей мхов или по поверхности почвы (в сообществах с обильным лишайниковым покровом). Повторность опыта приведена в соответствующих таблицах. В качестве показателя тесноты связи между запасами биомассы отдельных компонентов использовали корреляционное отношение η и коэффициент корреляции r (полный корреляционный анализ выполнен на ЭВМ СМ-3).

В горно-тундровых сообществах массива Иремель, как и в других горных фитоценозах, находящихся в экстремальных условиях среды (Онипченко, 1983; Цеканов, 1987), можно предположить высокую степень устойчивости к климатогенным воздействиям исходя из следующих соображений. В результате жесткого контроля среды здесь произрастают немногие виды цветковых растений (хотя попадают зачатки многих), что обеспечивает замкнутость сообществ. Относительно постоянное обилие видов, их долевое участие в продуцировании органического вещества способствуют длительному существованию сообществ на одних и тех же участках. Незначительные флюктуации годичного прироста (что подтверждается в какой-то степени и нашими материалами) — также один из признаков относительно стабильного состояния сообществ.

Таблица 1

Краткая характеристика объектов исследования (проективное покрытие, высота, доминирующие виды)

Ассоциация (почва)	Кустарники, кустарнички	Травянистые	Лишайники и мхи
Тундры			
Ситниково-лишайниковая (горно-тундровый подбур грубогумусный)	—	50 %, h=15 см; cop.$_1$ — *Juncus trifidus, sp.— Hieracium iremelense, Carex brunnescens*	70 %, h=2—3 см; sp.— *Cladina arbuscula, Cl. stellaris, Cladonia amaurocraea, Cl. furcata, Cetraria laevigata, Dicranum spp.*
Осоково-лишайниковая (горно-тундровая перегнойно-глеевая)	—	50 %, h=15 см; cop.$_1$ *Carex bigelowii, sp.— Polygonum bistorta, P. viviparum, Festuca igoschinae, Anemone biarmiensis, Lagotis uralensis*	70 %, h=3—4 см; sp. — *Cladina arbuscula, Cl. rangiferina, Cladonia amaurocreae, Cl. furcata, Cetraria laevigata, Pleurozium schreberi*
Березково-лишайниковая (горно-тундровая глеевая)	60—70 %, h=20—25 см; cop.$_2$ — *Betula humilis*, sp.— *Vaccinium uliginosum*	10 %, h=15 см; sp.— *Festuca igoschinae*	50—60 %, h=2—3 см; sp. — *Cladina rangiferina, Cladina arbuscula, Cladonia amaurocraea, Cetraria laevigata, Hylocomium splendens*
Кустарничково-моховая (горно-тундровый подбур грубогумусный)	40—50 %, h=10 см; cop.$_1$ — *Vaccinium myrtillus*	20 %, h=15 см; sp.— *Carex vaginata, Festuca igoschinae, Polygonum bistorta*	80 %, h=2—3 см; cop.$_1$ — *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*, sp. — *Polytrichum commune*
Травяно-моховая (горно-тундровый подбур грубогумусный)	20 %, h=5—7 см; sp. — *Vaccinium vitis — idaea*	30—40 %, h=15—25 см; cop.$_1$— *Polygonum bistorta*, sp.— *Carex vaginata, Festuca igoschinae*	80 %, h=3—4 см; cop.$_1$ — *Hylocomium splendens, Polytrichum commune, P. juniperinum*
Разнотравный луг (горно-тундровая перегнойно-глеевая)	—	80 %, h=30—70 см; cop.$_1$ — *Polygonum aplinum, P. bistorta*, sp.— *Calamagrostis uralensis, Poa* sp.	—
Пушицево-сфагновое болото (торфяно-болотная)	—	40—50 %, h=20 см; cop.$_1$ — *Eriophorum vaginatum*, sp.— *Carex* sp.	70—80 %; h=5—6 см; sp. *gr.*— *Sphagnum warnstorfianum, Sph. fuscum, Sph. angustifolium*

Таблица 2

Структура надземной биомассы ситниково-лишайниковой тундры, г/м² возд. сух. массы ($n=16$)

Компонент	Контроль	Нагрузка, шаги/м²		
		400	800	2000
Цветковые (травянистые)	101±4	85±5	65±5	54±4
	87±5	87±6	74±5	78±4
Лишайники	460±26	397±34	324±38	92±23
	421±34	308±30	163±21	110±22
Мхи	57±13	28±10	58±14	15±5
	28±8	26±8	52±12	22±5
Общий запас	618±24	510±33	447±33	161±24
	536±32	421±27	289±16	210±37

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5, 7: в числителе — 1984, в знаменателе — 1986 гг.

Устойчивость высокогорной растительности к антропогенным воздействиям различна у разных типов и определяется видовым составом и структурной организацией сообщества. Наименее устойчив в отношении антропогенных факторов лишайниковый покров. Поэтому рассмотрим сообщества, где он играет существенную роль. На первый взгляд, наиболее ранимой была ситниково-лишайниковая тундра. Лишайники здесь после дождя подсыхали на ветру через несколько часов. И даже незначительные воздействия (400 шагов/м²) уменьшали их проективное покрытие более чем на 50 %. При нагрузке 800 шагов/м² еще встречались целые подеции, но в основном на поверхности почвы лежали только кусочки лишайников (2—3 см), которые при большем воздействии (2000 шагов/м²) перемешались с надземными частями цветковых растений и почвенными частицами; наблюдалось понижение уровня поверхности тропы, она стала влажной и бурой.

В осоково-лишайниковой тундре лишайники при ходьбе увлажнялись, заметные нарушения в растительном покрове проявились только при нагрузке 800 шагов/м². Причем подеции не только крошились, но и расслаивались вдоль. При нагрузке 2000 шагов/м² лишайниковый покров разрушился полностью. Местами оголилась почва и на поверхности тропы появилась вода.

В березково-лишайниковой тундре заметные повреждения в кустарниковом ярусе (дефолиация, обломанные и засохшие побеги) и лишайниковом покрове (поломанные и смещенные подеции) наблюдали лишь при нагрузке 4000 шагов/м².

Таблица 3

Структура надземной биомассы осоково-лишайниковой тундры, г/м² возд. сух. массы ($n=16$)

Компонент	Контроль	Нагрузка, шаги/м²			
		400	800	2000	4000
Цветковые	148±19 / 138±23	101±8 / 113±20	129±17 / 148±21	112±19 / 113±16	Нет свед. / 94±11
В том числе: травянистые	117±14 / 100±15	88±8 / 82±9	79±8 / 91±5	64±5 / 94±10	Нет свед. / 84±8
Лишайники	668±46 / 526±60	630±60 / 380±72	359±36 / 176±22	201±23 / 150±22	Нет свед. / 21±2
Мхи	10±2 / 26±6	5±1 / 9±4	6±1 / 14±4	5±1 / 16±8	Нет свед. / 13±5
Общий запас	826±46 / 690±50	736±59 / 502±44	494±33 / 338±35	318±28 / 279±24	Нет свед. / 128±15

Таблица 4

Структура надземной биомассы березково-лишайниковой тундры, г/м² возд. сух. массы (в контроле $n=16$, в каждом варианте опыта $n=8$)

Компонент	Контроль, нагрузка 800, 2000 шагов/м²	Нагрузка 4000 шагов/м²
Цветковые	368±19	240±24
В том числе: березка	306±18	186±24
травянистые	18±2	20±5 (1984 г.) / 34±6 (1986 г.)
Лишайники	382±32	134±26
Мхи	43±6	19±6
Общий запас	793±40	393±38

В травяно-лишайниковых сообществах (табл. 2, 3, рис. 1) на следующий год после вытаптывания снижение биомассы лишайников было пропорциональным интенсивности вытаптывания (ситниково-лишайниковая тундра) или же зависимость была более сложной (осоково-лишайниковая тундра). В первом сообществе происходил в основном вынос кусочков подециев с током воды по склону. Во втором уплотнение горно-тундровой перегнойно-глеевой почвы нарушило водный режим и вызвало ослизнение лишайников. В итоге на третий год после вытаптывания (1985) в обоих сообществах при одних и тех же нагрузках показатели сравнялись: от уровня биомассы контроля при

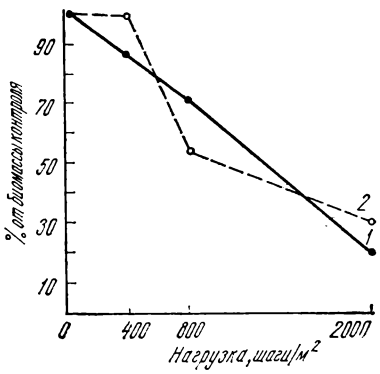


Рис. 1. Деградация лишайникового покрова в результате вытаптывания, 1984 г.
1 — ситниково-лишайниковая тундра; *2* — осоково-лишайниковая.

воздействии 400 шагов/м² сохранилось 70 %, 800 шагах/м² — 30—40 %, 2000 шагах/м² — 20—30 %. В результате кладонии разрушались быстрее, чем цетрарии. Следовательно, не всегда увлажненные лишайники меньше страдают от вытаптывания, чем сухие (Малышева, 1978), и для правильного вывода недостаточно результатов первого года опыта.

Снижение биомассы цветковых растений в травяно-лишайниковых тундрах наблюдали только в 1984 г., причем оно не превысило 50 % от контроля. Популяции разных видов растений неодинаково реагировали на антропогенные нагрузки. В ситниково-лишайниковой тундре снизилась биомасса *Juncus trifidus*, в то время как биомасса *Hieracium iremelense* и *Carex brunnescens* была стабильной. В осоково-лишайниковой тундре все виды, в том числе доминант *Carex bigelowii*, снизили свою биомассу.

В 1986 г. на фоне усиливающейся деградации лишайникового покрова продуктивность травянистых растений практически достигла контрольного уровня, восстановилось количество цветущих видов. Наблюдались также интенсивное образование дочерних побегов у *Hieracium iremelense*, плодоношение у *Carex brunnescens* и увеличение всходов цветковых растений у *Polygonum bistorta, P. viviparum, Anemone biarmiensis, Lagotis uralensis, Solidago virgaurea* — от 30 на контроле до 133 при нагрузке 4000 шагов/м² (учетной площадки 25×25 см).

Намного устойчивее березково-лишайниковая тундра (табл. 4). В годы наблюдений в диапазоне контроль — нагрузка 2000 шагов/м² различия между запасами биомассы отдельных компонентов были недостоверны по критерию Стьюдента ($t<2$ при пороге вероятности 0,95), что позволило усреднить полученные данные. При нагрузке 4000 шагов/м² сохранилось 50 % от биомассы контроля. Биомасса *Betula humilis* уменьшилась на 40 %, а ее годичный прирост незначительно превысил контрольный уровень (22 %) и состоял практически из одних листьев. Заметно снизилась биомасса лишайников (на 65 %), биомасса травянистых растений (в основном за счет *Festuca igoschinae*) на третий год после вытаптывания увеличилась по сравнению с контролем в 2 раза. Следовательно, рекреационная нагрузка

снизила продуктивность всех трех сообществ. Однако при одной и той же нагрузке степень деградации травяно-лишайниковых тундр была намного выше.

Устойчивы к антропогенным воздействиям кустарничково- и травяно-моховая тундры. Сильные повреждения растительного покрова произошли только при нагрузке 4000 шагов/м^2. Уровень поверхности тропы снизился на 5—7 см, а сама тропа стала бурой и выровненной. Результаты определения продуктивности на следующий год после вытаптывания подтвердили визуальные наблюдения. Так, в травяно-моховой тундре при нагрузке 800 шагов/м^2 достоверно снизилась (на 45 %) только биомасса цветковых растений (табл. 5). При 2000 шагов/м^2 уменьшилась биомасса мхов (на 42 %), в то время как биомасса цветковых в диапазоне нагрузок 800—2000 шагов/м^2 оставалась постоянной. И в итоге общая надземная биомасса составила 57 % от контроля. При дальнейшем вытаптывании одновременно разрушались оба компонента. В результате общая надземная биомасса при нагрузке 4000 шагов/м^2 составила 22 % от исходного уровня.

Рекреационная нагрузка снизила продуктивность всех доминирующих видов цветковых растений, но из-за разной способности противостоять фактору вытаптывания интенсивность снижения их биомассы была неодинаковой. Наименее толерантный вид *Vaccinium vitis — idaea.*

На третий год после вытаптывания общий запас биомассы в диапазоне нагрузок 800—4000 шагов/м^2 выровнялся и составил 70 % от контроля. Следовательно, самое интенсивное восстановление (в основном за счет мхов) наблюдалось при максимальной нагрузке. Очень лабильным видом оказалась *Festuca igoschinae,* биомасса которой в результате образования плотных дерновинок увеличилась в 10 раз. У эндемичных же видов (*Lagotis uralensis* и *Anemone biarmiensis*) началось интенсивное образование дочерних побегов и увеличилось количество всходов (контроль — 6, нагрузка 4000 шагов/м^2 — 34). Это говорит о их положительной реакции на кратковременные и достаточно сильные воздействия.

Аналогичные материалы получены по восстановлению кустарничково-моховой тундры. Отмечены только меньшая толерантность и слабое восстановление у мохового покрова (в связи с более сухим местообитанием участка) и у *Vaccinium myrtillus* (в сравнении с травянистыми растениями). Восстановление продуктивности в моховых типах тундр при нагрузке до 4000 шагов/м^2 следует ожидать на пятый год при отсутствии рекреации.

Пушицево-сфагновое болото следует рассматривать как несбалансированную систему, в которой степень продуцирования органического вещества намного превышает степень разрушения, но естественные смены растительности могут быть очень

Таблица 5

Структура надземной биомассы травяно-моховой тундры, г/м² возд. сух. массы (в контроле $n=16$, в каждом варианте опыта $n=8$)

Компонент	Контроль	Нагрузка, шаги/м²			
		400	800	2000	4000
Цветковые	188±19	141±17	104±14	102±8	58±5
	168±16	157±17	106±11	122±9	110±18
Мхи	297±25	299±17	283±22	174±16	51±22
	278±15	272±15	240±21	192±15	201±15
Общий запас	485±17	440±19	387±27	276±17	109±7
	446±20	429±20	346±24	314±13	311±16

Таблица 6

Структура надземной биомассы пушицево-сфагнового болота, г/м² возд. сух. массы (в 1984 г.* $n=4$, 1986 г. $n=8$)**

Компонент	Контроль	Нагрузка, шаги/м²			
		400—800 *	400 **	800 **	1500 **
Цветковые . . .	95±17	9±3	48±17	37±8	38±9
В том числе:					
пушица . . .	85±17	4±2	3±1	5±1	1±1
осока . . .	10±4	5±3	45±18	32±9	37±9
Мхи	458±38	207±48	437±52	444±29	93±15
Общий запас . .	553±32	216±47	485±59	481±29	131±55

Таблица 7

Структура надземной биомассы разнотравного луга, г/м² возд. сух. массы ($n=16$)

Компонент	Контроль	Нагрузка, шаги/м²		
		800	2000	4000
Злаки	64±8	33±7	29±5	23±4
	112±28	61±6	58±7	39±18
Разнотравье	212±19	132±18	127±19	129±23
	195±27	184±29	153±21	146±28
Общий запас *	276±23	165±18	156±18	152±24
	307±29	245±31	211±23	185±13

* Не учтена биомасса мхов (около 16 г/м).

замедленны. Вследствие обильного увлажнения (от поверхности мха вода на глубине 11—13 см при наличии торфяной залежи до 30 см) пушицево-сфагновое болото оказалось очень неустойчивым к фактору вытаптывания. При нагрузке 400 шагов/м^2 были разрушены кочки, сложенные *Eriophorum vaginatum*, и сильно поврежден моховой покров; 800 шагов/м^2 — местами оголилась почва; 1500 шагов/м^2 — растительность перемешалась с почвой и на поверхности тропы встречались обломки камней.

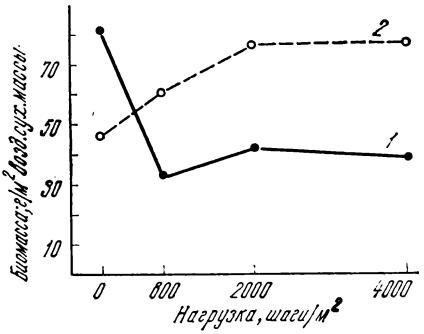
В первый год после вытаптывания (400—800 шагов/м^2) тропы имели выровненную поверхность из ярко-зеленого ковра мхов, редко встречались побеги *Carex* sp. и *Eriophorum vaginatum*. На тропе, где нагрузка была 1500 шагов/м^2, протекал ручей. На третий год после вытаптывания (400—800 шагов/м^2) заметно увеличилось проективное покрытие цветковых растений (до 20—30 %), а зеленые части мхов при покрытии 90—100 % достигли высоты контроля (5—8 см). Тропа, которая подверглась более сильному воздействию (1500 шагов/м^2), начала зарастать мхами. В центральной ее части на поверхности воды плавал слой из ослизненных сфагновых мхов.

Происходящие под влиянием вытаптывания изменения в сообществе отчетливо отразились на продукционном процессе (табл. 6). В конце вегетационного сезона 1984 г. при нагрузках 400 и 800 шагов/м^2 от уровня контроля биомасса мхов составила 45 %, а биомасса цветковых растений — 10 %. Причем *Carex* sp. практически сохранила свои запасы, а *Eriophorum vaginatum* уменьшила в 20 раз. В 1986 г. на фоне восстановленной моховой дернины биомасса цветковых достигла 40—50 % от контроля. Были разрушены кочки *Eriophorum vaginatum*, почки возобновления которой находятся вблизи поверхности мохового покрова. Потому *Carex* sp., узлы кущения которой несколько ниже (благодаря своему интенсивному возобновлению и размножению вегетативным путем), захватила освободившуюся территорию и стала доминантом.

Устойчив к антропогенным воздействиям разнотравный луг. При нагрузке 4000 шагов/м^2 надземные части растений сильно втоптались в почву, но деформация ее поверхности была выражена местами, благодаря упругости хорошо развитой дернины.

В первый год после вытаптывания тропы отличались от контрольных участков как по высоте, так и по проективному покрытию растительности. На третий год наблюдали только незначительные различия в покрытии. Внешний облик сообщества (в пределах нагрузки до 4000 шагов/м^2) определяли корневищные многолетники *Polygonum alpinum* и *P. bistorta*. По биомассе надземных органов они превосходили все остальные вместе взятые виды. От общего запаса биомассы на долю доминантов на контроле приходилось 40—45 %. В первый год после вытаптывания при нагрузках 800, 2000, 4000 шагов/м^2

Рис. 2. Изменение биомассы доминирующих видов растений в результате вытаптывания, 1984 г.
1 — Polygonum bistorta; 2 — Polygonum alpinum.



они составили соответственно 56, 75, 71 %, на третий — 42, 54, 64 %. С увеличением уровня антропогенной нагрузки росла значимость доминантов. Но с годами при отсутствии вытаптывания соотношение между видами восстанавливалось до контрольного уровня.

В целом продуктивность снижалась при рекреационной нагрузке (табл. 7), как и во всех предыдущих сообществах. В первый год после вытаптывания наблюдали резкую разницу в продуктивности контроля и троп. На самих тропах общий запас биомассы (в пределах нагрузки 800—4000 шагов/м²) был один и тот же — около 60 % от контроля. Этому способствовала динамическая устойчивость доминантов, которая обеспечивалась повышением биомассы горца альпийского при понижении биомассы раковой шейки (рис. 2).

На третий год после вытаптывания от контроля к опыту наблюдали уже постепенное снижение биомассы. Произошло заметное восстановление биомассы разнотравья за счет недоминирующих видов (каких конкретно, трудно сказать из-за редкой встречаемости их на участке).

