АКАДЕМИЯ
НАУК СССР
•
УРАЛЬСКИЙ
НАУЧНЫЙ
ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА и их антропогенная деградация

АКАДЕМИЯ
НАУК СССР
•
УРАЛЬСКИЙ
НАУЧНЫЙ
ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА и их антропогенная деградация

СВЕРДЛОВСК 1984

УДК 581. 524; 581.526; 582.213

Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984.

Приведены результаты работ по изучению степей, горных лугов и горных тундр Урала и Приуралья, выявлению последствий антропогенных воздействий на их состав, структуру, сезонную ритмику и продуктивность.

Сборник рассчитан на ботаников и экологов, научных работников и аспирантов.

Ответственный редактор
докт. биол. наук, профессор **П. Л. Горчаковский**

Р $\frac{21006-204(82)1254}{055(02)7}$ 16—1984

© УНЦ АН СССР, 1984

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ, З. Н. РЯБИНИНА

СТЕПИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ (УРАЛО-ИЛЕКСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ)

Еще в начале XX столетия известный почвовед и географ С. С. Неуструев [69, с. 72—73] писал: «...естественные сообщества в культурных странах давно уже уничтожены распашкой и пастьбой скота. Изначальная растительность уцелела частью в лесах, частью на неудобных местах, и трудно бывает теперь по этим отрывкам восстановить картину нетронутой природы, которая когда-то жила своей жизнью и представляла собой великую красоту... Но в Оренбургской губернии есть еще мало затронутые плугом уголки, еще кое-где разнотравная степь пестреет цветами, а ковыльные степи в Зауралье еще простираются на десятки верст. Было бы хорошо сохранить обломки этой древней растительности как памятники природы на вечные времена, ... обратив их в народные парки, ... где молодежь могла бы изучать природу по живому примеру, а не из книг, а нуждающиеся в отдыхе могли бы любоваться красотой вечной природы».

Роль заповедных территорий особенно велика в степной зоне. Их создание — практически единственное средство сохранения степной флоры и растительности. Пространства степей настолько глубоко вовлечены в цикл промышленного и агрикультурного производства, что естественных убежищ для их растительного покрова почти не остается [5, 6, 58, 59].

Растительный покров южных отрогов Уральских гор и прилегающей равнинной территории подвергся значительным изменениям под влиянием хозяйственной деятельности человека (перевод земель в сельскохозяйственное пользование, промышленное освоение территорий). Антропогенные изменения особенно сильно затронули степную растительность. В южной части Оренбургской области сохранились мало затронутые хозяйственным воздействием участки степей, включая каменистые степи, содержащие ряд эндемичных и реликтовых видов [19].

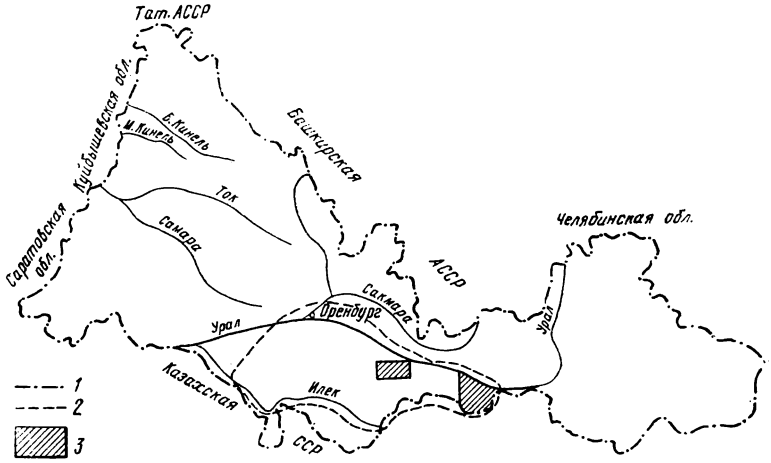

Рис. 1. Схема района исследований.
1 — граница области, *2* — обследованная территория, *3* — ключевые участки.

Эти степные сообщества имеют большое научное, эстетическое и культурно-просветительное значение.

В последнее время обсуждается предложение о создании Оренбургского степного заповедника [91]. Для обоснования такого природного резервата необходимы данные о растительности этой территории. Она прежде почти не подвергалась специальному изучению. Более или менее обстоятельно исследована растительность лишь в восточной, зауральской части Оренбургской области — в бассейнах рек Ори и Урала выше устья р. Ори [88, 92], а также на Орь-Кумакском водоразделе [37].

В соответствии с «Программой-инструкцией» [63] по организации охраны ботанических объектов нами в период с 1977 по 1980 гг. проведено геоботаническое изучение степной растительности Урало-Илекского междуречья в южной части Оренбургской области, особенно территории проектируемого заповедника, и составлена карта растительности в масштабе 1:25000. Разработана классификация степной растительности, дана характеристика состава, структуры и закономерностей распределения степных сообществ, выявлены тенденции изменения степных сообществ под влиянием антропогенных факторов (преимущественно выпас скота).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Географическое и зональное положение. Исследования проводились (рис. 1) на Предуральской возвышенности и в Южноуральско-Мугоджарских низкогорьях [87]. По природным условиям западная часть этой территории относится к степной зоне Русской равнины, а восточная — к черноземно-степной Западно-

Южноуральской провинции Новоземельско-Уральской горной страны [86, 89]. По характеру растительности изученная территория входит в Евразиатскую степную область, Казахстанскую провинцию, Заволжско-Уральскую подпровинцию, полосу типчаково-ковыльных степей [14, 15, 61, 62]; зональный тип растительности — степной. В административном отношении относится к Беляевскому, Кувандыкскому, Соль-Илецкому, Акбулакскому и Саракташскому районам Оренбургской области.

Геологическое строение, рельеф и гидрография. Исследуемый район расположен на самом юге Западно-Уральского краевого прогиба и южной части Уральской палеозойской геосинклинали Западноуральской внешней зоны складчатости[17]. К югу от этих массивов начинается область солянокупольных структур Прикаспийской впадины [87]. В строении района принимают участие горные породы нижне- и верхнесилурийской, девонской, каменноугольной, пермской и триасовой систем, которые представлены конгломератами, известняками, песчаниками, глинистыми сланцами, вулканогенными породами основного состава, кремнистыми сланцами. Более древние образования перекрыты отложениями четвертичного периода — аллювиальными, элювиально-делювиальными и делювиальными. Элювиальные и делювиальные отложения покоятся на пологих водоразделах и на склонах гор, а аллювиальные распространены по долинам рек и наиболее крупных логов [17].

Рельеф сформировался на продуктах разрушения дислоцированных пород палеозоя, прорванных крупными интрузиями основных и ультраосновных изверженных пород. Простирание толщ близко к меридиональному, основные элементы рельефа имеют такую же ориентировку [7]. Строение эрозионного рельефа находится в тесной зависимости от сопротивляемости горных пород размыву. Для областей развития эффузивно-туфогенной толщи верхнего кембрия и верхнего силура характерен пониженный рельеф с серпентинитом. Среди понижений резко выделяются пачки кремнистых сланцев и линзы вторичных кварцитов. Нередко повышенные и довольно резкие формы рельефа дают агломератовые туфы и туфобрекчии основного состава верхнесилурийского возраста. Наиболее повышенный и скальный рельеф развит в пределах распространения кремнистых сланцев сакмарской свиты и в области развития спилитово-кератофировой формации.

Западная часть района исследования представляет собой предгорные возвышенности низкогорий верхнемиоценового возраста и денудационные равнины древнеплиоценового и акчагыл-апшеронского возраста. К предгорным относится возвышенность Кармен, образование которой связано с мощными скоплениями твердых пород палеозоя. Наиболее устойчивы к денудации конгломераты верхнего триаса; местам их развития и со-

ответствуют возвышенности. Конгломераты, как правило, грубогалечные с известковым и известково-песчанистым цементом с галькой из кремнистых и метаморфических пород, переслаивающиеся с песчаниками. Абсолютные высоты здесь 300—405 м.

Восточная часть изучаемого района сильно расчленена разнопорядковыми долинами рек и представляет собой низкие горы с системой узких гряд и межгрядовых понижений [87] шириной от 1—1,5 до 2—3 км. Вершины гряд часто скальные, с крутыми склонами, на которых нередки каменные осыпи. С межгрядовыми ложбинами связаны долины многочисленных речек, ручьев и оврагов. Долины часто каньоно- и ущелеобразные, со скальными берегами (например, урочище Шимбутак), относительные превышения равны 150—250 м.

Юго-восточная часть значительно выположена и расчленена в меньшей степени. Здесь на территории урочища Актюбе находятся максимальные абсолютные отметки в пределах 380—447 м.

К местам выходов кунгурских отложений, в частности гипсов, приурочены карстовые воронки [90]. Карст развит в долинах речек Тузлук-Куль, Муелды, Бурлы и представлен воронками диаметром от 1,5—6,0 до 15—20 м и глубиной от 1,5—3 до 6—8 м. Верховье р. Тузлук-Куль представляет собой типичную карстовую долину, а оз. Кус-Куль — большую карстовую воронку до 70 м в диаметре, заполненную в настоящее время водой.

Основные водные артерии — рр. Алимбет и Айтуарка, впадающие в р. Урал; кроме того, имеется много ручьев и речек, самые крупные из которых Тузулук-Куль, Ташкак, Кара-Агач, Шимбутак, Тан-Сай. Все они относятся к среднему течению р. Урал, которая протекает здесь в широтном направлении. Реки и ручьи в разлив очень полноводны, к концу мая входят в берега, к середине лета сохраняют лишь слабый водоток [16].

Климат. В климатическом отношении изученная территория расположена в Атлантико-континентальной степной области, Восточной подобласти [4]. Согласно «Агроклиматическому районированию СССР» [94], район исследования находится в умеренном поясе степной европейской и североказахстанской засушливой зон на южных черноземах, в Заволжско-Предуральской провинции. Основные черты климата: континентальность (резкие колебания температур, жаркое сухое лето, довольно холодная зима, быстрый переход от зимы к лету, короткий, интенсивно проходящий весенний период), неустойчивость и недостаточность атмосферных осадков, сухость воздуха, интенсивность процессов испарения, частые засухи и суховеи [8]. Среднее годовое количество осадков в Беляевском районе составляет 423 мм, в Кувандыкском — 527 мм [83]. Выпадение осадков неравномерное, примерно 2/3 их приходится на теплый период времени (рис. 2).

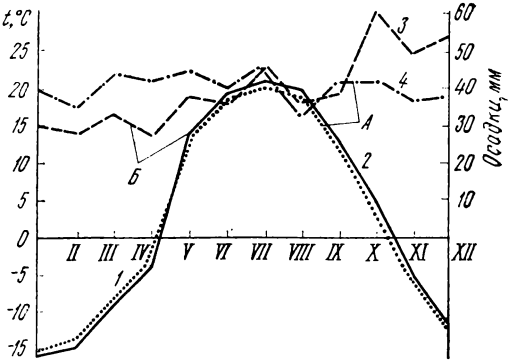

Рис. 2. Годовой ход среднемесячных показателей температур (*1*, *2*) и осадков (*3*, *4*); *А* — Кувандык, *Б* — Беляевка.

Территория характеризуется большой сухостью воздуха. Максимальный дефицит влажности (58 и 49,5 мб соответственно для Беляевского и Кувандыкского районов) приходится на период с мая по сентябрь. Температурный режим резко колеблется по сезонам года (см. рис. 2). Наиболее теплый месяц — июль, наиболее холодные — январь и февраль. Минимальные температуры, по средним многолетним данным, достигают — 44 °С.

Число дней со снежным покровом для Беляевского района равно 141, для Кувандыкского — 150. По средним многолетним данным, устойчивый снежный покров появляется в первом районе 22 ноября и держится до 8 апреля, а во втором — с 15 ноября до 10 апреля. Суровые морозные зимы и незначительный снежный покров (20—22 см) обусловливают глубокое промерзание почвы — в среднем до 150 см [83].

Особую роль в развитии растительности играют резкие понижения относительной влажности воздуха, сопровождающиеся суховеями. Наиболее опасны юго-западные суховейные ветры. В мае—июне в среднем 13—14 дней с суховеями [83].

Почвы. Согласно «Почвенно-географическому районированию СССР» [74], южная часть Оренбургской области относится к Заволжской степной провинции обыкновенных и южных черноземов, а точнее, к южной половине этой провинции с преобладанием южных черноземов (средне- и маломощных тяжелосуглинистых и глинистых). Велика доля южных черноземов, развитых на коренных породах. Особенно характерны южные карбонатные черноземы [34, 73, 75].

По данным почвенного обследования, проведенного институтом «Волгогипрозем», с учетом наблюдений авторов, здесь выделены следующие разновидности почв:

1. Черноземы южные карбонатные (глинистые, тяжело- и среднесуглинистые), средне- и маломощные. Они связаны с водораздельными плато, слабопологими и пологими склонами водоразделов. Мощность гумусового горизонта А+В у среднемощных разновидностей колеблется от 40 до 48 см, а у маломощных — от 31 до 40 см. Вскипание от HCl наблюдается с поверхности. Профиль южных карбонатных смытых черноземов отличается укороченностью гумусового горизонта (слабо-

смытых 20—35 см, среднесмытых 17—26 см). На участках, подстилаемых элювием плотных коренных пород, развиты слабо- и среднещебенчатые разновидности.

2. Черноземы южные карбонатные солонцеватые (в том числе черноземы южные карбонатные, солонцеватые слабосмытые глинистые слабощебенчатые, а также комплекс черноземов южных карбонатных солонцеватых маломощных со степными солонцами). Характерны для слабопологих и пологих волнистых склонов водоразделов. Мощность гумусового горизонта у маломощных разновидностей колеблется от 24 до 38 см, у слабосмытых — от 20 до 30 см. Вскипание от HCl наблюдается с поверхности. По механическому составу относятся к глинистым и тяжелосуглинистым.

3. Черноземы южные неполноразвитые. Широко распространены на территории Маячного участка. Развиты на вершинах и крутых склонах бугров, увалов и мелкосопочника с близким залеганием к дневной поверхности плотных коренных пород. Характерная особенность почв — скелетность, присутствие на поверхности и по профилю камня и щебня, относительно слабое проявление почвообразовательного процесса (мощность почвенного профиля не превышает 18 см). Выделяются черноземы южные неполноразвитые средне- и сильнощебенчатые и комплексы среднещебенчатых разновидностей с солонцами степными средними и мелкими солончаковыми почвами средне- и сильнощебенчатыми и среднекаменистыми с выходами горных пород от 10—25 до 25—50 %. По механическому составу относятся к тяжелосуглинистым. Наличие щебня и камня значительно повышает водопроницаемость. Атмосферные осадки, достигая слоя грубощебенчатой материнской породы, быстро уходят в подпочвенные слои и не могут быть полностью использованы корневой системой растений. Щебень и камень влияют на термические свойства почв: сильно нагреваются в жару, сильно переохлаждаются зимой. Мощность гумусового горизонта невелика, вскипания от HCl не наблюдается.