Наиболее ранимой при вытаптывании была группа рыхлокустовых злаков (*Calamagrostis uralensis* и *Poa* sp.), почки возобновления которых приближены к поверхности почвы. Поэтому даже на третий год после вытаптывания их биомасса на тропах была в 2—3 раза меньше, чем на контроле. Восстановления продуктивности разнотравного луга при нагрузке 800 шагов/м² следует ожидать на четвертый год, при 2000—4000 — на пятый.

СТРУКТУРА И УСТОЙЧИВОСТЬ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ

Структура сообществ, как показали результаты, определяет их устойчивость. В основе организации травяно-лишайниковых и березково-лишайниковой тундр, по-видимому, лежит экотопический отбор, при котором создается упорядоченность видового состава, его организованность, но не возникает целостности (Василевич, 1983). Поэтому корреляционная связь между биомассами цветковых растений и лишайников во всех трех сообществах слабая ($\eta = 0{,}49$—$0{,}51$ при $P < 0{,}05$).

В травяно-лишайниковых тундрах лишайники, скорее всего,

являются эдификаторами (Игошина, 1964), а цветковые растения выполняют конструктивную роль, защищая прежде всего лишайниковый покров от ветров. В кустарниковой тундре эдификаторная роль принадлежит основному ценозообразователю — *Betula humilis* (Матвеева, 1978). Но влияние эдификаторов слабое, поэтому цветковые растения и лишайники в значительной степени независимы друг от друга.

В тех и других сообществах лишайники, образуя сплошной напочвенный покров, выполняют немалую роль в процессах жизнедеятельности цветковых растений, в том числе их возобновлении (Локинская, 1967). В нашем эксперименте количество всходов цветковых увеличивалось на фоне деградации лишайникового покрова. Медленный рост не дает возможности лишайникам конкурировать с быстрорастущими цветковыми растениями. Поэтому, благодаря их нетребовательности к трофности субстрата, способности выносить резкие колебания температуры и влажности, они занимают участки с наиболее суровыми условиями среды. Замедленный рост доминантов-эдификаторов (в том числе *Betula humilis*), слабые связи между цветковыми растениями и лишайниками обусловливают длительное существование этих сообществ в пространстве и во времени. Но в силу своих биоморфологических особенностей лишайники неустойчивы к антропогенным воздействиям.

В травяно-лишайниковых тундрах допустимы только малые нагрузки. Потеря трудновосстановимого лишайникового покрова (Игошина, 1939) сопровождается быстрым восстановлением яруса цветковых. Это приводит к образованию антропогенных сообществ или группировок растений с преобладанием травянистых видов. Если и возможен возврат к исходному состоянию, то процесс этот займет не один десяток лет.

В кустарниковой тундре связь между запасами биомассы ярусов сохраняется даже при нагрузке 4000 шагов/м^2 ($\eta=0{,}50$ при $P<0{,}05$), благодаря антропотолерантности *Betula humilis*. Однако эту нагрузку следует считать предельно допустимой, так как более высокая может привести к необратимым последствиям из-за слабой восстановительной способности как доминанта, так и содоминанта — лишайников. Как отмечено ранее (Овеснов, 1948), деградация кустарникового яруса обычно сопровождается отравниванием участка.

Структура и продуктивность кустарничково- и травяно-моховой тундр, а также пушицево-сфагнового болота контролируются ценотическими отношениями, вероятно, в большей степени, чем в предыдущих сообществах, благодаря более сильному эдификатору — моховому покрову (Шенников, 1964). Непосредственный контакт подземных органов цветковых растений со мхами обеспечивает более тесную связь между надземной биомассой цветковых и биомассой мхов ($\eta=0{,}59$—$0{,}62$ при $P<0{,}05$). И поскольку связь между компонентами близка к ли-

нейной, рассчитаны коэффициенты корреляции ($r = -0{,}58 - 0{,}60$ при $P < 0{,}05$), отрицательный знак которых указывает на конкурентные отношения между цветковыми растениями и мхами. При антропогенных воздействиях линейность связи может теряться, но сама связь сохраняется (при нагрузке до 4000 шагов/м^2 в моховых типах тундр и 800 — на пушицево-сфагновом болоте).

В кустарничково- и травяно-моховой тундрах при нагрузке 4000 шагов/м^2 подземные органы цветковых растений сильно уплотняются. При этом восстановительная способность растительного покрова сохраняется, но могут исчезнуть те виды, органы возобновления которых имеют приповерхностное расположение. Предельно допустимая нагрузка — 2000 шагов/м^2. При ней сохраняются эдификаторная роль мхов и количественные отношения между видами, а биомасса составляет 50 % от контрольной величины.

На пушицево-сфагновом болоте подземная сфера разрушается даже при незначительном вытаптывании (живые корни и корневища перемешиваются с торфом и камнями). Нарушаются ценотические отношения между цветковыми растениями, в результате чего доминантом становится более конкурентоспособный вид. Хотя вытаптывание представляет угрозу для существования болот (Боч, 1978), продуктивность их довольно быстро восстанавливается при незначительной рекреационной нагрузке. В случае же полного разрушения растительного и почвенного покрова скорость зарастания участка будет зависеть от наличия ненарушенной или слабонарушенной территории.

Луговым сообществам (как динамической системе) обычно свойственна разногодичная изменчивость продуктивности в результате преобладания экотопического контроля над ценотическим (Пешкова, 1987). Однако исследования, проведенные нами на разнотравном лугу, показали незначительное варьирование запаса его биомассы в годы наблюдений. Он был самым устойчивым к фактору вытаптывания. Анализ корреляционных связей позволяет сказать следующее. Отсутствие на ненарушенном участке достоверной связи между запасами биомассы отдельных видов растений (в том числе доминантов) допускает слабовыраженную конкуренцию между ними вследствие высокой дифференциации в пространстве (Лемме, 1976). Наличие средней по тесноте связи между биомассой злаков и разнотравья ($r = +0{,}61$ при $P < 0{,}05$) указывает на значимую эдификаторную роль последнего, которое создает благоприятную среду для злаков. Однако при антропогенных воздействиях эта положительная связь нарушается (вследствие сильного повреждения покрова злаков) и проявляются конкурентные взаимоотношения между доминантами ($r = -0{,}42$ при $P < 0{,}05$). В результате снижение биомассы одного вида компенсируется увеличением ее у другого. Следовательно, в основе динамической устойчи-

вости доминантов разнотравного луга лежит механизм компенсации, т. е. уровень продуктивности сообщества также, по всей вероятности, контролируется ценотическими отношениями в значительной степени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальное вытаптывание растительности в ряде высокогорных сообществ массива Иремель подтвердило известное положение, что устойчивость сообществ может поддерживаться наличием стабильных элементов или благодаря динамичным элементам (Динамика ценопопуляций..., 1985). Выявилась также четкая тенденция к усилению корреляционной связи между основными компонентами надземной биомассы — от сообществ с хорошо развитым лишайниковым покровом ($\eta = 0{,}49$—$0{,}51$ при $P < 0{,}05$) к сообществам с моховым покровом ($\eta = 0{,}59$—$0{,}61$ при $P < 0{,}05$).

Устойчивое состояние уровня продуктивности в травяно- и березково-лишайниковой тундрах определяется биологическими особенностями доминантов — наиболее стабильных элементов сообществ. Продукционный процесс в кустарничково- и травяно-моховой тундрах, на пушицево-сфагновом и разнотравном лугах, по-видимому, в значительной степени контролируется на уровне сообщества через конкурентные взаимоотношения растений, которые обладают достаточно высокой восстановительной способностью. Однако, если взять максимальное значение показателя ($r = 0{,}60$) между запасами биомассы (цветковых растений и мхов, а также злаков и разнотравья на лугу) и учесть, что степень связанности в вариации двух величин более точно измеряется квадратом коэффициента корреляции, т. е. r^2 (Ракицкий, 1967), то можно сказать, что только 36 % изменчивости одного признака определяется изменчивостью другого. Следовательно, структура и продуктивность исследуемых сообществ находятся под сильным контролем экотопа.

Травяно-лишайниковые тундры и пушицево-сфагновое болото характеризуются низкой резистентной устойчивостью. Но если для первых свойственна низкая упругая устойчивость, то для вторых — относительно высокая (при наличии малонарушенных участков). Кустарниковая тундра обладает достаточно высокой резистентной, но низкой упругой устойчивостью. Кустарничково- и травяно-моховой тундрам, как и разнотравному лугу, свойственна достаточно высокая резистентная и упругая устойчивость. Таким образом, в высокогорных сообществах Южного Урала сочетаются разные типы устойчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С. Достижения современного болотоведения // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М., 1978. Т. 2. С. 5—65.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с.

Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 19 с.

Игошина К. Н. Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере // Оленеводство. 1939. Сер. 2. Вып. 4. С. 7—29.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН. 1964. Сер. 3. Вып. 16. С. 83—230.

Лемме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.

Локинская М. А. Лишайники, их роль в эволюции растительного покрова // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 203—206.

Малышева Т. В. Использование напочвенного лишайникового и мохового покрова для индикации стадий рекреационной дигрессии сосняков Подмосковья // Лихеноиндикация состояния окружающей среды (Материалы Всесоюз. конф., 3—5 окт.). Таллин, 1978. С. 38—40.

Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 72—113.

Овеснов А. М. Заметки об олуговении горных тундр на Северном Урале // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те. 1948, Т. 12, вып. 8. С. 313—325.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.

Онипченко В. Г. Состав и структура альпийских лишайниковых пустошей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 1987. 134 с.

Ракицкий Т. Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышейш. шк., 1967. 130 с.

Цеканов А. С. Растительность высокогорий Внутреннего Тянь-Шаня и ее изменения под воздействием антропогенных факторов. Фрунзе: Илим, 1987. 362 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Наука, 1964. 447 с.

Swith O. L. The influence of environmental gradients on ecosystems stability // Amer. Natur. 1980. V. 116, N 1. P. 1—24.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

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

ЛИШАЙНИКИ В ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ

Участие лишайников в сложении растительного покрова в лесах восточных предгорий Урала (на севере Свердловской области) изучали с целью выявления возможностей использования лесных массивов для зимнего выпаса оленей. Обследованием охвачена территория по лево- и правобережью р. Лозьвы от административной границы области на севере до широты хр. Молебный Камень на юге (подзона северной тайги). Западная часть территории представляет собой полосу холмисто-увалистых предгорий, понижающихся и сглаживающихся к востоку. В условиях холодного, достаточно влажного климата на предгорной ступени (200—300 м над уровнем моря) господствуют сосновые кустарничково-зеленомошные леса (Игошина, 1944; Колесников, 1969; Сторожева, 1966). В долине р. Лозьвы (80—100 м над уровнем моря) представлен комплекс сосновых, елово-кедровых лесов и сфагновых болот (Игошина, 1949, 1964).

Обследование территории проведено на трех широтных и одном долготном профилях общей протяженностью около 100 км. Геоботанические описания делали на пробных площадях (900 м^2). Напочвенный покров обследовали подробно не менее чем на пяти учетных площадках (по 9 м^2). Учитывали видовой состав, обилие, ярусное и синузиальное сложение, покрытие и участие в нем кустарничков, трав, мхов и лишайников.

На пробных площадках (25 $\times$ 25 см) отмечали видовой состав лишайников, видовую насыщенность синузий, покрытие. Видовую насыщенность определяли как среднее число видов на пробную площадку. Оценивали встречаемость как количество описаний, в которых вид зарегистрирован. Перевод в относительные единицы, на наш взгляд, сделал бы этот показатель менее наглядным. Общее количество описаний для каждого типа изученных местообитаний отражает их соотношение на профилях и может служить, в определенной степени, основой для анализа характера распространения лишайников.

В сосновых лесах, господствующих на характеризуемой тер-

ритории, традиционно ведется зимний выпас оленей. Эти леса представлены рядом ассоциаций — от дренированных местоположений (беломошников) до заболоченных участков (зеленомошников, сфагновых). Участие лишайников в сложении напочвенного покрова сильно варьирует. Это объясняется действием как природных, так и антропогенных факторов. Основной причиной вариабельности лишайникового покрова вне действия антропогенных факторов следует считать различия в условиях увлажнения не только на уровне макро-, мезо-, но и микроландшафта (табл. 1). Так, в сосняке кустарничковом лишайниковый покров претерпевает значительные изменения вдоль склона холма с относительным превышением — 2 м (см. рисунок). В верхней части покрытие лишайников достигает 50 %, местами 80 %. Это в основном плотные куртины *Stereocaulon paschale*. При движении вниз по склону он почти исчезает. Доминируют *Cladonia uncialis* и *Cladina arbuscula*. Появляется *Peltygera aphthosa*.

В нижней части склона покрытие лишайников неравномерное, варьирует от 5 до 60 %. Доминирует *Cladina arbuscula*, много *C. rangiferina*, встречаются слоевища *Peltigera aphthosa* (до 30 см в диаметре). В целом участие лишайниковых синузий в напочвенном покрове составляет 15 %.

К антропогенным факторам, воздействующим на растительный покров сосновых лесов, следует отнести рубки, пожары, выпас оленей. На небольших вырубках, вдоль постоянных и временных дорог, в результате осветления, нарушения мохового покрова формируются локальные лишайниковые синузии. В зависимости от положения в микрорельефе, субстрата, характера повреждений в качестве доминантов выступают *Stereocaulon paschale*, *Cladonia uncialis*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*.

Кое-где под пологом леса в местах повреждения мхов покрытие поверхности почвы *Peltigera* достигает 80 %, диаметр слоевищ *P. aphthosa* и *Nephroma arcticum* превышает 50 см. При сплошных промышленных рубках напочвенный покров сильно повреждается. Участия лишайников в его восстановлении на обследованной территории не отмечено. Отсутствуют они на свежих гарях. В сосняке кустарничково-зеленомошном, поврежденном низовым пожаром десятилетней давности, обнаружены подеции *Cladonia botrites* лишь вблизи стволов (вероятно, на поврежденных корнях) и на мертвой древесине, а на крутом обнаженном песчаном склоне — этот же вид и *Cladina arbuscula* (в стадии накопления прироста).

Значительное влияние на растительность оказывает выпас оленей. Первоначально он производился в наиболее богатых лишайниками сосняках кустарничково-лишайниковых. По мере истощения пастбищ или вывода их из эксплуатации рубками и пожарами в использование вовлекаются менее продуктивные сосняки кустарничково-зеленомошные.

Всего в сосняках нами зарегистрировано 40 видов эпигей-

Ассоциация	Древостой			Подлесок	Травяно-кустарничковый ярус	
	Состав	Полнота	Высота, м		Покрытие, %	Доминанты
Сосняк моховолишайниковый	Сосна, лиственница, кедр, ель, береза	0,8	15	Редкий, можжевельник	20	*Vaccinium vitis — idaea*
Сосняк кустарничковый	Сосна, кедр, ель, береза	0,4	10	—	50	*Vaccinium vitis — idaea, Empetrum hermaphroditum*
Сосняк кустарничково-зеленомошный (брусничный)	Сосна, береза, лиственница, единично ель	0,8	11	Средней густоты шиповник, рябина	40	*Vaccinium vitis — idaea*
Сосняк кустарничково-зеленомошный (черничный)	Сосна, ель, пихта, береза, кедр, единично лиственница	0,7	13	Редкий шиповник, рябина	40	*Vaccinium mirtillus*, местами *Ledum palustre*
Сосняк зеленомошный	Сосна, ель, кедр, береза	0,8	11	То же	30	*Vaccinium mirtillus*

ных лишайников (табл. 2). Основу лишайникового покрова составляют ценные в кормовом отношении *Cladina rangiferina, C. stellaris, C. arbuscula, Cladonia amaurocraea, C. uncialis, Stereocaulon paschale.* Влияние выпаса на лишайниковый покров сосновых лесов выражается в уменьшении покрытия, плотности дернины, а в итоге — в снижении запасов фитомассы (Магомедова и др., 1988).

Кедровники в Северном Зауралье встречаются на невысоких водоразделах, по долинам рек. По местоположению и составу

Таблица 1

покрове сосновых лесов

Моховой покров				Лишайниковый покров			
Покрытие, %	Толщина, см		Доминанты	Покрытие, %		Высота, см	Доминанты
	живого	отмершего		общее (участие в раст. покрове)	внутрисинузиальное		
40	4	3	*Dicranum polysetum, Pleurozium schereberi, Hylocomium splendens*, пятнами *Polytrichum* sp.	40	55	4	*Cladina rangiferina*, пятнами *Stereocaulon paschale*
50	4	4	Те же	15	46	4,5	*Cladonia uncialis* или *Cladina arbuscula, Stereocaulon paschale.*
70	5—6	8	*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum*	15	30	4,0	*Cladina rangiferina, C. arbuscula*
80	3—8	12	*Pleurozium schreberi*, местами *Sphagnum* sp.	10	30	4,0	*Cladina rangiferina, C. arbuscula*, пятнами в понижениях *Nephroma arcticum, Peltigera aphthosa*
80—90	5	10	*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum, Hylocomium splendens*	2	—	—	*Nephroma arcticum, Peltigera aphthosa*

напочвенного покрова выделяют кедровники брусничные, черничные, багульниковые и сфагновые (Сторожева, 1964). В состав древостоя кроме кедра входят сосна, ель, береза, пихта, изредка — лиственница. Сомкнутость крон — 0,7. В подлеске преобладает *Alnus fruticosa* Rups. *Sorbus sibirica* Held, *Rosa acicularis* L. Травяной ярус развит слабо и флористически беден. Обычны *Linnea borealis* L., *Calamagrostis obtusata* Trin., *Geranium silvaticum* L. Поверхность почвы сплошь покрыта мхами *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Polytrichum commune*

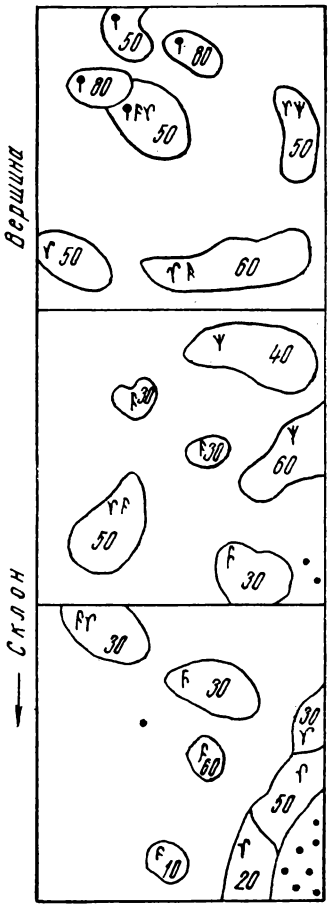
Таблица 2

Флористическое разнообразие, видовая насыщенность и встречаемость лишайников в лесах Северного Зауралья

Лишайники	Встречаемость									
	Кедровые кустарничково-зеленомошные	Еловые травяно-кустарничково-зеленомошные	Сосновые							
			Мохово-лишайниковые	Кустарничковые	Зеленомошные	Кустарничково-зеленомошные				
						Вне выпаса	Выпас	Вырубки	Дороги	Гари
Cladina arbuscula (Wallf) Raben	4	3	12	5	4	8	7	3	3	2
C. mitis Sandst.	—	1	—	—	2	2	—	—	—	—
C. rangiferina (L.) Web.	6	4	16	7	6	11	10	4	6	1
C. stellaris (Opiz.) Brodo	2	2	6	3	2	6	7	2	2	—
Cladonia amaurocraea (Flk) Schaer.	2	—	—	—	—	3	2	1	2	—
C. bacillaris (Ach.) Nil	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
C. botrites (Hagen) Willd. *	1	1	1	—	—	—	—	2	—	4
C. cenotea (Ach.) Schaer*	—	1	—	—	1	2	—	—	—	—
C. coccifera (L.) Willd.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
C. coniocaea (Flk.) Spreng.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. cornuta (L.) Hoffm.	1	1	—	—	2	3	—	—	—	—
C. crispata (Ach.) Flot	1	1	—	1	1	2	—	—	—	—
C. decorticata (Flk.) Spreng.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
C. deformis (L.) Hoffm.	1	1	—	—	1	2	—	—	—	—
C. digitata (L.) Hoffm.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. ecmocyna (Ach.) Nyl.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. fimbriata (L.) Fr.	1	1	—	—	2	3	—	1	—	1
C. furcata (Huds.) Schrad.	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—
C. gracilis (L.) Willd.	—	1	—	1	2	2	—	—	—	—
C. phyllophora Hoffm.	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

C. pityrea (Flk.) Fr.*	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pleurota (Flk.) Schaer.*	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pyxidata (L.) Hoffm.	—	—	—	1	—	1	2	—	—	—
C. squamosa (Scop.) Hoffm.*	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
C. uncialis (L.) Wigg.	—	—	1	3	—	—	4	2	2	1
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.	—	1	—	—	1	3	2	—	—	—
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
C. islandica (L.) Ach.	2	1	—	—	—	—	—	1	1	1
C. laevigata Rassad.	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Icmadophila ericetorum (L.) Zahllr.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Nephroma arcticum (L.) Torss.	3	1	—	1	2	4	4	2	—	—
Nephroma resupinatum (L.) Ach.	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	7	4	1	4	6	8	8	4	2	1
P. canina (L.) Willd.	1	2	—	—	3	1	—	—	—	—
P. erumpens (Th. Tayl.) Vain.	1	1	—	—	1	2	—	—	—	—
P. malacea (Ach.) Funck.	1	2	—	—	2	1	—	1	—	—
P. rufescens (Weis.) Humb.	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
P. venosa (L.) Baumg.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	1	1	5	4	1	1	—	2	4	1
S. tomentosum Fr.	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—
Всего видов	24	25	8	11	21	23	12	13	9	9
Видовая насыщенность	2	3	3	3	2	4	5	3	2	2
Общее количество описаний	26	18	26	20	24	44	40	13	17	7

* На валежнике.



Зависимость состава и структуры лишайникового покрова от микрорельефа, %.

1 — Cladina arbuscula; 2 — C. rangiferina; 3 — Cladonia uncialis; 4 — Stereocaulon paschale; 5 — Peltigera aphthosa.

и др. Мхом затянуты валежник и полуистлевшие пни. Лишайники в кедровых лесах встречаются изредка, пятнами (при общем покрытии менее 5 %). Наиболее равномерно распределены *Peltigera aphthosa, Nephroma arcticum, Cladina arbuscula, C. rangiferina.* Все остальные имеют локальное распространение, обычно связанное с выходами горных пород, повреждениями мохового покрова, наличием мертвой древесины.

В кедровнике, пострадавшем от низового пожара десять лет назад, на поврежденном моховом покрове сформировались фрагменты лишайникового покрова с внутрисинузиальным покрытием (80 %) из *Cladonia uncialis, Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cetraria islandica.* На сырых островках среди сфагновых мхов обнаружены огромные словища *Peltigera, Nephroma,* а по краю — довольно крупные *Cladina, Cladonia.* В целом же лишайники на гари не играют сколько-нибудь значительной роли в сложении растительного покрова.

Еловые, березово-еловые леса приурочены к долинам рек, окраинам болотных массивов (кое-где встречаются на плоских водоразделах). Еловые зеленомошные леса в составе древостоя кроме ели содержат березу, пихту, кедр, единично — сосну. Сомкнутость крон — 0,8. Покрытие травяно-кустарничкового яруса — 25 %. Сформирован он *Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, V. vitis — idaea, Oxalis acetosella.* Моховой покров слагается *Hylocomium splendens* (сор.$_3$), *Pleurozium schreberi* (сор.$_1$). Толщина живого слоя мхов равна 2—4 см, мертвого — до 15 см.

Напочвенные лишайники встречаются пятнами — на валежнике, на редких выходах горных пород. В мощный моховой по-

кров вкраплены кое-где *Nephroma arcticum*, рыхлые дернинки *Cladina rangiferina* и *C. arbuscula*.

Всего в напочвенном покрове обследованных лесов нами собрано и определено 40 видов лишайников. Некоторые из них, встреченные у оснований пней, на валежнике, не являются собственно эпигейными. К ним относятся многие бокальчатые и шиловидные *Cladonia*. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в кедровых, еловых, сосновых (зеленомошных и кустарничково-зеленомошных) лесах вне выпаса оленей и действия других антропогенных факторов.

Анализ данных по показателю встречаемости позволяет выделить группу часто встречающихся видов, в которую входят *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon paschale*. Большинство лишайников (16) зарегистрировано лишь один-два раза. Распространение таких видов, как *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *Stereocaulon paschale*, *Icmadophila ericetorum*, мы связываем с нарушениями растительного покрова. Лишайниковые синузии при однообразном видовом составе и низкой видовой насыщенности различаются главным образом соотношением видов, разным внутрисинузиальным покрытием.

Материалы исследования позволяют заключить, что в северотаежных лесах Ивдельского Зауралья (переувлажненных, с мощным моховым покровом) нет условий для широкого распространения эпигейных лишайников. Локальная экспансия лишайников в местах повреждения мохового покрова — временное и незначительное явление в масштабах рассматриваемой территории. Многолетний выпас оленей, включение в пастбищеоборот малопродуктивных лесных массивов неуклонно снижает роль лишайников в растительном покрове.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игошина К. Н. Растительность Среднего Урала // Сов. ботаника. 1944. № 6. С. 65—72.

Игошина К. Н. Редколесья и мерзлые болота Ивдельского Зауралья // Бот. журн. 1949. № 5. С. 493—507.

Игошина К. Н. Растительность Урала (очерк) // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. 1964. Сер III. Вып. 16. С. 88—230.

Колесников Б. П. Леса Свердловской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 64—124.

Магомедова М. А., Корытин Н. С., Нифонтова М. Г., Ендукин А. Ю. Разработка оптимального режима использования и охраны лишайников // Тезисы докладов II симпозиума микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белоруссии. Таллинн, 1988. С. 141—144.

Сторожева М. М. Геоботаническая характеристика кедровых лесов Ивдельского Урала // Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. Труды Комиссии по охране природы. Свердловск, 1964. Вып. 1. С. 107—115.

Сторожева М. М. О положении южной границы северотаежной подзоны на восточном склоне Уральского хребта // Зап. Свердл. отд-ния ВБО. Свердловск, 1966. Вып. 4. С. 65—73.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Н. Н. НИКОНОВА, Т. В. ФАМЕЛИС, М. И. ШАРАФУТДИНОВ

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСНОВЕ КАРТОГРАФИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

Под пространственной структурой высокогорной растительности мы понимаем наличие пространственно ограниченных по занимаемой площади структурных частей — сообществ или групп растений, различающихся рядом признаков: составом, обилием, высотой, биологическими особенностями и т. д. Известно, что высокогорная растительность подразделяется на пояса. Основными факторами, влияющими на распространение растительности в горном профиле, служат высота над уровнем моря, наличие слоя мелкозема и толщина снежного покрова. При изучении пространственной структуры и установлении границ между поясами наиболее перспективным является картографический метод.

Работу проводили на горе Малый Иремель — северной части единого массива Иремель, расположенного в полосе наиболее высоких центральных возвышенностей Южного Урала. Горная растительность массива относится к особому южно-уральскому типу поясности (Станюкович, 1973). Согласно ботанико-географическому районированию (Горчаковский и др., 1975), растительность массива относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции южноуральских горных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов. На склонах массива выражены три высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый.

Для установления объективных критериев разграничения поясов и изучения характера границ между ними использовали пикетажную съемку, которая применяется при составлении планов (Викторов и др., 1959). На юго-западном пологом (5—10°) макросклоне горы был заложен профильный ход — трансекта длиной 2100 м, шириной 20 м, ориентированный по азимуту 230° в направлении от реки к вершине — от 1090 до 1315 м над уровнем моря (Никонова и др., 1982). По середине трансекты (через каждые 50 м) были установлены пикеты.

Длину и ширину каждого из пересекаемых сообществ измеряли с помощью рулетки. Очертания их контуров зарисовывали на миллиметровой бумаге. Проводили подробное геоботаническое описание растительности каждого контура. При смене сообществ, относящихся к разным типам растительности, границы чаще всего отчетливо выражены. Определение границ между сообществами внутри одного типа растительности затруднительно: они, как правило, оказываются размытыми (на рисунках отмечены пунктирной линией).

Объектами картирования в данном масштабе служили категории растительности разного ранга: ассоциации, варианты ассоциаций, их фрагменты, при пестром и сложном растительном покрове — микрогруппировки. В качестве диагностического признака при выделении растительных сообществ особое внимание было уделено физиономическим чертам — флористическому составу, преобладанию различных жизненных форм, экологическим группам и др. (Шенников, 1964).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При анализе пространственного размещения растительных сообществ, количественного соотношения площадей, видового состава, образующих сообщество растений, на трансекте были установлены границы поясов (см. рисунок).

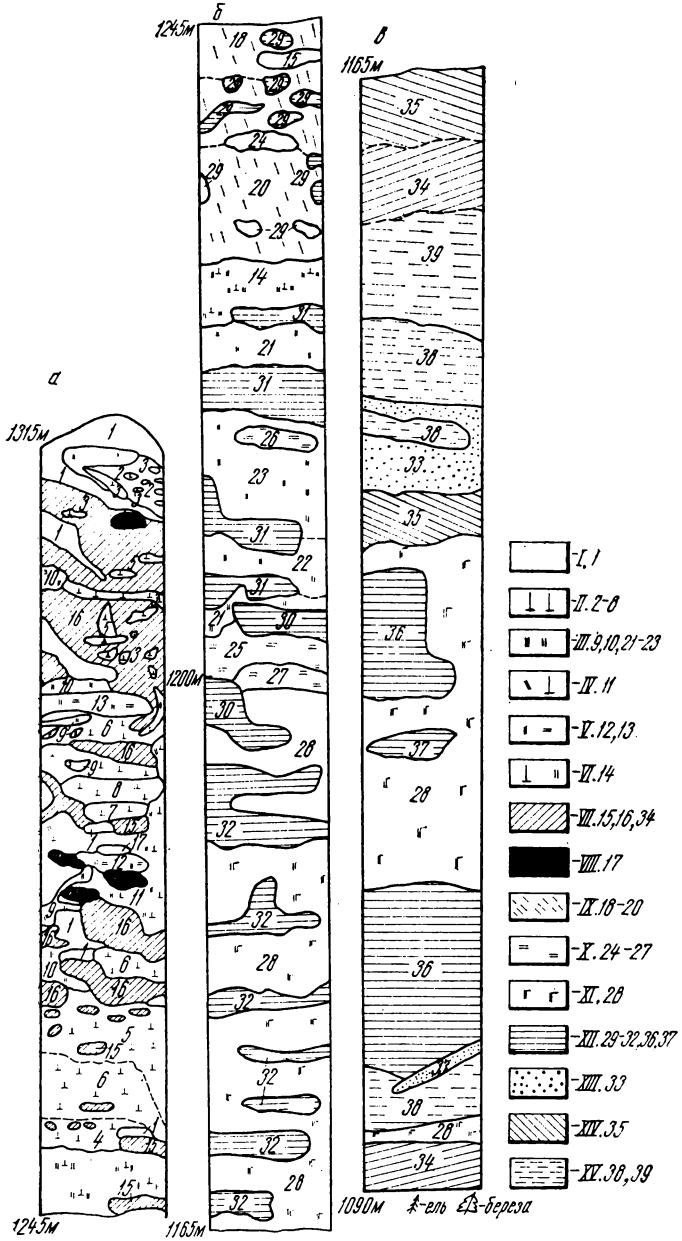
Горно-лесной пояс

В пространственной структуре горно-лесного пояса выделяются три составные части: валуны, поросшие зелеными мхами (6 %), сообщества лесные (72 %), луговые (22 %). На трансекте представлена верхняя часть горно-лесного пояса (см. рисунок, *в*). С высоты 1090 м над уровнем моря основная часть площади занята лесными сообществами: редкостойными еловыми и березово-еловыми лесами с единичной березой, пихтой, лиственницей. Типологически их можно разделить на две группы: еловые и березово-еловые разнотравно-зеленомошные (на маломощных щебнистых почвах среднего или слабого увлажнения) и еловые травяно-хвощево-моховые (на местообитаниях с постоянным избыточным увлажнением).

Луговые сообщества представлены высокотравными лугами, которые образуются на месте древесных вывалов. По флористическому составу они идентичны лугам подгольцового пояса, но по пологим склонам встречаются на более низких абсолютных отметках.

Подгольцовый пояс (лесо-луговой)

С высоты 1165 м при картографическом отображении на трансекте видно резкое изменение рисунка пространственной



Пространственная структура растительности высотных поясов:
а — горно-тундрового; *б* — подгольцового; *в* — горно-лесного.

Условные обозначения:

ГОРНО-ТУНДРОВЫЙ ПОЯС

(лугово-тундрово-стланиковый)

1(I) — сообщества литофильных лишайников (*Rhizocarpon geographicum, Haematomma ventosum, Umbillicaria pennsylvanica, U. pustulata*).

2(II) — фрагменты кладиновой тундры (*Cladina stellaris*).

Травяно-моховые тундры с элементами олуговения

3(II) — горлецово-осоково-моховая (*Polytrichum juniperinum, Carex vaginata, Polygonum bistorta*); *4*(II) — чернично-анемоново-моховая (*Polytrichum commune, Anemone biarmiensis, Vaccinium myrtillus*); *5*(II) — вейниково-чернично-моховая (*Dicranum scoparium, Plytrichum commune, Vaccinium myrtillus, Calamagrostis uralensis*); *6*(II) — травяно-осоково-политриховая (*Polytrichum commune, Carex bigelowii, C. vaginata, Anemone biarmiensis*); *7*(II) — гилокомиево-травяно-осоковая (*Carex vaginata, Anemone biarmiensis, Polygonum bistorta, Hylocomium splendens*); *8*(II) — заболоченная осоково-пушицево-сфагновая (*Sphagnum girgensochnii, Eriophorum vaginatum, Carex vaginata*).

Сообщества травянистых мезофитов

9(III) — одновидовые сообщества кислеца альпийского (*Polygonum alpinum*) на участках мелкозема у основания каменных глыб и валунов; *10*(III) — фрагменты вейниково-кислецовых и лисохвостово-горлецово-кислецовых (*Polygonum alpinum, Calamagrostis uralensis, Alopecurus alpinus, Polygonum bistorta*) лугов в сочетании с сообществами литофильных лишайников.

11(IV) — влажные горлецовые (*Polygonum bistorta*) луга с участками тундровых видов (*Swertia obtusa, Lagotis uralensis, Anemone biarmiensis*) вдоль русел горных ручьев у россыпей.

12(V) — влажные горлецово-щучковые (*Deschampsia cespitosa, Polygonum bistorta*) луга; *13* — осоково-щучковые (*Deschampsia cespitosa, Carex vaginata*) луга в сочетании с сообществами литофильных лишайников.

14(VI) — пятнистые зеленомошно-чернично-вейниково-анемоновые тундро-луговые сообщества (*Anemone biarmiensis, Calamagrostis uralensis, Vaccinium myrtillus, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune*).

Стланиковая древесно-кустарниковая растительность

15(VII) — стланик можжевеловый (*Juniperus sibirica*) мертвопокровный; *16*(VII) — стланик можжевеловый зеленомошный (*Hylocomium splendens, Polytrichum commune*).

17(VIII) — куртины стланиковой формы ели сибирской (*Picea obovata*), иногда с примесью березы извилистой (*Betula tortuosa*).

ПОДГОЛЬЦОВЫЙ ПОЯС

(лесо-луговой)

Разнотравно-вейниковые луга

18(IX) — кислецово-вейниковые (*Calamagrostis uralensis, Polygonum alpinum*); *19*(IX) — кипрейно-гераниево-вейниковые (*Calamagrostis uralensis, Geranium pseudosibiricum, Chamerion angustifolium*); *20*(IX) — лисохвостово-гераниево-вейниковые (*Calamagrostis uralensis, Geranium pseudosibiricum, Alopecurus alpinus*).

Кислецовые луга

21(III) — горлецово-кислецовые (*Polygonum alpinum, P.bistorta*); *22*(III) — горлецово-лисохвостово-кислецовые (*Polygonum alpinum, Alopecurus alpinus, Polygonum bistorta*); *23*(III) — кипрейно-вейниково-кислецовые (*Polygonum alpinum, Calamagrostis uralensis, Chamerion angustifolium*).

Лисохвостовые луга

24(X) — гераниево-лисохвостовые (*Alopecurus alpinus, Geranium pseudosibiricum*); *25*(*X*) — разнотравно-вейниково-лисохвостовые (*Alopecurus alpinus, Calamagrostis uralensis, Polygonum bistorta, Filipendula ulmaria*); *26*(X) — горлецово-лисохвостовые (*Alopecurus alpinus, Polygonum alpinum*); *27*(X) — калужницево-лисохвостовые (*Alopecurus alpinus, Caltha palustris*).

28(XI) — высокотравные мезофильные злаково-полидоминантноразнотравные (*Polygonum alpinum, P. bistorta, Chamerion angustifolium, Filipendula ulmaria, Aconitum septentrionale, Calamagrostis arundinacea, Alopecurus alpinus*).

Лесные сообщества

29(XII) — густосомкнутые куртины еловых мелколесий мертвопокровные с обильным подростом по краям куртин; *30*(XII) — еловые с единичной березой (*Betula tortuosa*), мелколесья разнотравно-вейниково-зеленомошные (*Pleurozium schreberi, Dicranum congestum, Calamagrostis arundinacea, Aconitum septentrionale, Geranium sylvaticum*) на валунах; *31*(XII) — куртины елового мелколесья разнотравно-вейниково-мниумовые (*Mni-*

um punctatum, M. cinclidioides, Calamagrostis arundinacea, Adoxa moschatellina) в сочетании с вейниково-зеленомошными полянами; *32*(XII) — парковые еловые разнотравно-вейниковые редколесья *(Calamagrostis arundinacea, Stellaria bungeana, Rubus saxatilis)* с плохо выраженным подлеском и подростом в сочетании с фрагментами мезофильных злаково-полидоминантно-разнотравных высокотравных лугов.

ГОРНО-ЛЕСНОЙ ПОЯС

33(XIII) — сплошной покров из зеленых мхов *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Polytrichum commune)*, синузий лишайников *(Cladina arbuscula, C. rangiferina)* на валунах, в расщелинах на мелкоземе — синузии травянистых растений *(Polygonum bistorta, Alopecurus alpinus, Chamerion angustifolium, Vaccinium myrtillus)* с единичными всходами кустарников *(Sorbus sibirica, Rubus idaeus)* и деревьев *(Picea obovata)*.

34(VII) — редкостойный еловый с единичной березой *(Betula pendula)* лес разнотравно-вейниково-зеленомошный *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Calamagrostis arundinacea, Stellaria bungeana, Trientalis europaea)* с подлеском из рябины *(Sorbus sibirica)* и малины *(Rubus idaeus)*; *35*(XIV) — редкостойный еловый с единичной березой *(Betula pendula)* лес разнотравно-зеленомошно-вейниковый *(Calamagrostis arundinacea, C. uralensis, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens. Polygonum bistorta, Chamerion angustifolium)* с подлеском из рябины *(Sorbus sibirica)* и малины *(Rubus idaeus)*

36(XII) — березово-еловый с ед. пихтой *(Abies sibirica)* лес высокотравно-вейниковый *(Calamagrostis arundinacea, Aconitum septentrionale, Polygonum bistorta, Cirsium heterophyllum, Senecio nemorensis)*; *37*(XII) — редкостойный березово-еловый с единичной лиственницей *(Larix sibirica)* лес высокотравно-вейниковый *(Calamagrostis uralensis, C. arundinacea, Polygonum bistorta, Aconitum septentrionale)* с обильным подлеском из малины *(Rubus idaeus)*.