4. Солонцы степные. Встречаются отдельными контурами и в комплексе с черноземами южными карбонатными слабосмытыми, карбонатными солонцеватыми маломощными и неполноразвитыми.

Занимают повышенные элементы рельефа — бугры, увалы, их склоны, а также понижения на возвышенных участках водоразделов. Формируются в условиях пересеченного рельефа без участия грунтовых вод. По механическому составу относятся к глинистым, засоление сульфатное. Наличие в верхнем горизонте солей в большой концентрации отрицательно действует на рост и развитие растений. Здесь формируются галофитные растительные сообщества.

5. Лугово-черноземные почвы формируются в долинах ручьев и оврагов, на террасах речек и на приовражных

шлейфах. На засоленных породах отмечены их солончаковые разновидности. Для них характерно повышенное грунтовое и поверхностное увлажнение. По мощности гумусового горизонта они относятся к среднемощным (горизонт А—В 48—80 см). Вскипание от HCl наблюдается с глубины 65—90 см.

6. Дерново-луговые почвы. Характерны для пойм рек Урала, Алимбета и их притоков. Выделяются разновидности: дерново-луговые солончаковые, дерново-луговые и дерново-луговые слоистые. По механическому составу эти почвы и их солончаковые разновидности тяжелосуглинистые. Профиль почв промыт от легкорастворимых солей, у солончаковых разновидностей соли находятся на глубине 30—80 см (содержание гумуса в пойменных почвах невелико — 3,6 %).

7. Лугово-болотные почвы. Распространены по блюдцеобразным понижениям в поймах, в местах с близким залеганием грунтовых вод и временным скоплением застаивающихся на поверхности атмосферных вод. Основные признаки переувлажнения этих почв — охристо-ржавые пятна закиси железа, наличие глеевого горизонта, окрашенного в серый цвет с сизоватым оттенком. По механическому составу они тяжелосуглинистые, богаты гумусом.

8. Овражно-балочные (смыто-намытые) почвы. Развиты в днищах оврагов. Гумусовый горизонт хорошо развит, темно окрашен, структура комковато-зернистая.

9. Выходы плотных коренных пород. Представлены глыбами песчаника, известняка, кварцита, диабаза и их щебнистым элювием. Почва зачаточная примитивно-аккумулятивная.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

С целью выявления типичных участков степной и скальной растительности, менее всего пострадавших в результате хозяйственного воздействия и пригодных для выделения в качестве охраняемых объектов, было проведено предварительное рекогносцировочное обследование. В результате такого обследования разработана предварительная классификация степных растительных сообществ, выяснены общие закономерности их распределения, дана оценка степени сохранности растительных сообществ. Более детальные исследования были сосредоточены в междуречье Алимбет — Айтуарка и Урта-Буртя — Киялы-Буртя, левых притоков р. Урала. В качестве дополнительных сведений использованы очерки о кормовых угодьях и почвенные карты М 1:25000, составленные в 1960—1978 гг. институтом «Волгогипрозем», а также данные морфологических описаний почвенных разрезов и химических анализов почв.

Описание растительных сообществ проводили на пробных площадях размером 10×10 м. На каждой пробной площади

делали морфологическое описание почвы, брали образцы почв для механического и химического анализов. Учитывали полный флористический состав сообществ, обилие видов по шкале Друде, проективное покрытие, распределение на подъярусы. Пробные площади по геоботаническому описанию растительных сообществ закладывали по возможности на трансектах по экологическим рядам с таким расчетом, чтобы на каждую ассоциацию приходилось не менее 10—15 описаний.

Урожайность определяли методом укоса с площадок 2,5 м^2 в четырехкратной повторности, травы срезали на высоте 2—3 см от поверхности почвы [64, 65]. Срезанную надземную биомассу растений высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Для учета потерь при сенокосном и пастбищном использовании угодий, на основе рекомендаций И. В. Ларина [65], вводили поправочные коэффициенты. Производили разбор укосов по хозяйственно-ботаническим группам. Урожайность степных сообществ оценивали в центнерах на 1 га.

Стадии пастбищной деградации растительных сообществ изучали косвенными методами [3]. Сопоставляли серии площадок, первоначально имевших однородную растительность, но в дальнейшем в разной степени подвергшихся воздействию выпаса скота. Особое внимание уделяли изменению флористического состава и структуры растительных сообществ в ходе пастбищной деградации, внедрению синантропных видов, изменению состояния почвы. Для установления принадлежности сообществ к одному ряду деградации использовали геоморфологические, почвенные и ботанические критерии.

СТРУКТУРА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

По многим положениям классификации растительности до сих пор существуют значительные разногласия. Одна из причин этого — недостаток массового описательного материала по отдельным типам растительных сообществ в различных географических районах. Классификация степной растительности затруднена еще и тем, что объект исследования почти полностью уничтожен. В СССР наиболее принят подход к классификации растительности, разработанный В. Н. Сукачевым [84, 85]. В основу классификации положен принцип доминантов. Эти принципы приняты Е. М. Лавренко [61] при классификации степной, а А. П. Шенниковым [96] — луговой растительности. Однако, как показал опыт, формальное выделение ассоциаций по составу доминантов во многих случаях оказывается недостаточным.

На необходимость использования показательных растений-детерминантов, иногда образующих лишь единичную примесь к фону массовых растений, указывал Л. Г. Раменский [77]. При

Классификация степной растительности Урало-Илекского междуречья

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Луговые степи	Разнотравно-злаковая	Разнотравно-типчаковая	Сетчатоплодноживокостно-среднепорезниково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Libanotis intermedia+Delphinium dictyocarpum)
		Разнотравно-красивейшековыльная	Маршаллотимьяново-красивейшековыльная (Stipa pulcherrima+Thymus marschallianus)
Настоящие степи	Злаковая	Овсецово-степномятликовая	Залесскоковыльно-пустынноовсецово-степномятликовая (Poa stepposa+Helictotrichon desertorum+Stipa zalesskii) Пустынноовсецово-степномятликовая (Poa stepposa+Helictotrichon desertorum)
		Степномятликово-залесскоковыльная	Пустынноовсецово-степномятликово-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Helictotrichon desertorum) Тонконогово-степномятликово-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Koeleria cristata)
		Типчаково-залесскоковыльная	Тонконогово-типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Festuca sulcata+Koeleria cristata) Типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Fectuca sulcata) Пустынноовсецово-типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum)
		Ковылковая	Ковылковая (Stipa lessingiana)
		Пустынноовсецовая	Пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum)
		Типчаково-пустынно-овсецовая	Тонконогово-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp.sulcata+Koeleria cristata

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Настоящие степи	Злаковая	Пустынноовсецово-типчаковая	Залесскоковыльно-пустынноовсецово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum+Stipa zalesskii)
		Типчаково-тырсовая	Типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca sulcata)
		Курчавомятликово-типчаковая	Залесскоковыльно-курчавомятликово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Poa crispa+Stipa zalesskii) Курчавомятликово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Poa crispa)
		Курчавомятликовая	Курчавомятликовая (Poa crispa)
		Типчаково-курчавомятликовая	Залесскоковыльно-типчаково-курчавомятликовая (Poa crispa+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa zalesskii)
	Разнотравно-злаковая	Разнотравно-степномятликовая	Колосистоостролодочниково-степномятликовая (Poa stepposa+Oxytropis spicata) Шероховатодевясилово-залесскоковыльно-степномятликовая (Poa stepposa+Stipa zalesskii+Inula hirta) Пустынноовсецово-раскрытопрострелово-степномятликовая (Poa stepposa+Pulsatilla patens+Helictotrichon desertorum) Среднепорезниково-залесскоковыльно-степномятликовая (Poa stepposa+Stipa zalesskii+Libanotis intermedia) Душистонезабудково-степномятликовая (Poa stepposa+Myosotis suaveolens) Бледночиново-армянскополынно-степномятликовая (Poa stepposa+Artemisia armeniaca+Lathyrus pallescens)
		Разнотравно-залесскоковыльная	Маршаллотимьяново-степномятликово-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Thymus marschallianus)