38(XV) — еловый с единичной березой и пихтой лес хвощево-вейниково-зеленомошный *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Calamagrostis arundinacea, Equisetum sylvaticum)* на участках с временно избыточным увлажнением; *39*(XV) — еловый с единичной березой лес травяно-хвощево-моховый *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Sphagnum* sp., *Mnium cinclidioides, Equisetum sylvaticum, Caltha palustris, Ligularia sibirica)* на участках с постоянным избыточным увлажнением.

структуры растительности и соотношения составляющих частей (см. рисунок, *б*). Растительность подгольцового пояса имеет комплексный характер и представляет собой чередование и взаимопроникновение лесных (23 %) и луговых (77 %) фитоценозов, которые образуют своеобразные пространственные комбинации. На протяжении 300 м, с высоты от 1165 до 1200 м над уровнем моря, перемежаются сообщества с господством высокотравья (33 %) и лесные сообщества (12 %).

Высокотравье отличается следующими признаками: полидоминантностью сообществ и их высокой константностью; относительно небольшой видовой насыщенностью (20 видов на 100 м^2); флористическим составом (он представлен лесными и луговыми видами); зарослевой структурой с контагиозным распределением доминирующих видов; покрытием 100 % и отсутствием ярусности; высотой особей свыше 100 см; отсутствием дернины и мхов.

Лесные сообщества имеют парковый характер. Их отличительные признаки: групповое расположение, при котором деревья распределяются равномерно и разреженно (по 8—10 шт. на 100 м^2); в травостое преобладают лугово-лесные виды, характерные и для высокотравья; подрост и подлесок очень редкие, стволы елей сильно сбежисты, ветви покрыты лишайниками (возраст елей 100—120 лет, высота 13—15 м, диаметр 24—26 см); напочвенный ярус мхов развивается только у основания стволов деревьев и на валеже.

Наряду с бореальными луговыми и лугово-лесными видами в лугах и редколесьях характерны участие и доминирование растений плейстоценового флористического комплекса (*Anemone biarmiensis, Alopecurus glauca, Polygonum alpinum, Lathyrus gmelinii, Poa sibirica, Carex caucasica, Hieracium suberectum, Swertia obtusa*). Эта своеобразная полоса, представляющая нижнюю часть подгольцового пояса,— одна из напряженных зон борьбы древесной и травянистой растительности.

С высоты 1200 м площадь лугового компонента увеличивается (44 %), а лесных сообществ сокращается (11 %). Последние приобретают куртинное расположение, где деревья распределены неравномерно и сгруппированы в разновозрастные густосомкнутые куртины. Подрост удовлетворительный, размещается по периферии куртин. Травяной покров под ними слабо развит. Проективное покрытие редко превышает 20 % либо совсем отсутствует. Уменьшаются высота и диаметр деревьев. Такие куртины носят название мелколесий. Высокотравье здесь заменяется горными лугами. Их признаки: доминирование двух-трех видов; увеличение видовой насыщенности и обогащение флористического состава арктоальпийскими видами; диффузное распределение видов по площади; покрытие 100 % и четкое разделение на подъярусы; высота особей менее 100 см; появление мхов. Эта полоса, образующая верхнюю часть подгольцового пояса на трансекте протяженностью 500 м, занимает пространство до высоты 1245 м.

Таким образом, в пределах подгольцового пояса изменяется морфологическая и пространственная структура как лесного, так и лугового компонента. Анализ и совокупность отмеченных отличительных признаков позволяют выделить здесь две полосы: парковые леса с полянами высокотравья и горные луга с мелколесьем.

В целом подгольцовому поясу присущи черты субальпийской растительности. Это своеобразие растительного покрова подгольцового пояса Южного Урала было подчеркнуто в работах К. Н. Игошиной (1964), П. Л. Горчаковского (1966).

Горно-тундровый пояс (лугово-тундрово-стланиковый)

Горно-тундровый пояс отличается сложным мозаичным рисунком (см. рисунок, *а*, представлена нижняя часть пояса). На трансекте он начинается с высоты 1245 м своеобразным сообществом, сочетающим черты луговой и тундровой растительности. Наличие мозаики имеет огромное значение в жизни растительных сообществ: более полно используются различные типы условий местообитаний и к каждому из них приурочен свой особый фитоценоз. Это приводит к большому разнообразию видового и экобиоморфного состава. В частности, на трансекте в горно-тундровом поясе отмечены сообщества: литофильных

лишайников (9 %), горных тундр (30 %), травянистых мезофитов (27 %) и стланиковой древесно-кустарниковой растительности (34 %).

Заросли можжевельника (*Juniperus sibirica*) занимают значительные пространства на трансекте и приурочены к более укрытым снегом местообитаниям. Древесные виды (*Picea obovata*, *Betula tortuosa*) имеют стланиковую форму и встречаются единично или скоплениями по два — четыре.

Тундровая растительность на трансекте представлена травяно-моховыми тундрами с элементами олуговения. Они занимают выровненные местоположения на горно-тундровых суглинистых почвах. Специфичны по флористическому составу тундроподобные сообщества трансекты. В них повсеместно присутствуют арктоальпийские, эндемичные и алтае-саянские виды. Особенностью этого пояса является присутствие в нем древесных (*Picea obovata*, *Betula tortuosa*) и кустарниковых (*Juniperus sibirica*) видов. Увлажненные местоположения вдоль водотоков среди каменных глыб заняты фрагментами горных лугов. Они имеют зарослевой характер с бедным видовым составом, четко выраженным доминированием одного-двух видов, моховой ярус отсутствует.

Таким образом, при изучении структуры высокогорной растительности картографическим методом были выделены диагностические признаки для разграничения поясов: пространственное соотношение и характер взаимного расположения морфологических частей, составляющих пояс. Сравнение результатов определения площадей, занимаемых отдельными сообществами или микрогруппировками, позволяет дать количественную оценку их разнообразия, показать удельный вес участия в растительном покрове, определить тенденцию динамических процессов в горных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. Краткое руководство по геоботаническим съемкам. М.: Изд-во МГУ, 1959. 166 с.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 270 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 48).

Горчаковский П. Л., Грибова С. А., Исаченко Т. И., Карпенко А. С., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Федорова И. Т., Шарафутдинов М. И. Растительность Урала на новой геоботанической карте // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1385—1399.

Игошина К. Н. Растительность Урала (очерк) // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. 1964. Сер. III. Вып. 16. С. 83—230.

Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Изучение структуры высокогорной растительности и выделение поясных границ картографическим методом (на примере горы Малый Иремель) // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. II. Растительность высокогорий. Свердловск, 1982. С. 60.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 416 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

В. Н. ЗУЕВА, Н. П. САЛМИНА

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЛУКА ПОБЕДНОГО И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Черемша, или лук победный (*Allium victorialis* L.) — одно из наиболее ценных пищевых дикорастущих растений. Витамина С в нем в 10—15 раз больше, чем в плодах лимона и апельсина. Содержатся в черемше и многие физиологически активные вещества: сапонины, эфирные масла, органические кислоты, большое количество фитонцидов. Черемша появляется в конце апреля, когда почти нет никакой зелени. Используется в пищу в сыром, квашеном и соленом виде (Оказов, 1960; Верещагин и др., 1959).

Учитывая ценность этого вида как пищевого растения, мы поставили задачу выявить районы распространения и запасы сырья в Свердловской области, чтобы дать рекомендации по рациональному использованию ресурсов этого растения. Сбор материала проводили в 1977, 1986—1988 гг. в ходе маршрутных и стационарных исследований. Было сделано 20 описаний в целях выявления сообществ с наибольшим обилием лука победного. Численность особей и структуру популяций определяли в двух наиболее значительных по площади ценозах. На пробных площадях (10×10 м) наблюдение велось трижды в вегетационный период: в начале, разгар и конец вегетации.

Счетной единицей была взята особь. Описание ее проводилось в период максимального развития — в фазе цветения — по следующим показателям: высоте растения, диаметру стебля, количеству вегетативных и генеративных побегов, размеру клона. Надземную фитомассу учитывали по 50 площадкам случайной выборки (25×25 см). Лук победный относится к семейству луковых; порядок лилейноцветные (флора Европейской части СССР, 1974). Вид близок к луку медвежьему (*Allium ursinum* L.), распространенному на Кавказе, в Скандинавии, Европе, Средиземноморье, Малой Азии. Ареал *Allium victorialis* L. обширный. Он распространен в Японии, Китае, Северной Америке, Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье,

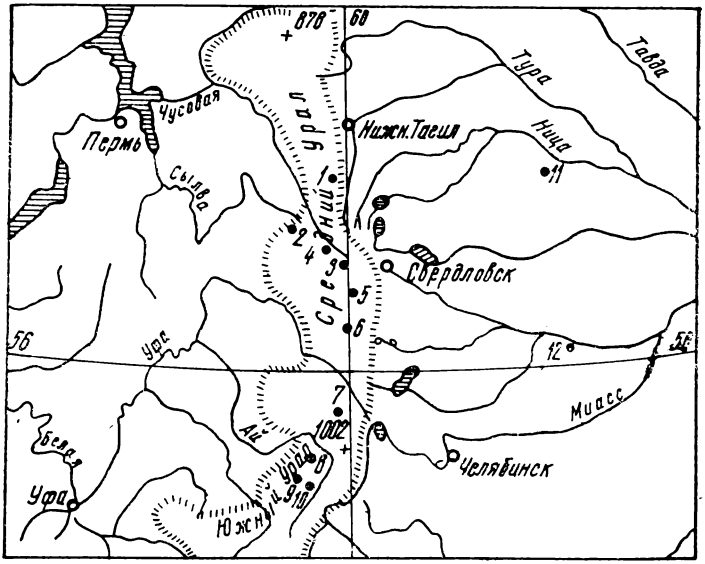


Рис. 1. Распространение лука победного на Урале.
1—12 — местонахождение.

Малой Азии, Иране, Монголии, на Гималаях. На территории СССР встречается на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, Сахалине и Урале. Сведения, полученные на основе гербарных сборов и литературных данных, позволили составить карту распространения лука победного на Урале (рис. 1).

На Среднем Урале известны десять местонахождений черемши. В Висимском заповеднике (по берегам притоков Чусовой — Сулема, Мал. Кутея, Межевой Утки, Сакальи) черемша встречается спорадически, местами обильно. Наиболее свойственна долинам рек, нижнему восточному поясу и увалистой равнине; растет и в горах. Обитает в редких елово-пихтовых лесах, чаще зеленомошных и черемухово-ольховых зарослях, изредка — в сложных и дубравно-травяных типах (Грюнер, 1979). Много черемши в Шалинском районе: в Сабиковском лесничестве, по рекам Становой и Утке, у станций Сабик, Пастушной, на Билимбаевской даче (в окрестностях д. Починок, по р. Чесновке), в окрестностях Билимбаевского завода (пос. Нижнее село); у д. Треки — по р. Дарье. В Первоуральском районе: у подножия горы Волчихи, в окрестностях станций Дидино и 1599-й км, у с. Краснояр, на горе Белой, в 18 км от ст. Подволошной. В Нижне-Сергинском районе: на горе Шунуте в системе Коноваловского увала. На Южном Урале найден у ст. Ункурды (Флора Башкирской АССР, 1966), у истоков р. Мал. Сатки (подножие горы Увал), на хребте Москаль, к югу от горы Бакал,

а также у пос. Кавка, на хребте Нургуш, в окрестностях оз. Зюраткуля.

Следовательно, область распространения лука победного на Урале ограничена Свердловской и Челябинской областями, районами с горно-холмистым рельефом. Здесь проходит западная граница ареала вдоль хребта от притоков р. Чусовой через станции Кын, Серги, Нязепетровск до Бакала и Кусы. В Предуралье доходит до Красноуфимска. За Уралом встречается в Ирбитском (11) и Шадринском (12) районах (Сюзев, 1912; Говорухин, 1937).

Сведения об особенностях развития лука победного в местах его естественного произрастания отсутствуют. М. М. Старостенкова (1974, 1978) описала жизненный цикл и дала характеристику возрастных состояний лука медвежьего. Исследуемый нами вид отличается от лука медвежьего как по морфологическим признакам, так и по жизненной форме. У лука медвежьего луковица без корневища. Наружные оболочки ее продольно-волокнистые, стебель лишь при основании одет влагалищами листьев. Листочки околоцветника 9—12 мм, белые. Вид является поздневесенним эфемероидом. Надземные органы отмирают вскоре после цветения и созревания плодов; выражен период летнего покоя. Луковица черемши прикреплена к корневищу. Наружные оболочки ее сетчато-волокнистые. Стебель до половины одет влагалищами листьев. Листочки околоцветника 4—5 мм, беловато-зеленоватые. Вегетирует с конца апреля до сентября.

Приведен видовой состав (см. таблицу) обследованных местообитаний с присутствием черемши (69 названий). Описания 1, 2, 3 относятся к месту частично вырубленного еловопихтового леса с примесью березы и осины — в 3 км к северу от ст. Дидино, в долине р. Черной. Расположение древостоя здесь неравномерное. Сомкнутость крон 0,4—0,8. В подлеске встречены шиповник и жимолость татарская. На данной территории нами выделено три участка с различным флористическим составом: еловый лес с доминированием щучки дернистой; он же с преобладанием папоротника и таволги вязолистной; осинник крупнотравный с преобладанием в травостое лука победного. Древостой из осины (с примесью березы и ели) достигает высоты 18 м, диаметра 15 см; сомкнутость крон — 0,8. Подлесок из кустарников (малины, шиповника, жимолости) редкий. Общее проективное покрытие травостоя — 60 %. Популяция лука победного занимает в ценозе полосу шириной 300 м, протяженностью 500—800 м. В зависимости от увлажнения и проективного покрытия травостоя пространственное распределение лука различно: в лесу встречается пятнами, а на вырубке — сплошной зарослью. Растения низкорослые, до 15 см высоты.

В 1986—1987 гг. обследованы участок леса и вырубка в 7 км от 1599-го км, на плоской вершине горы (место сведенного

Видовой состав травостоя пробных площадей

Вид	Подъярус	Обилие					
		1*	2	3	4	5	6
Aconitum exelsum	I	sp.	sp.	sp.-cop.$_1$	sol.	—	—
Aegopodium podagraria	II	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	—
Ajuga reptans	III	—	—	sol.	sol.	sol.	un.
Allium victorialis	II	sol.	sp.	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_1$	sp.-cop.$_1$
Alchemilla sp.	III	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.
Anemone altaica	III	un.	sp.	un.	sp.	—	—
Angelica silvestris	II	—	sol.	sp.	sp.	sol.	—
Anthoxanthum odoratum	III	sp.	—	—	—	un.	sol.
Asarum europaeum	III	sol.	—	—	sol.	sol.	—
Betonica officinalis	II	sp.	—	—	—	sol.	—
Bupleurum aureum	I	sp.	—	sp.	—	sol.	sol.
Calamagrostis langsdorffii	II	sol.	sp.	sol.	sp.-cop.$_1$	sp.	sol.
Chamaenerium angustifolium	I	—	—	—	sol.	sol.	—
Carex leporina	III	sol.	sol.	—	un.	sol.	sol.
C. pallescens	III	sol.	sol.	—	—	—	—
Cicerbita uralensis	I	—	un.	sol.	—	—	—
Cirsium heterophyllum	II	sp.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.
Conioselinum vaginatum	II	—	—	sol.	sol.	un.	—
Coronaria flos-cuculi	II	sol.	sol.	—	—	—	—
Chrysosplenium alternifolium	III	—	sp.	un.	—	—	—
Crepis paludosa	II	un.	—	sol.	—	—	—
C. sibirica	I	sol.	sp.	sp.	sp.	—	—
Dactylis glomerata	II	sp.	sp.	—	—	sp.	—
Deschampsia caespitosa	II	cop.$_1$	sp.	—	—	un.	—
Equisetum silvaticum	III	un.	sp.-cop.$_1$	—	—	sol.-sp.	sol.
Dryopteris spinulosa	II	—	sp.	—	—	—	—
Filipendula ulmaria	II	sol.	cop.$_1$	sp.	—	sp.	—
Galeopsis bifida	III	—	sol.	sol.	—	—	—
Galium boreale	II	sp.	un.	—	—	sp.	sol.
Geranium silvaticum	II	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.	sp.
Geum rivale	III	sol.	sp.	—	—	—	—
Hypericum perforatum	II	sp.	—	un.	—	sol.	sol.
Knautia tatarica	I	un.	—	sol.	—	—	—
Lathyrus gmelinii	II	—	un.	un.	—	un.	un.
L. pratensis	II	sol.	—	—	sol.	un.	—
L. vernus	II	sol.	sp.	—	sol.	sol.	sol.
Leucanthemum vulgare	II	sol.	—	—	—	sol.	sol.
Ligularia sibirica	II	sp.	—	sol.	—	—	—
Luzula pilosa	III	un.	—	un.	—	sol.	—
Melica nutans	II	sp.	—	—	—	sol.	—
Milium effusum	II	—	sol.	sp.	sol.	—	—
Myosotis silvatica	III	—	sol.	sp.	sol.	sol.	—
Oxalis acetosella	III	sol.	—	un.	sp.	sol.	un.
Paris quadrifolia	III	un.	—	—	un.	—	—
Potentilla erecta	II	sp.	—	un.	—	sol.	sol.

Вид	Подъярус	Обилие					
		1*	2	3	4	5	6
Pleurospermum uralense	I	—	—	un.	—	un.	un.
Prunella vulgaris	III	sp.	sp.	—	—	—	—
Pulmonaria mollissima	III	sol.	—	sp.	sol.	sol.	sp.
P. officinalis ssp. *obscura*	III	sol.	sp.	sp.	—	—	sp.
Pyrola rotundifolia	III	un.	—	—	sol.	sol.	sp.
Ranunculus auricomus	II	un.	—	sol.	sol.	—	—
R. polyanthemus	II	sol.	—	un.	—	un.	sol.
R. repens	II	—	sp.	un.	—	sp.	—
Scirpus silvaticus	II	sp.	sp.	—	—	—	—
Senecio nemorensis	I	—	—	sp.	sol.	—	—
Solidago virgaurea	II	sol.	—	sol.	—	sol.	un.
Stellaria graminea	III	sol.	—	sol.	—	—	—
S. holostea	III	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.
Succisa pratensis	II	sol.	sol.	sol.	—	—	sol.
Stachys silvatica	II	un.	—	sol.	—	—	—
Thalictrum minus	II	—	sp.	sol.	sol.	un.	sol.
Trientalis europaeus	III	un.	—	—	sp.	sp.	sp.
Trifolium lupinaster	II	sp.	—	sol.	—	—	un.
Trollius europaeus	II	sp.	sp.	—	sp.	sp.	sol.
Urtica dioica	II	—	sol.	sol.	—	—	—
Valeriana officinalis	I	sp.	—	sp.	sp.	sol.	sp.
Veratrum lobelianum	I	sol.	sp.	sp.	sol.	sol.	sp.
Vicia sepium	II	sp.	sp.	—	—	sol.	sol.
V. silvatica	II	—	—	sp.	sol.	—	—
Ботанический состав, %							
Злаки		10	11	5	6	11	6
Разнотравье		90	89	95	94	89	94
Запасы биомассы		105	115	180	496	285	253
Allium victorialis, г/м²		—	—	—	—	—	—

* 1—6 — номера описаний.