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Настоящие степи	Разнотравно-злаковая	Разнотравно-ковылковая	Простертолапчатково-пустынноовсецово-ковылковая (Stipa lessingiana+Helictotrichon desertorum+Potentilla humifusa)
		То же, галофитный вариант	Мохнатогрудницево-ковылковая (Stipa lessingiana+Linosyris villosa) Белополынно-ковылковая (Stipa lessingiana+Artemisia lercheana)
		Разнотравно-типчаково-ковылковая	Узколепестногвоздично-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp.sulcata+Dianthus leptopetalus) Многоцветковоюринеево-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp.sulcata+Jurinea multiflora) Яйцеплодноастрагалово-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Astragalus testiculatus) Австрийскополынно-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca) Русскоподмаренниково-румынсколюцерново-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Medicago romanica+Galium ruthenicum)
		То же, галофитный вариант	Белополынно-мохнатогрудницево-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa+Artemisia lercheana)
		Разнотравно-ковылково-типчаковая	Русскоподмаренниково-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Galium ruthenicum) Австрийскополынно-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Artemisia austriaca)

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Настоящие степи	Разнотравно-злаковая	Разнотравно-ковылково-типчаковая, галофитный вариант	Белополынно-грудницево-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Linosyris villosa+Artemisia lercheana)
		Разнотравно-типчаковая	Мохнатогрудницево-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa) Тонконогово-мохнатогрудницево-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa+Koeleria cristata)
		То же, галофитный вариант	Белополынно-тырсово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp.sulcata+Stipa capillata+Artemisia lercheana) Белополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp.sulcata+Artemisia lercheana)
		Разнотравно-пустынноовсецовая	Степношалфеево-залесскоковыльно-пустынноовсецовая (Helictotrichon dessertorum+Stipa zalesskii+Salvia stepposa) Морковниково-тонконогово-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Koeleria cristata+Silaum silaus) Мохнатогрудницево-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa) Раскрытопрострелово-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Pulsatilla patens)
		Разнотравно-тырсовая, галофитный вариант	Белополынно-тырсовая (Stipa lessingiana+Artemisia lercheana) Белополынно-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia lercheana)
		Разнотравно-курчавомятликовая	Австрийскополынно-типчаково-курчавомятликовая (Poa crispa+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca) Тысячелистниково-австрийскополынно-курчавомятликовая (Poa crispa+Artemisia austriaca+Achillea nobilis)

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
	Злаково-разнотравная	Типчаково-мохнатогрудницевая	Типчаково-мохнатогрудницевая (Linosyris villosa+Festuca valesiaca subsp. sulcata)
		Типчаково-татарскогрудницевая	Типчаково-татарскогрудницевая (Lino syris villosa+Festuca valesiaca subsp. sulcata)
		Мохнатогрудницевая	Мохнатогрудницевая (Linosyris villosa)
		Татарскогрудницевая	Татарскогрудницевая (Linosyris tatarica)
	Разнотравная	Песчанорогачевая	Песчанорогачевая (Ceratocarpus arenarius)
		Туркестанскобурачковая	Туркестанскобурачковая (Alyssum turkestanicum)
		Изеневая	Изеневая (Kochia prostrata)
Каменистые степи	Петрофитноразнотравная	Петрофитноразнотравно-мордовниковая	Мохнатогрудницево-мордовниковая (Echinops ritro+Linosyris villosa)
		Петрофитноразнотравно-солянковиднополынная	Мордовниково-солянковиднополынная (Echinops ritro+Artemisia salsoloides)
		Петрофитноразнотравно-остролодочниковая	Алтайскольнянково-яркоцветково-остролодочниковая (Oxytropis floribunda+Linaria altaica)
		Петрофитноразнотравно-горноколосниковая	Эфедрово-колючегорноколосниковая (Orostachis spinosa+Ephedra distachya)
		Петрофитноразнотравно-астрагаловая	Патренокачимово-гельмоастрагаловая (Astragalus helmii+Gypsophila patrinii)

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Каменистые степи	Петрофитноразнотравная	Петрофитноразнотравно-стеригмовая	Клаусиево-стеригмовая (Sterigmostemum tomentosum+Clausia aprica)
		Петрофитноразнотравно-белополынная	Стеригмово-белополынная (Artemisia lercheana+Sterigmostemum tomentosum)
	Петрофитноразнотравно-злаковая	Петрофитноразнотравно-инееватопырейная	Мордовниково-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Echinops ritro) Пижмово-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Tanacetum achillefolium) Губерлинскотимьяново-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Thymus guberlinensis) Оносмово-тырсово-инееватопырейная (Elytriga pruinifera+Stipa capillata+Onosma simplicissimum) Грудницево-типчаково-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa)
		Петрофитноразнотравно-тырсовая	Мордовниково-тырсовая (Stipa capillata+Echinops ritro) Крымскоастрагалово-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Astragalus tataricus) Австрийскополынно-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca)
		Петрофитноразнотравно-пустынноовсецовая	Исетскоскабиозово-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Scabiosa isetensis) Мордовниково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Echinops ritro)
		Петрофитноразнотравно-типчаковая	Мордовниково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Echinops ritro)

Продолжение таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Каменистые степи	Петрофитноразнотравно-злаковая	Петрофитноразнотравно-типчаковая	Эфедрово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Ephedra distachya) Эфедрово-иневатопырейно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Elytrigia pruinifera+Ephedra distachya) Простертолапчатково-пустынноовсецово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum) Курчавомятликово-австрийскополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca+Poa crispa) Австрийскополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa capillata+Artemisia austriaca) Австрийскополынно-тырсово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa capillata+Artemisia austriaca)
		Петрофитноразнотравно-ковылково-типчаковая	Мохнатогрудницево-маршалловасильково-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Centaurea marschalliana+Linosyris villosa) Тонконогово-козельцово-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Scorzonera austriaca+Koeleria cristata)
		Петрофитноразнотравно-ковылковая	Мордовниково-ковылковая (Stipa lessingiana+Echinops ritro) Извилистобурачково-иневатопырейно-ковылковая (Stipa lessingiana+Elytrigia pruinifera+Alyssum tortuosum)
		Петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковая	Уральскогвоздично-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Dianthus uralensis) Прутьевидноастрагалово-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Astragalus varium) Мордовниково-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Echinops ritro)

Окончание таблицы

Подтип растительности	Группа формаций	Формация	Ассоциация
Каменистые степи	Петрофитноразнотравно-злаковая	Петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковая	Исетскоскабиозово-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Scabiosa isetensis) Солянковиднополынно-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata) Серогерескеново-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Eurotia ceratoides)

выделении ассоциации и единиц более высокого ранга в настоящее время используются некоторые методические приемы, разработанные школой Браун-Бланке, при этом принимаются во внимание «верные», «характерные» и «индикаторные» виды [27, 37, 41, 68].

В результате геоботанического изучения степной растительности на территории Урало-Илекского междуречья нами составлена классификация (см. таблицу), в основу которой положены принципы классификации Е. М. Лавренко [61, 62] с некоторыми дополнениями и изменениями. Вслед за Е. М. Лавренко мы выделяем подтипы луговых и настоящих степей. Кроме того, выделен самостоятельный подтип каменистых степей (в отличие от Е. М. Лавренко, который трактует каменистые степи как петрофитные варианты настоящих степей).

Особенность исследуемой территории состоит в том, что часть ее находится в пределах южной оконечности Уральской горной страны с мелкосопочным характером рельефа. С конца третичного периода территория находится в условиях континентального режима, развивается под влиянием процессов денудации и эрозии [66, 67], что оказало значительное воздействие на рельеф и растительный покров. Здесь нередко встречаются участки с выходом горных пород, крутыми каменистыми склонами и щебнистыми осыпями.

Растительность подобных местообитаний, отличающаяся рядом специфических черт, интересовала многих ботаников [2, 18, 22, 23, 37, 41, 43, 50, 52—55, 60, 62, 78, 81, 88]. С. И. Коржинский [49,50] отмечает, что каменистые степи отличаются от других степей общим обликом, составом и, может быть, происхождением своих представителей. Для уточнения классификационного положения каменистых степей он считал необходимым проведение более детальных исследований в Оренбургской губернии.

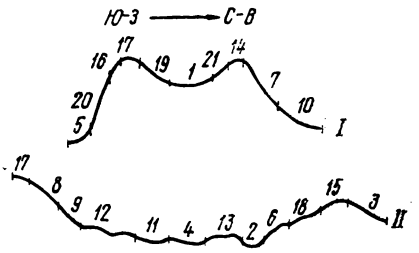

Рис. 3. Распределение степной растительности на гряде в урочище Кара-Агач (*I*) и в межгрядовой долине близ пос. Маяк (*II*).

Степи луговые: *1* — сетчатоплодноживокостно-среднепорезниково-типчаковая; *2* — маршаллотимьяново - красивейшековыльная; настоящие: *3* — пустынноовсецово-степномятликово-красноватоковыльная; *4* — тонконогово - типчаково - красноватоковыльная; *5* — типчаково-красноватоковыльная; *6* — ковылковая; *7* — пустынноовсецовая; *8* — пустынноовсецово-раскрытопростерелово-степномятликовая; *9* — среднепорезниково-красноватоковыльно-степномятликовая; *10* — маршаллотимьяново-степномятликово-красноватоковыльная; *11* — русскоподмаренниково-румынсколюцерново-типчаково-ковылковая; *12* — белополынно-грудницево-типчаковая; *13* — типчаково-мохнатогрудницевая; *14* — алтайскоольнянково-яркоцветковоостролодочниковая; *15* — гельмоастрагалово-колючегорноколосниковая; *16* — губерлинскотимьяново-иневатопырейная; *17* — эфедрово-типчаковая; *18* — мордовниково-ковылковая; *19* — уральскогвоздично-типчаково-ковылковая; *20* — мордовниково-типчаково-ковылковая; *21* — солянковиднополынно-типчаково-ковылковая.

Возведение каменистых степей в ранг особого подтипа обусловлено своеобразием и самобытностью их флоры (присутствие скально-горностепных уральских эндемиков и гипоэндемиков, многочисленных петрофитов), значительной ролью полукустарничков в сложении растительных сообществ, разреженностью травостоя (проективное покрытие 10—20%, редко 50—60%), лабильностью состава и структуры, вызванной интенсивной водной эрозией почвы. Каменистые степи — наиболее древняя категория степной растительности, сформировавшаяся в третичное время в горах и на предгорьях, когда условия существования степей на равнинах были мало благоприятными (ледниковые, плювиальные эпохи, периоды интенсивного облесения). Они служат резерватами степной флоры и, в отличие от луговых и настоящих степей, содержат в составе наибольший процент эндемичных и реликтовых видов [19].

Группы формаций выделены по преобладанию или соотношению основных групп жизненных форм (злаки, разнотравье). В таких полидоминантных сообществах, как степные, выделение формаций и ассоциаций по доминированию тех или иных видов затруднено. Формальное использование этого принципа иногда приводит к абсурду. Поэтому за основу выделения формаций брали устойчивые сочетания доминантов и кодоминантов (а иногда — доминантов и сопутствующего им разнотравья).

Ассоциации устанавливали по составу доминантов, кодоминантов и индикаторных видов (детерминантов по Л. Г. Раменскому [76]). Например, на каменистых склонах степных холмов в типчаково-ковылковых степях *Dianthus uralensis* встречается с небольшим обилием (sol.), однако ее присутствие в данной ассоциации характерно, поэтому в название ассоциации наряду с доминантами включен и индикаторный вид *Dianthus uralensis*.

Всего выделено и описано семь групп формаций, 43 формации и 90 ассоциаций степей.

Закономерности распределения степных сообществ по рельефу можно проследить на профилях (рис. 3). Первый из них пересекает с юго-запада на северо-восток высокую гряду в районе урочища Кара-Агач, второй проходит с юго-запада на северо-восток через широкую межгрядовую долину в районе пос. Маячного. Участки луговой степи встречаются лишь на седловинах и в наиболее низких местах межгрядовых долин, где накапливается мелкозем. Настоящие степи развиты в межгрядовых понижениях, на северо-восточных склонах холмов и у подножия склонов, а их галофитные варианты — на шлейфах склонов (места повышенной концентрации растворимых солей в почве). Каменистые степи связаны с эродированными крутыми южными, юго-западными и юго-восточными склонами и вершинами гряд.

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТЕПЕЙ

ЛУГОВЫЕ СТЕПИ

Согласно Е. М. Лавренко [61, 62], луговые степи — это сообщества травянистых многолетних эуксерофильных и мезоксерофильных растений с постоянной значительной примесью мезофильных и ксеромезофильных травянистых многолетников. Синузии однолетних растений и лишайников, а отчасти и эфемероидов отсутствуют или выражены слабо. Полукустарники почти полностью отсутствуют. На территории исследования луговые степи занимают незначительные площади, не являясь зональными, связаны с особенностями мелкосопочного рельефа: малейшее понижение рельефа, ложбинка, где дольше застаиваются талые воды и создаются более благоприятные условия для выщелачивания почвы, способствуют формированию ассоциаций, характерных для следующей, лежащей к северу подзоны. Эту закономерность отмечали Б. А. Федченко и Н. Ф. Гончаров [88].

Группа формаций — злаковые степи

Формация разнотравно-типчаковая

Разнотравно-типчаковые степи встречаются в понижениях, на покатых склонах (3—7°), на пологих подножиях склонов северных экспозиций. Почвы — черноземы южные слабосмытые тяжелосуглинистые. Для разнотравно-типчаковых степей характерны проективное покрытие 80—90 %, сложная структура травостоя с большим количеством разнотравья и постоянной примесью корневищных злаков. Наибольшая фитоценотическая роль принадлежит лугово-степным ксеромезофильным видам.

Ассоциация сетчатоплодноживокостно-среднепорезниково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Libanotis intermedia+Delphinium dictyocarpum). Зарегистрировано 87 видов растений. В сложении травостоя принимают участие: сор.$_3$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, сор.$_1$ — *Libanotis intermedia*, *Poa stepposa*, *Calamagrostis epigeios*, sp.— *Thymus marschallianus*, *Bromopsis intermis*, *Astragalus onobrychis*, *Campanula ranunculoides*, *Eryngium planum*, *Hieracium caespitosum*. Обязательно участие sol.— *Delphinium dictyocarpum*.