10—15 лет назад елово-пихтового леса, описание 4). В настоящее время наблюдается кое-где подрост из рябины, осины, березы. Изредка встречаются кусты шиповника, малины, жимолости. Травостой злаково-разнотравный. Проективное покрытие травостоя — 70 %. Почвенная влага здесь сохраняется в течение всего вегетационного периода. На вырубке черемша образует сплошные заросли. Доля разнотравья в сложении травостоя невелика (25 видов). Средняя высота лука победного — 25—35 см. Популяция его интенсивно используется во время бутонизации и цветения растений.

Гора Белая (описание 5) покрыта пихтово-еловым лесом, сильно нарушенным вырубкой, вследствие чего много временников из осины и березы. Черемша растет здесь у речек Лист-

вянки и Шайтанки. Описания были сделаны на восточном склоне горы Белой (в понижении около ручья) в осиннике с примесью пихты и ели. Сомкнутость крон — 0,6, диаметр стволов — до 20 см, высота — 18—20 м. Травостой неравномерен. Черемша произрастает пятнами, а кое-где сплошными зарослями.

На шлейфе восточного склона горы Шунут в пихтово-еловом лесу (с примесью березы с сомкнутостью крон до 0,8) встречены пятна черемши в комплексе с другими растениями (описание 6). На всех пробных площадях в травостое можно выделить три подъяруса. Первый (100—120 см) образуют представители высокотравья: чемерица (*Veratrum lobelianum*), борец высокий (*Aconitum excelsum*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*). Во втором подъярусе преобладают вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii*), бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*) и другие растения. Средняя высота основной части их листвы 30—50 см. Самый низкий, третий подъярус образован копытенем европейским (*Asarum europaeum*), майником двулистным (*Majantemum bifolium*) и другими растениями, обычно не превышающими по высоте 15—20 см.

Лук победный одним из первых появляется ранней весной в местах быстрого и полного схода снежного покрова. Отрастает в конце апреля. Первые зеленые побеги появляются в начале мая, когда почва прогрета. У особей, произрастающих на более освещенных и хорошо прогреваемых солнцем местах, отмечалось более раннее развитие побегов (1599-й км). Побег следующего года полностью формируется в почке возобновления осенью, поэтому весной рост листьев и цветоносов идет одновременно. Активный рост в высоту и развертывание листьев наблюдаются до окончания фазы бутонизации, затем рост растений резко замедляется.

Цветение приходится на вторую половину июня — начало июля. Плодоношение длится до середины августа. Продолжительность фаз вегетации сильно колеблется в зависимости от погодных условий. Жаркое и сухое лето 1987 г. способствовало более быстрому развитию растений. В этот год семена лука созрели уже в середине июля (пробные площади «Дидино»), а в 1986 г. из-за затяжных дождей — только в середине августа. В 1988 г. в связи с ранним сходом незначительного снежного покрова и наступлением тепла растения стали отрастать во второй декаде апреля. Но в дальнейшем их рост замедлился из-за наступивших холодов и растения не цвели.

Листья на генеративных побегах к моменту созревания семян желтеют и завядают. Цветоносы сохраняются до конца диссеминации. Семена высыпаются недалеко от материнского растения. В сентябре цветоносы с побуревшими листьями полегают и отмирают. Нецветущие особи лука победного имеют тот же ритм вегетации, что и генеративные. Деятельность корней слабая. Луковицы очень мало перемещаются в почве, что и при-

Рис. 2. Генеративный клон лука победного.

водит к возникновению уплотняющихся клонов-гнезд (рис. 2). По нашим наблюдениям, в клоне может быть от 2-х до 20 особей (рис. 3). Средняя площадь, занимаемая клоном, равна 94,3 см^2. Плотность — 5—36 клонов на 1 м^2 (20—225 особей). Ювенильные растения несут один ассимилирующий лист. Его размеры колеблются в зависимости от возраста от 7 до 10 см в длину и от 1 до 1,5 см в ширину. Диаметр побега 0,1—0,3 мм.

Имматурные растения образуют два листа. Листья приобретают форму, свойственную взрослым особям,— более длинные черешки, широкие заостренные пластинки. Длина листа 11 см, ширина 2 см, диаметр до 5 мм. Форма луковицы становится веретенообразной. Эта группа особей в популяциях обычно многочисленна, так как в нее входят растения семенного и вегетативного происхождения.

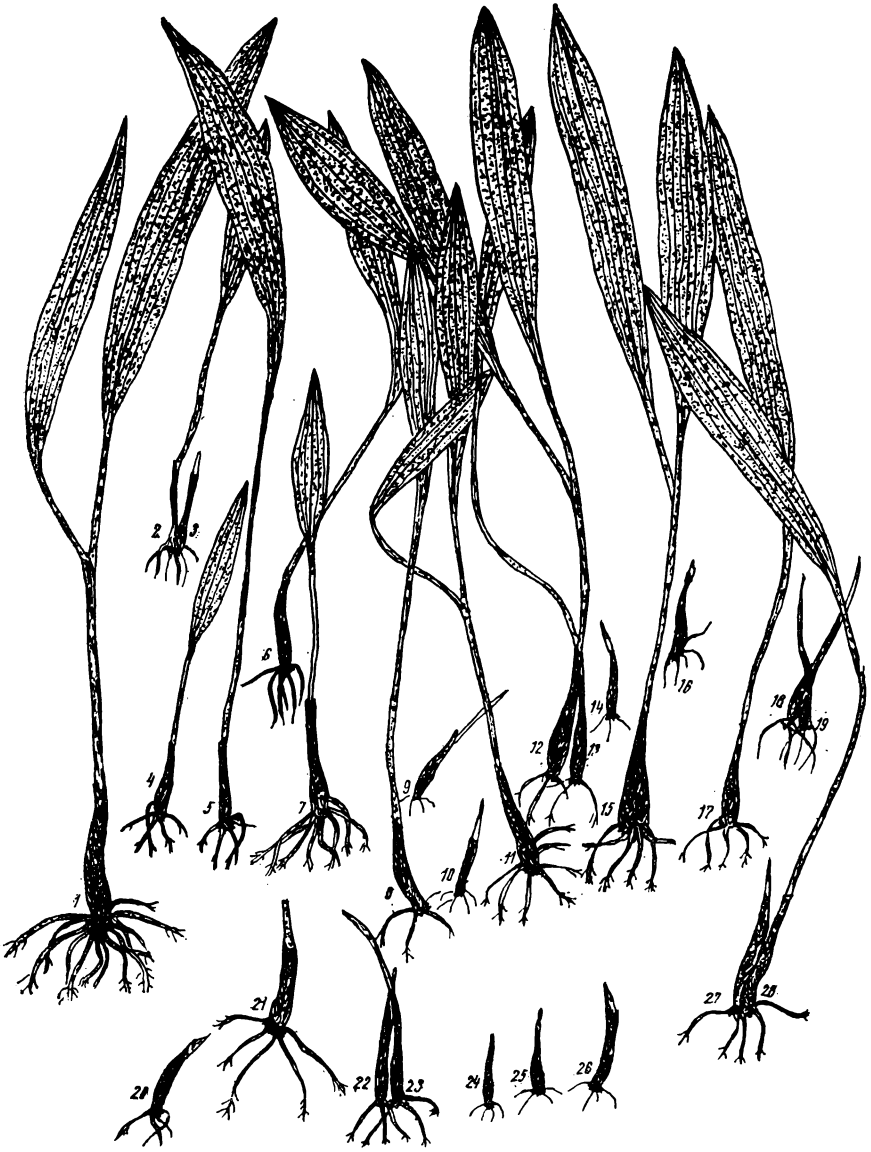
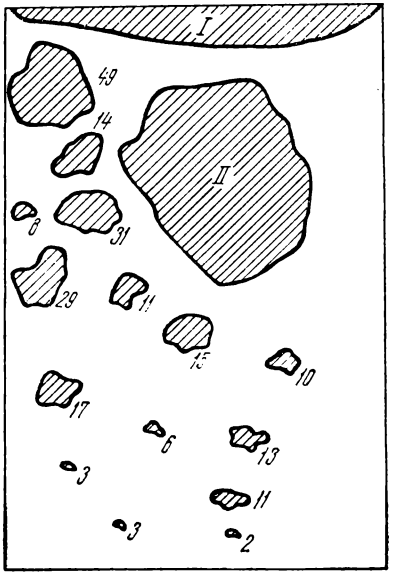


Рис. 3. Возрастная структура молодого вегетативного клона лука победного.

Клон разобран на 28 особей: 2—4, 7, 9, 10, 14, 16, 18—20, 24, 25 — ювенильные; 5, 6, 8, 13, 17, 22, 23, 26—28 — имматурные; 1, 11, 12, 15, 21 — виргинильные.

Рис. 4. Пространственная структура популяции лука победного.

Заросли особей: I — разновозрастных, II — вегетативных. Цифрами обозначено количество особей в скоплениях.



Генеративные особи образуют два или три ассимилирующих листа. Развивается такое же количество влагалищных листьев. Длина их 12,5 см, ширина до 3 см, диаметр 5—7 мм. Особи с тремя зелеными листьями несут обычно наиболее крупные соцветия и образуют мощный пучок корней. В этом возрастном состоянии становится возможным вегетативное размножение. Осуществляется оно лишь наиболее хорошо развитыми особями. В период вегетации в пазухах листьев луковицы формируются дочерние луковички, связанные с материнским донцем. Корни раздвигают луковички (детки). Образуется компактная группа — клон. Разновозрастный состав образующихся при вегетативном размножении клонов способствует их большей долговечности и устойчивости. Возраст клонов может достигать 40—50 лет (Старостенкова, 1974).

Как семенное, так и вегетативное размножение способствует захвату популяцией лука новых территорий (сначала под пологом леса или на небольших прогалинах). Заселение новой территории происходит в результате случайного заноса семян. При образовании вырубок на данной территории лук быстро расселяется и может стать доминирующим видом, образуя сплошные заросли. Развитие крупнотравья на вырубках начинается позднее. Световой режим благоприятен для усиленного роста лука весной и в начале лета. На контрольном участке (10×10 м) в елово-пихтовом лесу с высокой сомкнутостью крон (0,8) мы изучали пространственную структуру лука победного. Четко выделяются два скопления (рис. 4). Первое размером 2×3 м, в составе которого находятся разновозрастные особи (вегетативные и генеративные). Второе по величине скопление (1×1 м) представлено вегетативными особями лука. Кроме того, на участке диффузно разбросаны 15 клонов меньших размеров (в среднем 15×15 см). Скопления в дальнейшем разрастаются и, сливаясь, могут образовать сплошные заросли на открытых пространствах. Обладая выраженными бактерицидными свойствами, лук, вероятно, существенно влияет на микро-

биологические процессы, протекающие в почве и на ее поверхности, что приводит к слабой конкуренции со стороны других видов травянистых растений на данной территории. Создаются благоприятные условия для постоянного произрастания лука.

Влияние человека на популяции лука победного сказывается прежде всего в отторжении надземной части растений. Заготовка осуществляется двумя способами: срезкой сплошной и выборочной. При сплошной страдают все особи клонов, при выборочной — более крупные (имматурные и генеративные), т. е. способные к вегетативному и семенному возобновлению (диаметр стебля 3—5 мм, ширина листа 2—3 см, длина до 12 см). Обычно сбор проводится в течение двух месяцев (мая, июня).

Популяцию «1599-й км» в мае 1986 г. в среднем ежедневно посещало 50 человек. Метод укосов показал, что при сплошной и выборочной срезке результат получается один и тот же: интенсивные нагрузки влекут за собой существенное ослабление жизненного уровня, уменьшение плотности и нарушение структуры популяции. В дальнейшем это приводит к уменьшению продуктивности и ухудшению качества сырья (Салмина, Зуева, 1988).

У крупных вегетативных особей замедляется темп перехода в генеративное состояние. Генеративные особи на длительное время становятся нецветущими. Отрастание срезанных листьев в следующем году идет по типу ювенильных. У травмированных растений развитие листьев запаздывает на две недели. Их размеры в 2,5 раза меньше, чем в прошлом сезоне до срезки. Если луковица давала два крупных листа с одним или несколькими влагалищными листьями, выходящими друг из друга, то при отрастании после срезки каждый ассимилирующий лист образует свой влагалищный. Эти особи в течение трех-четырех лет не являются сырьем для сборщиков, так как не имеют товарного вида. Семенная продуктивность используемых участков резко падает.

В итоге популяция «Дидино» в настоящее время не используется. В результате интенсивной эксплуатации в ней преобладают ослабленные мелкие особи. Сборщики случайные: один-два в неделю. Самоподдержание этой популяции в основном осуществляется за счет вегетативного размножения. Укосы на определение запасов черемши взяты в центре заросли «1599-й км». Продуктивность ее здесь равна 496 г/м^2. На долю генеративных растений приходится 5 %, имматурных — 48 %.

Иная картина в «Дидино». Продуктивность равна 180 г/м^2 (см. таблицу). Основной процент (80—90) приходится на долю растений, не используемых при заготовке сырья (обычно это особи с одним развитым листом). Генеративных растений меньше 1 %. В обоих случаях популяции представлены всеми возрастными группами. На 100 м^2 площади «Дидино» насчитывалось 130 (1986 г.) и 55 (1987 г.) генеративных особей, на проб-

ной площади «1599-й км» соответственно 190 и 147. Общее количество растений в среднем составило 54,5 тыс. на 100 м². Репродуктивная способность лука — 20 семян на особь. Однако семенное возобновление подавлено из-за превышения рекреационных и пастбищных нагрузок. Зависит оно и от величины сомкнутости крон и полога древостоя, климатических условий. Так, в 1988 г. генеративные особи не дали цветоносов и семенная продуктивность была равна нулю. После снятия антропогенного фактора популяции лука через несколько лет восстанавливают свою нормальную структуру.

ВЫВОДЫ

Обобщая материалы по характеристике эколого-фитоценотических условий произрастания лука победного на Урале, следует отметить, что амплитуда условий, в пределах которых встречается популяция, сравнительно узкая. Местообитания лука приурочены к горным темнохвойным еловым и пихтово-еловым южно-таежного типа лесам, а также к березовым и осиново-березовым, производным от них, по берегам рек или на зарастающих вырубках. Лучшего развития ценопопуляции лука достигают на открытых местах с достаточным увлажнением. В естественных условиях произрастания лук обладает высокой семенной продуктивностью, что в сочетании с вегетативным размножением, характерным для него, обеспечивает устойчивость вида в ценозе.

Запасы биомассы на изученных площадях изменяются от 105 до 496 г/м² (в среднем — 300). Наименьшие показатели — в пихтово-еловом лесу, наибольшие — на средневозрастной вырубке. Интенсивная ежегодная эксплуатация хозяйственно ценного лука приводит к резкому снижению величины надземной популяции, а следовательно, ведет к постепенному старению и гибели последней. Использование вырубок в качестве сенокоса или выгона приводит к внедрению в травяной покров таких видов, как щучка дернистая, крапива, которые могут стать доминирующими в травостое.

Лук победный обладает высокой зимостойкостью и устойчивостью к болезням и вредителям. Он может расти не выпадая десятки лет. В числе мероприятий, рекомендуемых для сохранения лука победного в естественных местообитаниях на территории Урала, необходимы контроль за сбором сырья и интродукция в сады для использования в качестве раннего овоща.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л.: Наука, 1959. 157 с.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск: Изд-во АН СССР, 1937. 185 с.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилегающих к нему территорий южно-таежного Среднего Урала // Популяционные биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 10—11.

Оказов Х. Х. Черемша и ее фитонцидные свойства //Фитонциды. Киев, 1960. С. 57—62.

Салмина Н. П., Зуева В. Н. Антропогенное воздействие на произрастание черемши на Среднем Урале // Ботанические исследования на Урале: Информ. мат-лы. Свердловск, 1988. С. 90—95.

Старостенкова М. М. О жизненном цикле черемши (*Allium ursinum* L.) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М., 1974. № 7. С. 74—81.

Старостенкова М. М. Лук медвежий // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 52—62.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. М., 1912. Вып. VII. С. 74.

Флора Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 138 с.

Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. 274 с.

Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1935. Т. IV. 141 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Г. В. ТРОЦЕНКО

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ г. ЛАБЫТНАНГИ

Все более возрастает роль человека в формировании флоры любой заселяемой им территории, что связано с преднамеренным или случайным переносом им растений из одной местности в другую. По этому вопросу за последние годы появилась обширная литература, однако сведений в ней о заносной флоре Крайнего Севера мало. В связи с интенсивным продвижением человека на север (строительством домов, автомобильных дорог, причалов, железнодорожных путей, газопровода, теплотрасс) по его следам продвигаются и растения — с грунтом, сеном, трубами, дровами и продуктами. Нами были сделаны описания и составлены списки синантропной флоры г. Лабытнанги Ямало-Ненецкого национального округа Тюменской области в 1968, 1978 и 1987 гг.

При рассмотрении видового состава антропогенных местообитаний мы выделяли синатропные виды, которые присутствуют в составе растительных сообществ до тех пор, пока не прекратятся антропогенные нагрузки. Е. В. Дорогостайская (1972) сделала подробный анализ существующих терминологий, отражающих отношение видов к культуре. Синантропные растения обычно авторами подразделяются на две большие группы — антропохоры (растения, занесенные человеком в какую-нибудь область издалека) и апофиты (первоначально росшие в данной местности в естественных местообитаниях, затем перешедшие на антропогенные, где растут иногда даже и лучше). Такое разделение очень важно, так как позволяет судить о возможных изменениях флоры в результате воздействия человека.

Рост города и хозяйственная деятельность повлекли за собой уничтожение естественной растительности и замещение ее на сорную. Развитая транспортная система и интенсивный товарообмен с другими районами повысили возможность заноса видов более южного происхождения и их произрастание в экологически равноценных открытых местообитаниях к северу от своего ареала. При наличии железной дороги, проходящей через город, такая возможность еще более возросла.

Следует подчеркнуть особенности факторов существования

и развития синантропной флоры г. Лабытнанги: большую расчлененность и разнообразие форм рельефа, пестроту почвенного покрова, климатические условия. Это обостряет свойственные городским ландшафтам черты повышенной сухости микроклимата и почвенных субстратов, усиленно загрязненных отходами. «Ожелезнение» культурных ландшафтов расширяет возможность заселения их территорий пришлыми видами. Миграция южных видов увеличивается.

В открытых местообитаниях (на кладбищах, крутых склонах, придорожных территориях, пустырях, залежах, во дворах, местах свалок, на откосах железодорожных насыпей) произрастают рудеральные группировки, доля которых в общем составе растительного покрова увеличивается пропорционально росту города. На пустырях, залежах, замусоренных местах преобладают виды более южные и способные произрастать в разных зонах, с большим участием одичавших видов (до 50 % из всех видов замусоренных мест в центральной части города). Экологически специализированными местообитаниями являются транспортные магистрали.

Человек изменяет химизм окружающей среды: загрязняет территорию мусором и отходами, промышленными выбросами и ядовитыми дымами, удобряет почву навозом и минеральными веществами, фекалиями. Происходит изменение тепловых условий: понижение уровня постоянно мерзлого грунта, удаление снегового покрова, загрязнение снега, биологический обогрев навозных куч, обогрев почвы трубами. Изменяются световые условия, затеняются растения зданиями и заборами, внедряются в травостой более конкурентно мощные виды.

Аборигенные виды, присутствующие в городе и не снижающие своей жизненности, мы отнесли к апофитам.

Сознательно заносимые виды мы относим к синантропным растениям. Часть натурализовавшихся в антропогенных местообитаниях антропохоров, например, *Poa annua*, *Urtica dioica*, *Rumex acetosella, Polygonum aviculare, Capsella bursa — pastoris*, *Trifolium repens*, *Plantago major*, является археофитами, т. е. видами, занесенными сюда и натурализовавшимися достаточно давно. Далее приводим список видов, выделенных как антропофильные. Апофитам присваивается ботанико-географическая категория. Для остальных видов дано географическое распространение, из которого видна степень продвижения каждого вида до г. Лабытнанги.

При характеристике синантропных видов и их распространения мы использовали данные К. Н. Игошиной (1964, 1966), П. Л. Горчаковского (1979), В. Н. Никитина (1983), а также приводимые в книгах «Сорные растения СССР» (1934—1935), «Флора СССР» (1934—1964). Латинские названия видов, родов и семейств даны в соответствии с новейшей флористической сводкой С. К. Черепанова (1981).

Equisetaceae L. C. Rich — хвощовые

Equisetum arvense L.—хвощ полевой. Циркумполярный вид, распространен повсюду в умеренной зоне и в Арктике до ее северных пределов. Нетребователен к условиям произрастания. Обычный апофит севера, рудерал. На влажных загрязненных местах, в карьерах, на склонах оврага, у канав, по всем улицам, на песчаных отмелях образует большие почти чистые заросли. Хорошо выносит вытаптывание.

E. limosum L.— х. топяной. Водно-болотный вид умеренной части северного полушария, в Арктике редеет. Апофит. Обычно часто растет по мелководью в озерках, ручьях, вдоль канав.

Ranunculaceae Juss.— лютиковые

Ranunculus Gmelini DC — лютик Гмелина. Гипоарктический болотный вид. Свойствен неглубоким водоемам, усыхающим лужам и мокрым илам. Апофит. Как рудерал не очень часто встречается по лужам, заброшенным ямам и канавам, заполненным водой, по центральным улицам.

R. sceleratus L. s. l.—л. ядовитый. Евразиатский вид, расселившийся по всем материкам, космополит. На Крайнем Севере — редкое заносное растение. Натурализовавшийся антропохор. Обычное рудеральное растение, растет в канавах, около луж, по загрязненным улицам и оврагам.

R. repens L.— л. ползучий. Влаголюбивый евразиатский вид, обычный в лесном поясе Урала. Апофит. Как рудерал часто встречается на мокрых местах, в палисадниках, на преющем мусоре, в овраге, под заборами.

Urticaceae Endl.— крапивные

Urtica dioica L.—крапива двудомная. Широко распространенное рудеральное растение. Обычна по всей Субарктике. Антропохор. Обычна как рудерал-нитрофил по канавам, дворам, мусорным кучам, у складов, магазинов.

Caryophyllaceae Juss.— гвоздичные

Stellaria media (L.) Vill.— звездчатка средняя, мокрица. Космополит, сорный вид северного и южного полушарий. Занесен в тундровые поселки. Обладает высокой энергией размножения, устойчив к внешним условиям. Произрастает на рыхлой плодородной почве. Археофит. Образует чистые заросли у скотных дворов, на влажных загрязненных улицах. Обычна на огородах.

S. humifusa Rottb.—з. приземистая. Циркумполярный арктический вид севера лесной зоны. Апофит. Как рудерал отмечена по заброшенным огородам, влажным луговинам по берегам ручьев и днищу оврага.

S. graminea L.—з. злачная. Полусорный евразиатский вид лесной зоны, занесен по рекам в Субарктику. Натурализовавшийся антропохор. Как рудерал отмечена в палисадниках города, на железнодорожной насыпи, у товарного склада, у мусорных куч вдоль улиц.

Cerastium dahuricum Fisch.—ясколка даурская. Бореальный сибирский вид, заходит в лесотундру. Апофит. Произрастает как рудерал на полянках вдоль улиц, рассеянно, изредка.

C. jenisejense Hult.— я. енисейская. Гипоарктический тундровый вид. Апофит. Как рудерал встречен на загрязненных, но не вытаптываемых местах улиц, на осыпях, у канав, среди бурьяна в огородах.

Polygonaceae Lindl.— гречишные

Rumex acetosella L.—щавель воробьиный, щавелек. Полусорный вид европейского происхождения, широко распространен по всему земному шару. Археофит. Как рудерал растет по склонам оврагов, на полотне железной дороги, у магазинов, вдоль улиц.

R. longifolius DC *(R. domesticus* Hartm.) —щ. длиннолистный. Вид, широко распространенный в лесной зоне СССР. Здесь — редкое заносное. Антропохор. Рудерал. Встречается по дворам и обочинам дорог.

Polygonum aviculare L.—горец птичий. Космополитный сорняк, обычен в лесном поясе Урала до Крайнего Севера. Рудерал на плотной плодородной почве. Растет на улицах, у дорог, тропинок, на береговых откосах, у магазинов.

Cruciferae Juss.— крестоцветные

Descurainia sophioides (Fisch) O. E. Schulz.—дескурайния гулявниковая. Азиатский арктический вид, широко распространенный на Крайнем Севере сорняк. Апофит. На рыхлых загрязненных обрывах образует заросли. Изредка растет по огородам, на мусоре, где сложены дрова, вдоль теплотрасс.

Barbarea stricta Andtz.—сурепка прижатая. Полусорный вид, растет по всей Северной Европе. Рудерал по берегам ручьев, на железнодорожной насыпи, встречается часто.

Rorippa palustris (Leyss) Bess.—жерушник болотный. Космополит. Распространен по всей лесной зоне северного полушария, заходит в Арктику. Апофит. Растет в различных местообитаниях; обильно на залежах, днище оврагов, около обсыхающих луж.

Thlaspi arvense L.— ярутка полевая. Широко распространенное рудеральное растение. Изредка встречено по железнодорожному полотну, у товарного склада.

Capsella bursa — pastoris L.—пастушья сумка. Космополит, рудеральное растение лесного пояса Урала. Арктический археофит. Широко распространена и хорошо возобновляется. Как ру-

дерал на улицах создает заросли. Если почвы совсем бедные, то экземпляры — карликовые (до 3 см). Но все особи плодоносящие: растет по оврагам, железнодорожному полотну, вокруг помоек.

Primulaceae Vent.— первоцветные

Androsace septentrionalis L.— проломник северный. Полусорный вид северного полушария, распространен в лесной зоне и лесотундре, но встречается нечасто и необильно. Апофит. Как рудерал на залежах, разреженными группировками по песчаным склонам оврага, на пустырях, создает латки на голых пятнах глея.

Saxifragaceae DC.— камнеломковые

Chrysosplenium alternifolium L.—селезеночник обыкновенный. Бореальный вид, заходящий в Арктику. Апофит. Часто встречается как рудерал у заборов, вдоль деревянных тротуаров, в мелких канавах, в оврагах.

Rosaceae Juss.— розоцветные

Potentilla anserina L.—лапчатка гусиная. Очень широко распространенный вид. Апофит. Изредка создает заросли на улицах на плотном песчаном грунте. Характерна для железнодорожных насыпей, у товарного склада.

Fabaceae (Leguminosae) Lindl.— бобовые

Trifolium repens L.— клевер ползучий. Широко распространенный полусорный вид лесной зоны; далеко проникает на север. Археофит. Растет на улицах, пустырях, в огородах, у дорог, на выгонах, по днищу оврага.

T. pratense L.—к. луговой, красный. Широко распространенный луговой и сорный вид, обычен в лесном поясе. Очевидно, заносится на Крайний Север с привозом сена. Как рудерал по железнодорожной насыпи, изредка по оврагам и вдоль дорог.

Vicia cracca L.—горошек мышиный. Очень широко распространенный евразиатский вид, луговой. Обычен в лесном поясе Урала, заходит в Арктику. Апофит. Постоянно встречается как рудерал под заборами, в оврагах, по кустарникам, не обилен.

Onagraceae Lindl.— кипрейные

Epilobium palustre L.— кипрей болотный. Циркумполярный бореальный вид. Апофит. Как рудерал обычен на мокрых загрязненных местах, небольших размеров. Рассеянно встречается по огородам, в оврагах, у ручьев среди ив.

Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.— иван-чай узколистный. Циркумполярный полусорный вид, широко распространенный в лесной зоне Урала и Субарктике, заходит в Арктику. Рудерал. Растет вдоль ручьев, на железнодорожных насыпях, залежах и полях, по пожарищам и кострищам очень обильно.

Ch. latifolium (L.) Tries et Lge.— и. широколистный. Арктоальпийский вид, характерен для полузадерненных мест. Апофит. Изредка растет по осыпям, песчаным грунтам у ручьев, в овраге, у деревянных мостков.

Hippuridaceae Link.— хвостниковые

Hippuris vulgaris L.—хвостник, водяная сосенка. Водное растение северного полушария, обычное в водоемах лесного пояса Урала. Апофит. Часто встречается в небольших лужах, стоячей воде канав, по заболоченным берегам ручьев.

Umbelliferae Moris —зонтичные

Chaerophyllum prescottii DC.—бутень Прескотта. Азиатско-восточноевропейский вид лесной зоны. Широко распространен как рудерал. Антропохор, вероятно, натурализующийся. Встречен у склада сена, среди посевов, по газонам, у свалок.

Conioselinum vaginatum (Spreng.) Thell.— гирчовник влагалищный. Бореальный европейско-сибирский вид, далеко заходящий в тундру. Как рудерал часто растет на кучах преющего мусора и навоза, среди огородного бурьяна в небольшом количестве.

Archangelica decurrens Ledeb.—дягиль нисбегающий, сибирский. Сибирский лесной вид. По рекам заходит далеко на север в Субарктику и Арктику. Апофит. Рудерал. Изредка встречается по сырым кустарникам у дорог, по берегам ручьев, в овраге, вдоль теплотрассы (на опилках).

Rubiaceae Juss.— мареновые

Galium uliginosum L.—подмаренник топяной. Сибирско-европейский бореальный вид. Апофит. Довольно часто растет в канавах на влажной загрязненной почве, у заборов, в огородном бурьяне, у скотного двора, у высыхающих луж.

Scrophulariaseae R. Br.— норичниковые

Veronica septentrionalis Boriss.—вероника северная. Восточно-европейско-сибирский гипоарктический вид, лугово-лесное растение. По долинам рек заходит далеко в тундру. Вид обычен в огородном бурьяне, по днищу оврага, берегам ручьев, залежам.

Plantaginaceae Lindl.— подорожниковые

Plantago major L.—подорожник большой. Широко распространенный по всей территории СССР рудерал; по рекам заходит далеко на север. На небольших участках даже обильный; встречается вдоль дорог, по улицам, во дворах, на скотном дворе.

P. media L.—п. средний. Широко распространен в лесной и степной зонах Евразии, лугово-рудеральное растение. Изредка растет на мусорных местах, улицах, залежах, по железнодорожным насыпям, у складских помещений.

Labiatae Juss.— губоцветные

Glechoma hederacea L.—будра плющевидная. Растение лесной и степной зон СССР, заходит в Субарктику. Антропохор натурализующийся. Редко небольшими латками встречен на кучах преющего мусора, перегноя, у скотного двора.

Lamium album L.—яснотка белая, глухая крапива. Неморально-бореальное полурудеральное растение лесной зоны. По долинам рек далеко заходит даже в тундру. Апофит. Встречается на сырых лужках у ручьев, как рудерал — в огородах, на компостных и навозных кучах, в полисадниках, овраге.

Asteraceae (Compositae) Dum.—сложноцветные

Erigeron elongatum Ledeb.—мелколепестник удлиненный. Полусорный вид лесной и лесотундровой зон, распространен по всему северу СССР, заходит в Арктику. Антропохор. Встречается у мусорных куч, помоек, по песчаным местам днища оврага, изредка — на залежах.

Ptarmica vulgaris DC.—чихотная трава. Сибирский вид приречных пойменных лугов, обычный в лесной и степной зонах Урала. Вдоль рек доходит до лесотундры. Антропохор. Редко как рудерал — у строений; по днищу оврага и у помоек обилен.

Matricaria matricarioides (Less.) Porter.— ромашка пахучая, американская. Американский сорняк, обычный в лесном поясе Урала. Антропохор. Как рудеральное встречается довольно редко у дорог, магазинов, аптек, во дворах и вдоль теплотрассы.

Tripleurospermum phaelocephalum (Rupr.) Pob.— трехреберник темноголовый. Широко распространенный циркумполярный вид; характерный рудерал Арктики. Растет на загрязненных местах, на залежах. Создает фон у всех городских свалок и помоек, по железнодорожным насыпям.

T. inodorum (L.) Sch. Bip.— т. непахучий. Ромашка непахучая. Широко распространенное сорное растение. Обычный рудерал у железнодорожной станции, по насыпям, у мусорных куч, по днищу оврага.

Artemisia tilessii Ledeb. *(A. vulgaris* Ledeb. *var tilesii)* — по-

лынь Тилезиуса. Циркумполярный тундровый вид. Тундровый апофит. Нормально развивается, произрастает на улицах, мусорных кучах, в огородном бурьяне, по днищу оврага, во дворах, в карьерах.

Nardosmia frigida (L.) Hook.— нардосмия холодная. Циркумполярный гипоарктический вид, распространен в Арктике. Апофит. Часто произрастает на мокрых местах у домов, в канавах, на откосах железнодорожных и шоссейных насыпей, в огородах.

Senecio campester (Retz.) DC *(S. integrifolius auct.)* — крестовник равнинный. Сибирско-европейский бореальный вид, заходящий в Арктику. Апофит. Изредка встречен по стоячим лужам, вдоль ручьев, по днищу оврага.

S. arcticus Rupr. (*S. palustris* (L.) Hook.) — к. арктический. Циркумполярный арктический вид. Апофит. Как рудерал встречается на сильно загрязненных местах, в канавах, около обширных луж, на тяжелых и влажных почвах часто.

Cirsium setosum (Willd.) — бодяк щетинистый. Широко распространенный и часто встречающийся по лесной и степной зонам Евразии вид; заносится в лесотундру. Злостный сорняк. Рудерал, растет вдоль ручьев в оврагах, в огородах.

Taraxacum brevicorne Dahst.— одуванчик. Тундровый вид, распространен на Полярном и Приполярном Урале. Как рудерал встречается часто, хотя не обильно. Растет на травяных склонах оврага, вдоль улиц, ручьев, во дворах.

Lactuca sibirica (L.) Benth. (*Mulgedium sibiricum* Less.) — латук сибирский. Американско-азиатский бореальный вид. Встречается у канав и болот, на залежах, по пустырям, на откосах железной дороги, у складских помещений.

Cyperaceae J. St.— осоковые

Eriophorum scheuchzeri Hoppe.— пущица Шейхцера. Циркумполярный аркто-альпийский болотный вид. Растет в заболоченных тундрах, на мокрых луговинах, болотах. Апофит. Хорошо растет у тундровых троп. Особенно обильна по окраинам города (пос. Таежный) на мокрых местах, загрязненных отбросами и сточными водами; вдоль крупных луж, канав, ручьев.

Poaceae (Gramineae) Barmhart.— злаки

Phleum pratense L.— тимофеевка луговая. Распространена спорадически по всему северу европейской части СССР, на Полярном Урале. Морозостойкое луговое растение. Встречается как рудерал по всем улицам, оврагам, рассеянно.

Alopecurus pratensis L.— лисохвост луговой. Плюризональный луговой вид. Характерен для пойменных лугов лесной и степной зон Урала. Рудерал. Растет на сухих склонах оврагов, задернитель на улицах, в газонах, обычен среди огородного бурьяна. Занесен случайно с сеном.

Calamagrostis purpurea subsp. Langsdorffii (Link).— вейник Лангсдорфа. Бореальный вид, обычен для всего Урала. Апофит. Встречается как рудерал по всем улицам, иногда обилен.

C. neglecta (Ehrh.) Gaerth.—в. незамечаемый. Циркумполярный бореальный вид, широко распространенный в Арктике по болотам, болотистым лугам, на песках и галечниках вдоль рек. Апофит. Часто встречается на влажных и мокрых улицах как рудерал. Иногда очень обилен.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.— луговик северный. Циркумполярный вид. Растет по тундровым луговинам, по берегам рек, в сухих тундрах. Апофит. Довольно часто встречается вдоль грязных улиц, на пустырях, у магазинов.

Beckmannia syzigachne (Stend.) Fernald.— бекмания восточная. Американско-азиатский водно-болотный вид. Антропохор, орнитохор. Создает большие поляны по оврагам, канавам. Способна к быстрым инвазиям.

Poa annua L.—мятлик однолетний. Космополит. Сорняк умеренных областей земного шара. Отличается выносливостью и интенсивным семенным размножением. Археофит. Очень обилен, создает газоны на улицах, во дворах, по окраинам на влажном грунте, на сухом сменяется *P. pratensis*.

P. pratensis L.—м. луговой. Бореальный луговой вид, широко распространенный по всему северному полушарию. Археофит. Один из основных рудералов, задернитель многих улиц, иногда закрепляет осыпи по железной дороге.

P. arctica R. Br.—м. арктический. Циркумполярный арктический вид. Растет на различных рыхлых и не очень влажных местах. Апофит. Слабо реагирует на загрязнение почвы и механическое уничтожение (имеет длинное корневище). Растет по всем дворам, улицам, на полях.

Arctophila fulva (Trin.) Andress.— арктофила рыжеватая. Циркумполярный тундровый болотно-водный вид, широко распространенный в Арктике и Субарктике. Апофит. Характерный рудерал. Произрастает на сильно обводненных и загрязненных улицах, по берегам луж, ручьев, в оврагах, канавах; встречаются чистые заросли. Хорошо растет по канавам, созданным людьми, где вся тундровая растительность была уничтожена, чем и подтверждается его апофитный характер.

Puccinela distans (L.) Parl.—бескильница расставленная. Западносибирско-европейский полусорный вид влажных местообитаний. Заносный рудерал. По улицам встречается изредка, небольшими латками.

Festuca ovina L. s. ampl.— овсяница овечья. Широко распространенный бореальный вид. Апофит. Разрастается во многих антропогенных местообитаниях, кроме сильно увлажненных,— по улицам, во дворах, у магазинов; часто латками.

К апофитам мы отнесли те виды местной флоры, которые произрастают в антропогенных местообитаниях более или менее

часто и обильно и самостоятельно возобновляются на этой территории. К антропохорам отнесли все растения, даже единичные, в любой фазе развития, являющиеся заносными в городе. Поэтому здесь есть виды, находящиеся в процессе натурализации, и археофиты.

Всего описано 62 вида из 20 семейств. Наиболее многочисленны семейства Asteraceae, Poaceae (12 видов), Caryophyllaceae и Cruciferaceae (5 видов).

Такая структура флоры принципиально отличается от структуры флоры ненарушенных зональных местообитаний (тундры, лесотундры). Там ведущие семейства — Cyperaceae, Asteraceae, Poaceae (18—14 видов); Salicaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Ericaceae, Saxifragaceae (11—6 видов); включают всего 166 видов из 42 семейств (Троценко, 1974).

Синантропная флора г. Лабытнанги находится в стадии интенсивного формирования и обогащения. Для того, чтобы проследить процесс синантропизации, целесообразно подобные обследования территории повторять регулярно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Тенденция антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697—1713.

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л.: Наука, 1972. 169 с.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН АН СССР. 1964. Сер. 3. С. 83—230.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения Севера и Дальнего Востока. М., 1966. С. 135—223.

Никитин В. Н. Сорные растения во флоре СССР. Л.: Наука, 1983. 451 с.

Сорные растения СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1935. Т. 1—4.

Троценко Г. В. Флора мхов и сосудистых растений стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 30—48.

Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. Т. 1—30.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА · 1990

Е. А. ШУРОВА

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ШАРТАШСКОГО ЛЕСОПАРКА

Шарташский лесопарк занимает площадь 777 га и в настоящее время находится почти полностью в черте города. Наибольшая рекреационная нагрузка в нем приходится на летний период, так как отдых на воде сочетается здесь с прогулками в лесу (Гальперин, Николин, 1971). Вокруг оз. Шарташ располагается ряд поселков: на восточном берегу — Изоплит, на южном — Пески, а на северном — старинное уральское село Шарташ, которое слилось с городом. На западном берегу расположены дачи.