Формация разнотравно-красивейшековыльная

Ассоциация маршаллотимьяново-красивейшековыльная (Stipa pulcherrima+Thymus marschallianus). Одна из широко распространенных ассоциаций. Характерна только для самых низких ложбин на межбугровых долинах. Встречается редко, отдельными небольшими участками. Почвы — черноземы южные маломощные тяжелосуглинистые. Зарегистрировано 57 видов растений. Доминирует сор.$_2$-сор.$_3$ — *Stipa pulcherrima*, значительную примесь образуют sp.— *Thymus marschallianus*, *Stellaria graminea*, *Nepeta ucrainica*, *Salvia tesquicola*, *Myosotis suaveolens*, *Stipa zalesskii*, *Poa stepposa*, *Fragaria viridis*, *Eremogone longifolia*. Проективное покрытие 80—100 %. Ведущая фитоценотическая роль принадлежит плотнокрупнодерновинному злаку *Stipa pulcherrima*. В разнотравье преобладают многолетние длительновегетирующие растения, в основном мезоксерофиты и ксеромезофиты.

НАСТОЯЩИЕ СТЕПИ

Под настоящими степями нами понимаются сообщества с доминирующей ролью травянистых многолетних евксерофильных и евриксерофильных растений, главным образом узколистных дерновинных злаков с примесью степного и лугово-степного разнотравья [61, 62]. Вопросами изучения настоящих степей на территории Предуралья, Зауралья и прилегающих районов Северного Казахстана занимались многие исследователи [19, 22, 26, 35, 37, 38, 41, 54, 79, 80, 88, 92, 93].

Группа формаций — злаковые степи

Формация овсецово-степномятликовая

Ассоциация залесскоковыльно-пустынноовсецово-степномятликовая (Poa stepposa+Helictotrichon desertorum+Stipa zalesskii) характерна для нижней части пологих склонов с щебневатыми почвами. Общее проективное

покрытие 50—65 %. Основу травостоя образуют: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zalesskii*, sol.— sp.— *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens*, *Oxytropis spicata*, *Anemone sylvestris*, *Hieracium virosum*.

Ассоциация пустынноовсецово-степномятликовая (Poa stepposa+Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp. sulcata) занимает средние части склонов северо-восточной экспозиции и западные склоны (30°). Почвы — черноземы южные карбонатные среднесмытые щебнистые. Общее проективное покрытие 40—60 %. В растительном покрове преобладают: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum*, sol.— sp.— *Stipa zalesskii*, *Thymus marschallianus*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Helichrysum arenarium*.

Формация степномятликово-залесскоковыльная

Ассоциация пустынноовсецово-степномятликово-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Helictotrichon desertorum) характерна для теневых склонов (10—20°) бугров средней величины. Почвы — черноземы южные карбонатные среднесмытые тяжелосуглинистые щебневатые. В ассоциации зарегистрировано 72 вида растений. Общее покрытие 60—70 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa zalesskii*, кодоминанты — сор.$_1$ — *Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*. В ассоциации выделяется ярус кустарников, состоящий из *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*. Обильно представлены: sp.— *Artemisia marschalliana*, *Festuca sulcata*, *Anemone sylvestris*, *Artemisia austriaca*, *Phleum phleoides*, *Linosyris villosa*, *Myosotis suaveolens*, *Campanula wolgensis*.

Ассоциация тонконогово-степномятликово-красноватоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Koeleria cristata+Thymus marschallianus). Распространена на покатых склонах северной экспозиции (7—15°) в нижней и средней частях. Почвы — черноземы южные карбонатные среднесмытые тяжелосуглинистые. В ассоциации зарегистрировано 58 видов растений. Общее проективное покрытие 50—60 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa zalesskii*, кодоминанты: сор.$_1$-сор.$_2$ — *Poa stepposa*, sp.-сор.$_1$ — *Koeleria cristata*, *Thymus marschallianus*. Кроме того, встречаются sol.— *Stipa lessingiana*, *Artemisia dracunculus*, *Adonis wolgensis*, *Scorzonera stricta*, *Medicago romanica*, *Linosyris villosa*, *Inula hirta*. Выделяется ярус кустарников, составленный *Amygdalus nana*, *Caragana frutex*.

Формация типчаково-залесскоковыльная

Ассоциация тонконогово-типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Festuca sulcata+Koeleria cristata. Эта ассоциация встречается довольно часто, она харак-

терна для понижений в межгрядовых долинах. Почвы — черноземы южные карбонатные маломощные щебневатые глинистые. В ассоциации зарегистрировано 39 видов растений. Общее проективное покрытие 50—70 %. Доминирует сор.$_2$-сор.$_3$ — *Stipa zalesskii*, кодоминанты: сор.$_1$-сор.$_2$ — *Koeleria cristata*, sp.-сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*. К ним примешиваются sp.— *Helictotrichon desertorum*, *Astragalus macropus*, *Centaurea marschalliana*, *Dianthus andrzejowskianus*.

Ассоциация типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Festuca valesiaca subsp. sulcata). Данная ассоциация отмечена во многих местах, характерна для подножий крутых склонов разных экспозиций, с углом наклона 25—30°. Зарегистрировано 44 вида растений. Общее проективное покрытие 40—50 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa zalesskii*, кодоминант сор.$_1$-сор.$_2$ — *Festuca vabesiaca* ssp. *sulcata*. Обильны sp.— *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon desertorum*, *Salvia stepposa*, *Thymus marschallianus*, *Galium ruthenicum*, *Artemisia armeniaca*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Verbascum phoeniceum*, *Falcaria sioides*, *Linosyris villosa*.

Ассоциация пустынноовсецово-типчаково-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum). Характерна для нижней трети крутых склонов теневых экспозиций с черноземами южными неполноразвитыми слабощебенчатыми. Зарегистрировано 37 видов растений. Общее проективное покрытие 35—50 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa zalesskii*, кодоминанты: сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum*, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.— *Phleum phleoides*, *Pulsatilla patens*, *Koeleria cristata*, *Libanotis intermedia*, *Viola ambigua*, *Galium ruthenicum*, *Nepeta ucrainicum*, *Thymus marschallianus*, *Potentilla humifusa*.

Увеличение выпаса сказывается на видовом составе ассоциаций, приводит к выпадению из травостоя *Stipa zalesskii*, *Helictotrichon desertorum* и увеличению обилия *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, а затем *Stipa capillata*.

Формация ковылковая

Характерна для небольших бугров на склонах и привершинных участков южной и юго-западной экспозиций, с углом наклона 10—15°, на почвах черноземах южных карбонатных среднесмытых щебенчатых тяжелосуглинистых (небольшие бугры на шлейфах).