Антропогенное влияние на растительность прибрежную и лесопарка продолжает увеличиваться за счет примыкающего к ним нового района города — Комсомольского. В связи с этим стало необходимым более полное флористическое обследование Шарташского лесопарка, которое мы и попытались провести, начиная с 1985 г. (хотя сборы гербария и флористические наблюдения в лесопарке вели в течение 20 лет).

Обследование парка проводили маршрутным методом. Сделано свыше 60 геоботанических описаний растительности. В целях реконструкции растительности отдельных местообитаний использовали материалы гербария УОЛЕ (в основном сборы О. Е. Клера), хранящиеся в Институте экологии растений и животных. Впервые приводим полный список сосудистых растений (см. Приложение), произрастающих в пределах Шарташского лесопарка (по нашим данным, 438 видов). Синантропные составляют четвертую часть от всего количества видов (125). Число это непостоянно и всецело зависит от внесения семезачатков сорных видов человеком. Кроме того, на территории Шарташского лесопарка Шарташским лесхозом производятся посадки декоративных деревьев и кустарников. Были высажены и хорошо прижились лиственница сибирская, липа сердцелистная, тополь бальзамический, яблоня сибирская, клен американский, клен Гиннала, черемуха Маака, кизильник блестящий, боярышник кроваво-красный, роза морщинистая, жел-

тая акация, дерен белый, ирга, вязы гладкий и шершавый, барбарис обыкновенный, калина, сирень обыкновенная и опушенная, жимолость татарская и др. Большинство из интродуцентов также учтены в нашем списке.

Для Шарташского лесопарка наиболее характерны в настоящее время сосняки разнотравно-злаковые с преобладанием вейника тростниковидного и коротконожки перистой. Для разнотравья таких сосняков характерны ястребинка зонтичная, вероника колосистая, земляника лесная, клевер люпиновидный, встречающиеся рассеянно (sp.). Остальные виды единичны (sol): смолевка поникшая, звездчатка злаковая, купена ароматная, чина гороховидная, клевер средний и луговой, ожика волосистая, костянка, брусника, подмаренник северный, буквица лесная, порезник Крылова, золотая розга, кошачья лапка, горькуша спорная, кульбаба осенняя, колокольчик круглолистный (всего 30—40 видов).

Такие сосняки встречаются в южной и восточной частях лесопарка на склонах и между холмами. По повышенным местам расположены сосняки каменистые, для разнотравья которых обычны лугово-степные виды: очиток пурпурный, клевер горный, таволга шестилепестная, лапчатка распростертая, кизильник черноплодный, астрагал датский, лапчатка серебристая, вероника колосистая, змееголовник руиша, молочай Сегье, порезник Крылова, прострел желтеющий, овсянница красная, тимофеевка степная, фиалка скальная, ластовень лекарственный.

Наивысшая точка Шарташского лесопарка — Каменные Палатки (301 м) — представлена выходами матрацевидных скал гранитов на поверхность, где они образуют каменную стену (Архипова, 1972). В начале нашего века вблизи озера и Каменных Палаток росли глухие леса. С востока и юга к ним подступало болото, которое ныне занято городскими постройками.

В щелях между отдельными плитами гранита растут папоротники: пузырник ломкий, голокучник линнея, женский папоротник, щитовник шартрский, многоножка обыкновенная. Ранее, в начале века, скалы оплетала линнея северная — мелкое нежное растение. Постенница мелкоцветная из семейства коноплевых селилась в северных нишах скал. У подножья Каменных Палаток и сейчас встречаются куртины купены ароматной, порезника Крылова, василистника простого, горькуши спорной. Они также растут среди валунов у триангуляционной вышки. У подножья скал (в местах стоянок туристов) стали редкими многие лугово- и скально-горно-степные виды, такие как очиток пурпурный, астрагал датский, клевер горный и люпиновидный, таволга восьмилепестная, фиалка скальная, змееголовник Руиша.

За 20 лет на наших глазах исчезли с южного склона Каменных Палаток смолевки башкирская и ползучая, гвоздика разно-

цветная, прострел желтеющий, зопник клубненосный, девясил шершавый; а с начала века — высокодекоративные виды: горечавки легочная, перекрестнолистная и волосистая, плауны булавовидный и сплющенный; из орхидных — любка двулистная, гудайера ползучая, пальчатокоренник Фукса (со всей территории лесопарка). Всего же за последние 80 лет исчезло 20 видов растений, что составляет 5 % от всего количества сосудистых растений.

Ранее в окрестностях оз. Шарташ преобладали сосняки-брусничники и сосняки-черничники, фрагменты которых можно отыскать только на восточном берегу. На большей части территории лесопарка они сменились сосняками разнотравно-злаковыми, деградировавшими до сосняков мертвопокровных в южной части в результате усиленной антропогенной нагрузки. В таких вытоптанных сосняках легко внедряются синантропные виды, образуя в пониженной части рельефа целые лужайки. В сосняках же с невытоптанным травостоем синантропные виды встречаются по тропам, вдоль дорог и на опушках, не проникая дальше в лес.

Вытоптанные места заселяются пасквальными видами с примесью рудеральных сорняков. Примером таких растительных сообществ могут служить лужайки с клевером ползучим, мятликом приземистым, подорожниками большим и средним, тмином обыкновенным, гравилатом алеппским, бедренцем-камнеломкой, манжеткой трубчатой, черноголовкой обыкновенной, полынью обыкновенной. Поселяются здесь и другие виды местной флоры — апофиты, излюбленные места которых — нарушенные территории, и среди них клевер луговой, тысячелистник обыкновенный, фиалка собачья, вероника дубравная, полевица тонкая, звездчатка злаковая, нивянник обыкновенный.

На пятнах кострищ к указанным видам добавляется еще большее количество сорняков: кипрея болотного, иван-чая, герани сибирской, ясколки дернистой, щучки дернистой, лопуха, мать-и-мачехи, бодяка паутинистого, горца птичьего, мари белой, лапчатки норжевской, мокрицы, ивы козьей. Сырые погодные условия способствуют появлению на углях кострищ в первые два года печеночного мха — моршанции полиморфной.

Другим примером деградации сосняка разнотравно-злакового под влиянием выпаса может служить сосняк травяной (восточнее пос. Изоплит). Видовой состав его очень обеднен и насыщен пасквальными видами. Рассеянно встречаются мятлик приземистый и луговой, подорожник средний, земляника лесная, звездчатка злаковая. Единично растут клевер ползучий, луговой и средний, осока заячья, герань лесная, малина, подмаренник северный и белый, будра плющевидная, буквица лекарственная, вероника лекарственная, черноголовка обыкновенная, бедренец-камнеломка, манжетка трубчатая, брусника, жгун-корень сомнительный, лапчатка прямостоячая,

фиалка собачья, куль-баба осенняя. В угнетенном состоянии встречаются папортники — женский и щитовник шартрский (обычные в сосняке разнотравно-злаковом). Тут много сорняков — крапивы двудомной, лопуха, одуванчика лекарственного, щавелька, герани сибирской, лютика ползучего и едкого.

В сосняках разнотравно-злаковых по восточному берегу Шарташа можно наблюдать фрагменты уцелевших черничников и брусничников. На второй надпойменной террасе по восточному берегу Шарташа расположен сосняк высокотравный с липой. Травостой его составлен злаками: коротконожкой перистой (sp.), бором развесистым (sol.), вейником тростниковидным (sol.), разнотравьем — сныть (cop.), крапивой двудомной (sp.), аконитом северным (sp.), василистником малым (sp.).

Остальные виды встречаются единично: ожика волосистая, брусника, черника, фиалка удивительная и Селькирка, меринтия трехнервная, володушка золотистая, чина весенняя, подмаренник северный, будра плющевидная, купальница европейская, грушанка круглолистная, вероника дубравная, линнея северная, медуница мягкая, монезес одноцветковая. Из папоротников растут только орляк и щитовник шартрский. Неморальных видов только два: сныть и фиалка удивительная (для сравнения в такой же ассоциации на Верхне-Уфалейском хребте насчитывается до восьми неморальных видов).

К юго-востоку расположены сосняки разнотравно-злаковые с вейником тростниковидным и коротконожкой перистой. По старым прикопкам обильно встречается мужской папоротник, не сохранившийся в южной и западной частях лесопарка. Здесь же растут крупные экземпляры щитовника шартрского и женского папоротника. Встречается лилия кудреватая, саранка, наперстянка крупноцветковая, бубенчик лилиелистный, валериана лекарственная, княжик сибирский, купальница европейская, фиалка горная. У подножия горы Теплой 20 лет назад еще росли примула крупночашечная, любка двулистная, сейчас же они не встречаются. Все перечисленные виды относятся к охраняемым на Урале растениям (Горчаковский, Шурова, 1982).

Южнее пос. Изоплит располагается Шарташское болото с редкими соснами и единично растущими березами пушистой и карликовой. В травяном покрове встречаются рассеянно пушица влагалищная, одиночно — осока топяная и сероватая. Моховой покров состоит из сфагнума и политрихума. На сфагнуме растут по краю проток росянка круглолистная, в воде — куртины рогоза широколистного и каллы болотной.

Кустарники представлены багульником болотным, голубикой, болотным миртом обыкновенным, а кустарнички — клюквой, подбелом и морошкой. Орхидные на болоте отсутствуют. Ятрышник пятнистый собран О. Е. и Х. О. Клерами (гербарий «У оз. Шарташ в окрестностях г. Екатеринбурга. 15.VII.1903».).

Последний раз этот вид был собран С. А. Струнниковым (гербарий «В лесу на торфяном болоте, окрестности оз. Малый Шарташ. 15.VII.1903»).

Западный берег Шарташа, более влажный, занят сосняками вейниковыми и снытево-вейниковыми. В сосняке снытево-вейниковом подлесок состоит из кустарников (частично подсаженных): черемухи обыкновенной и Маака, бузины сибирской, клена Гиннала, лоха серебристого, жимолости обыкновенной, алтайской и татарской, кизильника блестящего, сирени обыкновенной и пушистой. Из древесных здесь растут липа сердцелистная, яблоня сибирская, клены американский и татарский, рябина обыкновенная, лиственница сибирская, вяз шершавый, береза пушистая. Травостой высокий благодаря сныти, вейнику тростниковидному, пырею ползучему и крапиве двудомной, которая местами располагается целыми куртинами.

Остальное разнотравье обычно: мятлик луговой, будра плющевидная, манжетка трубчатая, жгун-корень обыкновенный, ежа сборная, ястребинка зонтичная, подорожник средний, подмаренник северный, овсяница луговая, земляника лесная, буквица лесная. Из сорных рудеральных видов растут одуванчик лекарственный, гравилат алеппский, лютик ползучий, резуха повислая, бодяк паутинистый, марь белая, пустырник пятилопастный, чертополох курчавый, жеруха болотная, иван-чай, полынь обыкновенная, мать-и-мачеха.

У дорожек с обеих сторон обильны мокрица и подорожник большой. Тут же по обочинам рассеянно встречаются тмин обыкновенный, клевер ползучий, мятлик приземистый, гравилат алеппский, мать-и-мачеха, горец птичий, лапчатка ползучая. По дороге к бывшему питомнику на разъезженной колее наблюдалась целая куртина сорняков рудеральных и сегетальных с преобладанием горца птичьего, мари белой. Остальные встречались единично: клоповник обыкновенный, ромашка безлепестная, пастушья сумка, мятлик однолетний и луговой, клевер ползучий, дескурайния Софии, пырей ползучий, овсяница луговая, полевица тонкая, лебеда повислая, бедренец-камнеломка, тмин обыкновенный, полынь обыкновенная, одуванчик лекарственный, подорожник большой, бодяк щетинистый.

Сосняки снытевые и крапивные — производные сосняков черничниковых зеленомошных, видоизмененные фрагменты которых можно иногда встретить на западном берегу Шарташа. Рядом с сосняком снытевым в северной части Шарташского лесопарка располагаются сосняк вейниковый с вейником тростниковидным (cop_1) и ежей сборной (sp.). Единично растут другие злаки — овсяница луговая, щучка дернистая, полевица тонкая, коротконожка перистая, тимофеевка луговая. Из разнотравья рассеянно встречаются сныть, будра, черноголовка обыкновенная, гравилат алеппский. Остальные травы встречены одиночно: горошек заборный, клевер средний и луговой, фиал-

ка собачья, подмаренник северный и белый, земляника, костяника, лютик золотистый, буквица лекарственная, медуница мягкая, тысячелистник. Из папоротников встречается только женский. Половину разнотравья составляют рудеральные сорные и пасквальные виды: мокрица, звездчатка злаковая, клевер ползучий, лютик ползучий и едкий, резуха повислая, манжетка трубчатая, тмин обыкновенный, герань сибирская, пустырник пятилопастный, лопух паутинистый, мать-и-мачеха, бодяк щетинистый и болотный.

Прибрежно-водная растительность Шарташа также претерпела значительные изменения в связи с усиленной рекреацией, поэтому никакой поясности в ее распределении уловить нельзя. Берега на большом протяжении в зоне пляжей вообще не зарастают. Растения располагаются одиночно, изредка куртинами. Встречены отдельные особи камыша озерного, лесного и укореняющегося, стрелолиста, сусака зонтичного, частухи и тростника, рогоза широколистного, гречихи земновидной, сабельника болотного, каллы болотной, осоки острой, носатой и омской.

По берегам, возле воды, растут ядовитые растения — цикута ядовитая, лютик ядовитый, василистник желтый. Особенно обильна цикута, встречающаяся через каждый метр береговой линии. На пляжах необходимо уничтожать ее с корнем в период цветения, когда она более заметна. Набор водных растений за последние 80 лет не претерпел особых изменений. Встречаются те же виды рдестов и других водных растений. В начале столетия в озере прочно обосновалась элодея канадская.

Рекомендуются следующие мероприятия по улучшению и сохранению растительного покрова участков лесопарка, подвергаемых усиленному антропогенному воздействию.

Огораживание выбитых участков сосняков мертвопокровных сроком на три — пять лет. При этом восстановление травяного покрова происходит за счет растений, оставшихся у комлевой части деревьев, и за счет заноса семян с соседних участков, менее нарушенных. Этот общеизвестный способ находит применение во многих лесопарках страны. Для ускорения зарастания можно подсевать семена мятлика лугового и овсяницы красной, устойчивых к вытаптыванию.

Для каменистых склонов рекомендуется подсев наиболее декоративных степных и скально-горно-степных видов. Этим может быть достигнута репатриация ряда эндемичных видов уральской флоры в целях их охраны (например, гвоздики иглолистной и уральской, смолевки башкирской и др.).

Озеленение скалистых останцев путем подсева в мелкозем между плитами очитка пурпурного и качима уральского, хорошо размножающихся семенами. У подножия скалистых останцев рекомендуются посадки степных кустарников — спиреи городчатой, кизильника черноплодного, на южных и западных склонах — бобовника (миндаля низкого) и степной вишни.

На тех участках парка, где наблюдается сильное уплотнение почвы вследствие вытаптывания, желательно создание каменистых горок (альпийских) с использованием эндемичных (перечисленных ранее) степных и скально-горно-степных видов, многие из которых декоративные (гвоздика иглолистная, разноцветная и пышная, качим высокий и метельчатый, минуарция Гельма, мыльнянка обыкновенная, очиток пурпурный, гибридный и едкий, гоноколосник колючий, астрагал датский и Гельма, дрок красильный, копеечник крупноцветковый и альпийский, копытень европейский, грушанка круглолистная, колокольчик персиколистный, астра альпийская и итальянская, василек сибирский, русский и скабиозный, девясил шершавый, мытлик уральский, карлина длиннолистная, солонечник двухцветковый, мордовник обыкновенный, полынь шелковистая, горькуша спорная). Ранневесенняя флора может быть представлена рабатками и клумбами с прострелом желтеющим и поникающим, ветренницей пермской, лесной и уральской, купеной ароматной, купальницей европейской, тюльпаном Биберштейна, луком красным и скородой, гадючим луком желтым, ирисом сибирским, чистяком весенним, хохлатками Галлера и дымяковидной, примулой крупночашечной, медуницей мягчайшей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипова Н. П. Окрестности Свердловска. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1972. 207 с.

Гальперин М. И., Николин А. А. Ландшафтная таксономия лесопарковых насаждений. Свердловск, 1971. 89 с.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 207 с.

Список видов сосудистых растений Шарташского лесопарка

Lycopodiaceae

Lycopodium annotinum L.
* *L. clavatum* L.
* *Diplazium complanatum* (L.) Rothm.

Athyriaceae

Athyrium filix-femina (L.) Roth.
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.

Aspidiaceae

Dryopteris filix-mas (L.) Schott.
D. carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs
D. dilatata (Hoffm.) A. Gray
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.

Thelypteridaceae

Thelypteris palustris Schott.
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt.

Ranunculaceae

Caltha palustris L.
Trollius europaeus L.
Actaea erytrocarpa Fisch.
Aconitum septentrionale Koelle
Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz.
Batrachium foeniculaceum (Gilib.) V. Krecz.
Ranunculus auricomus L.
R. acris L.
R. polyanthemus L.
R. repens L.
R. lingua L.
R. sceleratus L.
Thalictrum minus L.
T. simplex L.
T. flavum L.
Atragene sibirica L.

Equisetaceae

Equisetum arvense L.
E. pratense L.
E. sylvaticum L.
E. hiemale L.
E. palustre L.

Polypodiaceae

Polypodium vulgare L.

Hypolepidaceae

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.

Pinaceae

Pinus silvestris L.
Larix sibirica Ledeb.

Cupressaceae

Juniperus communis L.

Nymphaceae

Nuphar luteum (L.) Smith.

Ceratophyllaceae

Ceratophyllum demersum L.

Berberidaceae

Berberis vulgaris L.

Papaveraceae

Chelidonium majus L.

Fumariaceae

Fumaria officinalis L.

Ulmaceae

Ulmus laevis Pall.
U. scabra Mill.

Cannabiaceae

Cannabis ruderalis Janisch.
Humulus lupulus L.

Urticaceae

Urtica dioica L.
U. urens L.

Betulaceae

Betula verrucosa Ehrh.
B. pubescens Ehrh.
B. nana L.
Alnus incana (L.) Moench.
A. glutinosa (L.) Gaertn.

Caryophyllaceae

Stellaria graminea L.
S. palustris Retz.
S. media (L.) Vill.
S. diffusa Willd.
S. bungeana Fenzl.
Cerastium fontanum Baumg. *subsp. triviale* (Murb.) Jalas
C. pauciflorum Stev. ex Ser.
Sagina procumbens L.
Arenaria serpyllifolia L.
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl.
M. trinervia (L.) Clairv.
* *Viscaria vulgaris* Bernh.
Oberna behen (L.) Ikonn.
Silene nutans L.
* *S. baschkirorum* Janisch.
Coronaria flos-cuculi (L.) A. Br.
Melandrium album (Mill.) Garcke
Psammophiliella muralis (L.) Ikonn.

* *Dianthus versicolor* Fisch.
D. deltoides L.
D. barbatus L.
Saponaria officinalis L.
Scleranthus annuus L.

Amaranthaceae

Amaranthus retroflexus L.

Chenopodiaceae

Atriplex littoralis L.
A. patula L.
A. hortensis L.
A. nitens Schkuhr.
Chenopodium album L.
C. glaucum L.

Polygonaceae

Rumex acetosella L.
R. aquatilus L.
R. confertus Will.
R. crispus L.
R. maritimus L.
R. pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb.
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve
Polygonum aviculare L.
P. bistorta L.
P. scabrum L.
P. hidropiper L.
P. minus Huds.
P. alpinum L.
P. amphibium L.

Hypericaceae

Hypericum perforatum L.