Ассоциация ковылковая (Stipa lessingiana). Безраздельное господство в этой ассоциации принадлежит эвксерофильному плотнокрупнодерновинному злаку *Stipa lessingiana*. Всего зарегистрирован 51 вид растений. Общее проективное покрытие 40—55 %, в основном приходящееся на долю доминанта сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*. Остальные виды присутству-

ют единично (sol.), из них наиболее характерны *Linosyris villosa, Astragalus testiculatus, Elaeostica lutea, Tulipa schrenkii, Eremogone koriniana, Echinops ritro, Koeleria cristata, Ephedra distachya, Artemisia marschalliana, Scorzonera stricta, Artemisia lercheana, Galium octonarium, Meniocus linifolius.*

Формация пустынноовсецовая

Ассоциация пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum) характерна для северо-западных склонов холмов (20—25°) высотой 310—340 м. Почвы — преимущественно черноземы южные карбонатные щебневатые тяжелосуглинистые. Зарегистрировано 46 видов растений. Общее проективное покрытие 40 %. Доминирует $cop._2$-cop_3 — *Helictotrichon desertorum.* Часто присутствуют sol.— *Koeleria cristata, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Poa stepposa, Libanotis intermedia, Stipa zalesskii, S. lessingiana, Galium ruthenicum, Onosma simplicissimum.*

Формация типчаково-овсецовая

Ассоциация тонконогово-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Koeleria cristata+Festuca valesiaca subsp. sulcata) характерна для северных пологих склонов (10—15°) на возвышенности Кармен. Почвы — черноземы южные карбонатные среднесмытые. Зарегистрировано 27 видов растений. Общее проектное покрытие 70 %. Доминирует $cop._2$ — *Helictotrichon desertorum*, кодоминанты $cop._1$ — *Koeleria cristata, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.* Наиболее обычны sol.-sp.— *Libanotis intermedia, Astragalus cornutus, Phleum phleoides, Thymus marschallianus, Onosma simplicissimum.*

Формация пустынноовсецово-типчаковая

Ассоциация залесскоковыльно-пустынноовсецово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum+Stipa zalesskii) распространена на склонах небольших бугров, у подножия высоких бугров. Почвы — черноземы южные карбонатные маломощные щебенчатые. Общее проективное покрытие 50—70 %. Зарегистрировано 36 видов растений. Основу травостоя образуют: $cop._1$-$cop._2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, $cop._1$ — *Helictotrichon desertorum*, sp.-$cop._1$ — *Stipa zalesskii*, sol.-sp.— *Eremogone koriniana, Onosma simplicissimum, Koeleria cristata, Phleum phleoides, Galium ruthenicum, Potentilla humifusa, Veronica incana, Sedum telephium.*

Формация типчаково-тырсовая

Ассоциация типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata) характерна для волнистых межбугровых долин, окраин березовых колков, террас рек Алимбета и Айтуарки на почвах черноземах южных террасовых и лугово-черноземных среднемощных тяжелосуглинистых. Общее проективное покрытие 60—65 %. Основной фон образуют: cop.$_2$ — *Stipa capillata*, cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*. К ним примешиваются sol.-sp.— *Galium verum*, *Artemisia dracunculus*, *Salvia tesquicola*, *Filipendula vulgaris*, *Eremogone longifolia*, *Falcaria vulgaris*, *Senecio jacobaea*.

Формация курчавомятликово-типчаковая

Ассоциация залесскоковыльно-курчавомятликово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Poa crispa+Stipa zalesskii) характерна для депрессий и межгрядовых долин с тяжелосуглинистыми южными черноземами. Общее проективное покрытие 50—55 %. Преобладающие виды: cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, cop.$_1$ — *Poa crispa*, sp.-cop.$_1$ — *Stipa zalesskii*, sp.-sol.— *Salvia stepposa*, *Achillea nobilis*, *Artemisia austriaca*.

Ассоциация курчавомятликово-типчаковая Festuca valesiaca subsp. sulcata+Poa crispa) характерна для долин в урочище Кармен. Почвы — черноземы южные карбонатные щебневатые тяжелосуглинистые. Общее проективное покрытие 45—50 %. В травостое обычны: cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-cop.$_1$ — *Poa crispa*, sol.-sp.— *Artemisia austriaca*, *Potentilla bifurca*, *Astragalus testiculatus*.

Формация курчавомятликовая

Ассоциация курчавомятликовая (Poa crispa) характерна для широкой межгрядовой долины в урочище Кармен с черноземами южными тяжелосуглинистыми. Общее проективное покрытие 55—60 %. Основная фитоценотическая роль принадлежит cop.$_2$ — *Proa crispa*, незначительна примесь с обилием sol.-sp. *Tulipa schrenkii, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*.

Формация типчаково-курчавомятликовая

Ассоциация залесскоковыльно-типчаково-курчавомятликовая (Poa crispa+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa zalesskii) характерна для понижений в межгрядовых долинах урочища Кармен с южными тяжелосуглинистыми черноземами. Общее проективное покрытие 50—60 %. Основу травостоя образуют: cop.$_2$ — *Poa crispa*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Stipa zalesskii*, sol.-sp.— *Galium*

ruthenicum, Verbascum phoeniceum, Potentilla humifusa, Achillea nobilis, Artemisia austriaca.

Группа формаций — разнотравно-злаковые степи

Формация разнотравно-степномятликовая

Характерна для крутых галечных и покатых северных склонов возвышенности Кармен со щебнистыми почвами. Доминирует сор.$_2$-сор.$_3$ — *Poa stepposa*, кодоминантами выступают на более крутых и галечных склонах сор.$_1$ — *Allium globosum, Helictotrichon desertorum*, на пологих менее щебнистых склонах — *Pulsatilla patens, Oxytropis spicata.* Общее проективное покрытие 40—80 %. Основную фитоценотическую роль играют длительновегетирующие рыхло- и плотнодерновинные злаки *Poa stepposa, Helictotrichon desertorum, Koeleria cristata, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.* Большую роль играют многолетние травянистые растения *Galium ruthenicum, Sedum telephium, Dianthus andrzejowskianus, Oxytropis spicata, Medicago romanica, Hieracium virosum, Onosma simplicissimum, Potentilla humifusa, Pedicularis comosa, Veronica incana.*

Ассоциация колосистоостролодочниково-степномятликовая (Poa stepposa+Oxytropis spicata). Встречается довольно редко, занимает северные крутые склоны (30—35°) с малоразвитыми галечными почвами. Общее проективное покрытие 45—50 %. В сложении травостоя принимают участие: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Oxytropis spicata*, sol.-sp.— *Onosma simplicissimum, Allium decipiens, Centaurea ruthenica, Sedum telephium, Dianthus andrzejowskianus, Hieracium virosum, Potentilla humifusa.*

Ассоциация шероховатодевясилово-залесскоковыльно-степномятликовая (Poa stepposa+Stipa zalesskii+Inula hirta), как и предыдущая, встречается лишь изредка, занимает нижние части северных пологих склонов. Общее проективное покрытие 70—80 %. Основной фон образует: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Stipa zalesskii*, sp.-сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum, Inula hirta*, к ним примешиваются sol.-sp.— *Koeleria cristata, Phleum phleoides, Oxytropis spicata, Scorzonera purpurea, Phlomis tuberosa.*

Ассоциация пустынноовсецово-раскрытопрострелово-степномятликовая (Poa stepposa+Pulsatilla patens+Helictotrichon desertorum). Встречается преимущественно на возвышенности Кармен, на пологих северных склонах (10°). Характерна для нижней части склона. Общее проективное покрытие 80—95 %. В растительном покрове преобладают: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Pulsatilla patens, Helictotrichon desertorum*, sol.-sp.— *Eremogone longifolia, Dianthus andrzejowskianus, Hieracium virosum, Stipa pulcherrima.*

Ассоциация среднепорезниково-залесскоковыльно-степномятликовая (Poa stepposa+Stipa zalesskii+Libanotis intermedia) занимает нижние части теневых склонов с почвами слабосмытыми, щебневатыми. Общее проективное покрытие 60—70 %. Основу травостоя образуют: сор.$_2$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Stipa zalesskii*, sp.— *Libanotis intermedia*, sol.-sp.— *Helictotrichon desertorum*, *Pulsatilla patens*, *Phleum phleoides*, *Galatella angustifolia*, *Hieracium caespitosum*, *Artemisia austriaca*.