Violaceae

Viola canina L.
V. montana L.
V. epipsilla Ledeb.
V. rupestris F. W. Schmidt.
V. hirta L.
V. selkirkii Pursch. ex Goldie
V. mirabilis L.
V. arvensis Murr.

Brassicaceae (Cruciferae)

Lepidium ruderale L.
Thlaspi arvense L.
Capsella bursa-pastoris (L.) Medic
Armoracia sisimbrioides (DC.) Cajand.
Rorippa palustris (L.) Bess.
Draba nemorosa L.
Cardamine pratensis L.
Cardamine amara L.
Brassica campestris L.
Barbarea vulgaris L.
Sisimbrium loeselii L.
S. officinale (L.) Scop.
Turritis glabra L.
Arabis pendula L.
Erysimum cheiranthoides L.
Descurainia sophia (L.) Webb. ex Plantl.

Salicaceae

Salix caprea L.
S. triandra L.
S. pentandra L.
S. dasyclados Vimm.
S. cinerea L.
S. viminalis L.
S. myrsinifolia Salisb.
S. myrtilloides L.
Populus tremula L.
P. balsamifera L.

Ericaceae

Ledum palustre L.
Andromeda polifolia L.
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench.
Vaccinium vitis-idaea L.
V. uliginosum L.
V. myrtillus L.
Oxycoccus palustris Pers.

Pyrolaceae

Pyrola rotundifolia L.
P. media Sw.
P. minor L.
P. virescens Schweigg.
Orthilia secunda (L.) House
Moneses uniflora (L.) A. Gray
Chinaphilla umbellata (L.) W. Barton

Primulaceae

* *Primula macrocalyx* Bge.
Androsace filiformis Retz.
A. septentrionalis L.
Naumburgia thyrsiflora (L.) DC.
Lysimachia vulgaris L.
Trientalis europaea L.

Tiliaceae

Tilia cordata Mill.

Thymeliaceae

Daphne mesereum L.

Grossulariaceae

Ribes nigrum L.

Crassulaceae

Sedum acre L.
S. purpureum (L.) Schult.

Saxifragaceae

Chrysosplenium alternifolium L.

Parnassiaceae

Parnassia palustris L.

Droseraceae

Drosera rotundifolia L.

Rosaceae

Malus baccata (L.) Borkh.
Sorbus aucuparia L.
Cotoneaster lucidus Sclecht.
C. melanocarpus Fisch. et Blytt.
Grataegus sanguinea Pall.
Rubus idaeus L.
R. saxatilis L.
R. chamaemorus L.
R. arcticus L.
Fragaria vesca L.
F. annannassa Duch.
Potentilla argentea L.
P. impolita Wahlbg.
P. anserina L.
P. erecta (L.) Raeusch.
P. norvegica L.
P. supina L.
P. humifusa Willd. ex Schlecht
Comarum palustre L.
Geum aleppicum Jacq.
G. rivale L.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
F. vulgaris Moench.
Alchemilla tubulosa Juz.
A. murbeckiana Buser
A. atrifolia Zam.
Agrimonia pilosa Ledeb.
Sanguisobra officinalis L.
Rosa rugosa Thumb.
R. acicularis Lindb.
R. cinnamomea L.
Padus avium Mill.
P. maackii (Rupr.) Kom.
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.

Fabaceae (Leguminosae)

Genista tinctoria L.
Cytisus ruthenicus Fisch. ex Woloszcz
Caragana arborescens Lam.
Melilotus albus Medik.
M. officinalis (L.) Pall.
Trifolium lupinaster L.
T. medium L.
T. montanum L.
T. pratense L.
T. spadiceum L.
T. repens L.
T. hybridum L.
Medicago sativa L.
M. lupulina L.
Astragalus danicus Retz.
Vicia cracca L.
V. sepium L.
V. sylvatica L.
Lathyrus pratensis L.
L. pisiformis L.
L. vernus Bernh.

Lythraceae

Lythrum salicaria L.

Onagraceae

Epilobium montanum L.
E. palustre L.
Chamerion angustifolium (L.) Holub.

Haloragaceae

Myriophyllum spicatum L.

Hippuridaceae

Hippurus vulgaris L.

Aceraceae

Acer negundo L.
A. ginnala Maxim.
A. tataricum L.

Geraniaceae

Geranium pratense L.
G. pseudosibiricum J. Mayer.
G. silvaticum L.
G. sibiricum L.
Erodium cicutarium (L.) L. Her.

Balsaminaceae

Impatiens noli-tangere L.

Cornaceae

Thelycrania alba L.

Apiaceae (Umbelliferae)

Bupleurum aureum Fisch.
Pastinaca sylvestris Gars.
Peucedanum palustre (L.) Moench
Heracleum sibiricum L.
Angelica sylvestris L.
Aegopodium podagraria L.
Sium latifolium L.
Pimpinella saxifraga L.
Carum carvi L.
Antriscus sylvestris (L.) Hoffm.
Cicuta virosa L.
Libanotis krylovii V. Tichonirov
Chaerophyllum prescotii DC.
Cnidium dubium (Schkuhr) Thell.
Consioselinum vaginatum Thell.

Oleaceae

Syringa vulgaris L.

Caprifoliaceae

Sambucus sibirica Nakai
Viburnum opulus L.
Linnaea borealis L.
Lonicera xylosteum L.

L. tatarica L.
L. altaica Pall.

Valerianaceae

Valeriana officinalis L.

Dipsacaceae

Succisa pratensis Moench.
Knautia arvensis (L.) Koult.

Asclepiadaceae

Vincetoxicum hirundinaria Medik

Gentianaceae

* *Gentiana barbata* Froel.
* *G. cruciata* L.
* *G. pneumonanthe* L.

Menyanthaceae

Menyanthes trifoliata L.

Rubiaceae

Galium album L.
G. boreale L.
G. uliginosum L.
G. palustre L.
G. aparine L.

Polemoniaceae

Polemonium caeruleum L.

Boraginaceae

Myosotis scorpioides L.
M. caespitosa K. F. Schultz.
M. sparsiflora Pohl.
Lappula myosotis Moench.
Pulmonaria molis H. Wolff *subsp. molissima* (A. Kerner) A. et D. Love

Scrophulariaceae

Veronica spicata L.
V. officinalis L.
V. chamaedrys L.
V. longifolia L.
Verbascum thapsus L.
Linaria vulgaris Mill.
Digitalis grandiflora L.
Scrophularia nodosa L.
Melampyrum pratense L.
Rhinanthus vernalis (Zing.)

Schichk. et Serg.

Euphrasia pectinata Ten.
Odontites vulgaris Moench.

Lentibulariaceae

Utricularia vulgaris L.

Plantaginaceae

Plantago major L.
P. media L.
P. steposa Kupr.

Lamiaceae

Lycopus europaeus L.
Mentha arvensis L.
Scutellaria galericulata L.
Dracocephalum ruischiana L.
D. thymiflorum L.
Prunella vulgaris L.
Origanum vulgare L.
Glechoma hederacea L.
Leonurus quinquelobatus L.
Lamium album L.
L. purpureum L.
Galeopsis bifida Boenn.
* *Phlomis tuberosa* L.
Betonica officinalis L.
Stachys palustris L.

Callitrichaceae

Callitriche palustris L.

Campanulaceae

Campanula glomerata L.
C. rotundifolia L.
C. rapunculoides L.
Adenophora liliifolia (L.) Bess.

Asteraceae (Compositae)

Bidens tripartita L.
B. cernua L.
Artemisia absinthium L.
A. sieversiana Willd.
A. vulgaris L.
Tanacetum vulgare L.
Chamomilla suaveolens (Pursh.) Rydb.
Cacalia hastata L.
Senecio congestus (R. Br.) DC
S. vulgaris L.
S. campester (Retz.) DC.
Filago arvensis L.
Gnaphalium uliginosum L.
G. sylvaticum L.
Antennaria dioica (L.) Gaertn.
Cirsium setosum (Willd.) M. B.
C. heterophyllum (L.) Hill.
C. vulgare (Savi) Ten.
C. oleraceum (L.) Scop.
Carduus crispus L.
Arctium tomentosum L.
A. lappa L.
Centaurea cyanus L.
C. scabiosa L.
Saussurea confroversa DC.
Tussilago farfara L.
Petasites spurius (Retz.) Rchb.
Erigeron acris L.
Solidago virgaurea L.
Inula hirta L.
I. britannica L.
Ligularia sibirica (L.) Cass.

Lecanthemum vulgare Lam.
Achillea millefolium L.
A. cartilaginea Ledeb.
Matricaria perforata Marat.
Lactuca sibirica L.
L. tatarica (L.) C. A. Mey
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.
Picris hieracioides L.
Leontodon autumnalis L.
Taraxacum officinale Wigg.
Sonchus arvensis L.
Crepis tectorum L.
Hieracium umbellatum L.
H. onegense Norrl.
H. virosum Pall.

Butomaceae

Butomus umbellatus L.

Alismataceae

Alisma plantago-aquatica L.
Sagitaria sagitifolia L.

Hydrocharitaceae

Elodea canadensis Rich.
Hydrocharis morsus — ranae L.

Juncaginaceae

Triglochin palustre *L.*

Potamogetonaceae

Potamogeton comperssus L.
P. pectinatus L.
P. filiformis Pers.
P. lucens L.

Liliaceae

Verathrum lobelianum Bernh.
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce
Paris quardrifolia L.
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt.
Lilium martagon L.

Orchidaceae

* *Malaxis monophyllos* (L.) Sw.
* *Goodiera repens* (L.) R. Br.
* *Gymnadenia conopsea (L.)* R. Br.
* *Platanthera bifolia* (L.) Rich.
* *Orchis maculata* L.
* *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo

Juncaceae

Juncus filiformis L.
J. compressus Jacq.
J. articulatus L.
J. buffonium L.
Luzula pilosa (L.) Willd.
L. pallescens Sw.

Cyperaceae

Carex acuta L.
C. digitata L.
C. montana L.
C. leporina L.
C. limosa L.
C. pallescens L.
C. curta Good.
C. rostrata Stokes
C. supina Wahlenb.
C. vaginata Tausch.
C. elata All. *subsp. omkiana* (Meinsch.) Jalas
Eriophorum vaginatum L.
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult
E. intersita Zinseri.
* *Baethryon alpinum* (L.) Egor.
Scirpus lacustris L.
S. silvaticus L.
S. radicans Schkuhr.

Poaceae (Gramineae)

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.
Elymus caninus (L.) L.
Elytrigia repens (L.) Nevski
Setaria viridis (L.) Beauv.
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud
Anthoxanthum odoratum L.
Phalaroides arundinaceae (L.) Rauschert.
Calamagrostis arundinaceae (L.) Roth.
C. purpurea (Trin.) *subsp. langsdorfii* (Link.) Tzvel.
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn.
Phleum pratense L.
P. phleoides (L.) Karnst.
Alopecurus pratensis L.
A. aequalis Sobol.
Agrostis tenuis Sibth.
A. stolonifera L.
A. gigantea Roth.
Dactylis glomerata L.
Deschampsia caespitosa (L.) Beav.
Bromopsis inermis (Leys.) Holub.
Festuca rubra L.
F. pratensis Huds.
Melica nutans L.
Glyceria maxima (C. Hartm) Holub
G. *fluitans* (L.) R. Br.
Poa supina L.
P. pratensis L.
P. angustifolia L.
P. trivialis L.
P. palustris L.
P. nemoralis L. *subsp. lapponica*

(Prokucud.) Tzvel.
Puccinelia distans (Jacq.) Parl.

Araceae

Calla palustris L.

Lemnaceae

Lemna minor L.
L. trisulca L.

Sparganiaceae

Sparganium emersum Rehm.

Typhaceae

Typha latifolia L.

---

* Виды, исчезнувшие с территории Шарташского лесопарка.

СОДЕРЖАНИЕ

Л. М. Морозова. Запасы и структура надземной фитомассы степных сообществ Южного Урала в связи с их постбищной деградацией 3
А. В. Абрамчук, П. Л. Горчаковский. Трансформация естественного суходольного луга при разных уровнях минерального питания 17
В. П. Коробейникова, Н. И. Игошева, Н. Т. Лалаян. Продуктивность высокогорных лугов Урала . . 33
Н. В. Пешкова. Экотопический предел и ценотическая регуляция уровня продуктивности разнотравно-вейниковых лугов поймы р. Хадыты (Южный Ямал) . . . 42
И. М. Скулкин. Генеративность сообществ вейника Лангсдорфа в низовьях р. Оби 49
Н. И. Андреяшкина. Продуктивность и устойчивость высокогорных сообществ Южного Урала 60
М. А. Магомедова, Н. С. Корытин, М. Г. Нифонтова, А. Ю. Ендукин. Лишайники в лесах Северного Зауралья 74
Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис, М. И. Шарафутдинов. Изучение пространственной структуры растительного покрова на основе картографической модели 82
В. Н. Зуева, Н. П. Салмина. Структура популяций лука победного и ее изменение под влиянием антропогенных факторов 89
Г. В. Троценко. Синантропизация флоры г. Лабытнанги 101
Е. А. Шурова. Флора и растительность Шарташского лесопарка 111

УДК 581.524

Запасы и структура надземной фитомассы степных сообществ Южного Урала в связи с их пастбищной деградацией. Морозова Л. М. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Запасы надземной биомассы в малонарушенных сообществах степей Губерлинского мелкосопочника составляют в среднем 0,4—0,7; 1,7 и 2,7 т/га в каменистых, настоящих и луговых степях соответственно. Структура надземной фитомассы зависит от доли участия в травостое дерновинных злаков и режима хозяйственного использования. Увеличение пастбищной нагрузки снижает запасы как надземной, так и подземной фитомассы в 3—4 раза. При этом в сообществах каменистых и настоящих степей происходят существенные изменения структуры надземной фитомассы одинакового характера.

Табл. 2. Ил. 5. Библиогр. 18 назв.

УДК 581.526.45; 581.524.34

Трансформация естественного суходольного луга при разных уровнях минерального питания. Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

В ходе четырехлетнего эксперимента прослежено влияние нарастающих доз азотных удобрений (на фоне фосфорных и калийных) на флористический состав, структуру и продуктивность естественного суходольного луга. Установлены оптимальные дозы удобрений, при которых формируется более дифференцированная и совершенная вертикальная структура травостоя, обеспечивается достаточно высокая биологическая продуктивность луга с сохранением его флористического богатства.

Табл. 4. Ил. 4. Библиогр. 9 назв.

УДК 581.524.43

Продуктивность высокогорных лугов Урала. Коробейникова В. П., Игошева Н. И., Лалаян Н. Т. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Проведен сравнительный анализ запасов надземной фитомассы основных типов лугов в высокогорьях Урала. Установлено, что в целом высокогорные луга характеризуются высокой продуктивностью, хотя размах колебаний биомассы значителен. Величина биомассы луговых сообществ определяется конкретными условиями местообитаний, а не их зональным положением.

Табл. 1. Библиогр. 20 назв.

УДК 581.55

Экотопический предел и ценотическая регуляция уровня продуктивности разнотравно-вейниковых лугов поймы р. Хадыты (Южный Ямал). Пешкова Н. В. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Проведено сравнение уровней продуктивности, соответствующих условным областям преобладания экотопического

(ОЭК) и ценотического (ОЦК) контроля. Установлено, что устойчивость уровней выше в ОЦК. Однако сами уровни на большинстве участков статистически неразличимы, а в случае достоверности различий выше продуктивность фрагментов сообщества, приуроченных к ОЦК.

Табл. 3. Библиогр. 24 назв.

УДК 581.526.45+633.274

Генеративность сообществ вейника Лангсдорфа в низовьях р. Оби. Скулкин И. М. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Рассматривается изменчивость генеративности вейниковых сообществ в 1985—1988 гг. в связи с изменением важнейших абиотических факторов, а также других признаков сообщества (плотности стеблестоя, массы побега, продуктивности и др.). Показано, что генеративность вейника во многом определяется продолжительностью затопления экотопа в предыдущий год. Рассматривается влияние плотности стеблестоя, сенокошения, внесения удобрений на генеративность. Предложены термины: «реальная генеративность», «потенциальная генеративность», «коэффициент реализации потенциальной генеративности».

Табл. 4. Ил. 1. Библиогр. 17 назв.

УДК 581.524 : 574.45

Продуктивность и устойчивость высокогорных сообществ Южного Урала. Андреяшкина Н. И. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приведены результаты экспериментального вытаптывания растительности в ряде сообществ горы Иремель. В качестве критерия их устойчивости использован уровень продукционного процесса. Устойчивое состояние уровня продуктивности определяется биологическими особенностями доминантов или в значительной степени контролируется через конкурентные взаимоотношения растений. В целом структура и продуктивность исследуемых сообществ находится под сильным воздействием экотопа.

Табл. 7. Ил. 2. Библиогр. 17 назв.

УДК 581.29+581.526

Лишайники в лесах Северного Зауралья. Магомедова М. А., Корытин Н. С., Нифонтова М. Г., Ендукин А. Ю. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Анализируется участие лишайников в сложении напочвенного растительного покрова в северотаежных сосновых, кедровых и еловых лесах восточных предгорий Северного Урала. Выявлено 40 видов лишайников. Наибольшее видовое разнообразие — в лесах, не подвергающихся антропогенным воздействиям. Обсуждается влияние выпаса, нарушений мохового покрова, рубок, пожаров на напочвенные лишайниковые синузии.

Табл. 2. Ил. 1. Библиогр. 7 назв.

УДК 581.524.43

Изучение пространственной структуры растительного покрова на основе картографической модели. Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Картографическим методом изучена пространственная структура высокогорной растительности по трансекте горы Малый Иремель. Выявленные особенности распределения растительности позволили найти объективные критерии для дифференциации растительного покрова.

Ил. 1. Библиогр. 7 назв.

УДК 581.5+581.9

Структура популяций лука победного и ее изменение под влиянием антропогенных факторов. Зуева В. Н., Салмина Н. П. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приводятся сведения о распространении и фитоценотических особенностях местообитаний лука победного на Урале. Изучены возрастные состояния его жизненного цикла. Установлено, что долговечность и устойчивость популяций связаны как с семенным, так и с вегетативным возобновлением. Однако семенное возобновление подавлено из-за превышения рекреационных и пастбищных нагрузок. Ежегодное отторжение надземной части более развитых растений приводит к снижению продуктивности вида на используемой территории.

Табл. 1. Ил. 4. Библиогр. 12 назв.

УДК 581.5+581.9 (571.121)+502.5

Синантропизация флоры г. Лабытнанги. Троценко Г. В. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Приведены данные о видовом составе, изменяющемся в связи с деятельностью человека на Севере, синантропной флоры г. Лабытнанги. Всего описано 62 вида из 20 семейств. Дана характеристика апофитам, археофитам и антропохорам. Такая структура флоры отличается от структуры флоры ненарушенных зональных местообитаний (тундры, лесотундры) и находится в стадии интенсивного формирования и обогащения.

Библиогр. 9 назв.

УДК 582.4; 581.9

Флора и растительность Шарташского лесопарка. Шурова Е. А. // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Флора лесопарка содержит свыше 400 видов сосудистых растений. За последние 80 лет на территории лесопарка исчезло около 18 видов (5 %). Наиболее сохранившаяся — восточная часть лесопарка, где встречаются сосняки-черничники и сосняки-брусничники. В южной части примыкающей к городу, сосняки деградировали до мертвопокровных.

Библиогр. 3 назв.

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендован к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО АН СССР

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Н. Р. Рабинович
Корректор Е. М. Бородулина

Сдано в набор 24.04.89. Подписано в печать 19.03.90. НС 17064. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 10. Тираж 600. Заказ 290. Цена 1 р. 50 к.

620008, Свердловск, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202.
Институт экологии растений и животных.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.