Ассоциация душистонезабудково-степномятликовая (Poa stepposa+Myosotis suaveolens). Отмечена небольшими участками, характерна для ложбин на склонах разной экспозиции. Общее проективное покрытие 90—100 %. В травостое обычны: сор.$_2$-сор.$_3$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Myosotis suaveolens*, sol.-sp.— *Phleum phleoides*, *Anemone silvestris*, *Thymus marschallianus*, *Cherophyllum bulbosum*, *Dracocephalum ruischianum*, *Fritillaria ruthenica*, *Lathyrus pallescens*.

Ассоциация бледночиново-армянскополынно-степномятликовая (Poa stepposa+Artemisia armeniaca+Lathyrus pallescens) характерна для закустаренных лощин на склонах возвышенности Кармен с углом наклона 5—10°. Общее проективное покрытие 95 %. Преобладающие виды: сор.$_3$ — *Poa stepposa*, сор.$_1$ — *Artemisia armeniaca*, *Lathyrus palescens*, sol.-sp.— *Myosotis suaveolens*, *Thymus marschallianus*, *Galium verum*.

Формация разнотравно-залесскоковыльная

Ассоциация маршаллотимьяново-степномятликово-залесскоковыльная (Stipa zalesskii+Poa stepposa+Thymus marschallianus). Эта довольно обычная ассоциация характерна для нижней трети высоких бугров северной и северо-восточной экспозиций, с повышенным увлажнением за счет стекающих вод. Зарегистрировано 50 видов растений. Общее проективное покрытие 80—90 %. Доминирует сор.$_2$-сор.$_3$ — *Stipa zalesskii*, кодоминирует сор.$_1$-сор.$_2$ — *Poa stepposa*. Наиболее обычны sol.-sp.— *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Thymus marschallianus*, *Anemone silvestris*, *Pulsatilla patens*, *Hieracium caespitosum*, *Inula hirta*, *Onobrychis tanaitica*, *Galium verum*, *Vicia cracca*.

В ассоциации выделяется ярус кустарников, составленный *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Caragana frutex*, *Lonicera tatarica*.

Формация разнотравно-ковылковая

Ассоциации разнотравно-ковылковых степей встречаются фрагментами на почвах с засолением и щебнистостью на склонах бугров и шлейфах.

Ассоциация простертолапчатково-пустынно-овсецово-ковылковая (Stipa lessingiana+Helictotrichon desertorum+Potentilla humifusa) распространена на склонах 10—15°, преимущественно восточной экспозиции, с черноземами южными карбонатными среднесмытыми. щебенчатыми. Зарегистрировано 48 видов растений. Общее проективное покрытие 60—70 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa zalesskii*, кодоминантом выступает сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum*. Кроме того, в сложении травостоя принимают участие sol.-sp. *Salvia stepposa, Verbascum phoeniceum, Potentilla humifusa, Astragalus testiculatus, Veronica incana, Adonis wolgensis, Astragalus macropus, Libanotis intermedia, Fritillaria ruthenica, Myosotis suaveolens, Pulsatilla patens, Stipa zalesskii.*

Ассоциация мохнатогрудницево-ковылковая (Stipa lessingiana+Linosyris villosa) характерна для округлых вершин небольших бугров, широких межбугровых долин с черноземами южными карбонатными солонцеватыми слабощебневатыми глинистыми. Зарегистрировано 50 видов растений. Общее проективное покрытие 45—50 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант сор.$_1$ — *Linosyris villosa*. Характерно присутствие растений, часто встречающихся на засоленых почвах: *Artemisia lercheana, Serratula cardunculus*, а также петрофитов *Scorzonera austriaca, Androsace turczaninovii*, встречающихся единично, с обилием sol. Встречается кустарник sol.— *Spiraea hypericifolia.*

Ассоциация белополынно-ковылковая (Stipa lessingiana+Artemisia lercheana) располагается фрагментами на склонах холмов со смытыми солонцеватыми почвами. Ассоциация насчитывает 29 видов. Общее проективное покрытие 25—35 %. Доминирует сор.$_1$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант sp.-сор.$_1$ — *Artemisia lercheana*, sp.— *Tanacetum achilleifolium, Astragalus macropus, Palimbia salsa, Ferula caspica, Galatella angustifolia, G. divaricata.*

Формация разнотравно-типчаково-ковылковая

Распространена на всей территории исследований, занимает широкие межбугровые долины и склоны бугров средней величины. Почвы — черноземы южные карбонатные среднесмытые, часто щебенчатые. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант сор.$_1$-сор.$_2$ — *Festuca sulcata*. Характерны растения-детерминанты *Dianthus leptopetala, Linosyris villosa, Medicago romanica.*

Чаще всего в травостое выделяется три подъяруса: I — *Stipa lessingiana, Koeleria cristata* (40—50 см); II — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Dianthus leptopetalus* (до 30 см); III — *Linosyris villosa, Artemisia austriaca, Astragalus testiculatus* (10—15 см).

Ассоциация узколепестногвоздично-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Dianthus leptopetalus). Занимает широкие межбугровые долины, более выровненные их участки с черноземами южными карбонатными слабо- и среднесмытыми, иногда слабощебенчатыми тяжелосуглинистыми. Ширина долин до 1 км, уклон около 1—3°, абсолютная высота 220—300 м над ур. м. Смыв поверхности 3—5 %. Ассоциация насчитывает 73 вида. Общее проективное покрытие 45—55 %. Доминирует эвксерофильный плотнодерновинный злак сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант — плотномелкодерновинный злак эвриксерофил сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata* с обязательным участием в травостое sol.— *Dianthus leptopetalus*. Характерным является присутствие sol.— *Allium rubens*, *Palimbia salsa*, *Artemisia lercheana*. Кроме того, с обилием sol.-sp. в ассоциации отмечены *Koeleria cristata*, *Linosyris villosa*, *Astragalus testiculatus*, *Medicago romanica*, *Verbascum phoeniceum*, *Jurinea multiflora*.

Ассоциация многоцветковоюринеево-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Jurinea multiflora) занимает повышенные участки межбугровых долин с большим количеством сурчин, уклон 3—5°, почвы — черноземы южные карбонатные маломощные сильнощебенчатые. Смыв почвы около 5 %. В этой ассоциации зарегистрировано 30 видов. Общее проективное покрытие 40 %. Наиболее обычны: сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sol.-sp.— *Astragalus testiculatus*, *Elaeosticta lutea*, *Astragalus tauricus*, *Galium ruthenicum*, *Onosma simplicissimum* и другие с обязательным участием *Jurinea multiflorae*.

Ассоциация яйцеплодноастрагалово-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Astragalus testiculatus) характерна для широких межгрядовых долин с черноземами южными неполноразвитыми слабощебенчатыми тяжелосуглинистыми. Смыв почвы до 5 %. В ассоциации зарегистрировано 36 видов. Общее проективное покрытие 35—40 %: сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sol.-sp.— *Echinops ritro*, *Medicago romanica*, *Salvia stepposa*, *Artemisia marschalliana* с обязательным участием *Astragalus testiculatus*.

Ассоциация белополынно-мохнатогрудницево-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa+Artemisia lercheana) характерна для шлейфовых участков гряд и межбугровых долин с черноземами южными карбонатными солонцеватыми слабосмытыми щебенчатыми. В ассоциации зарегистрировано 47 видов. Общее проективное покрытие 40—50 %. Доминирует сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, кодоминанты сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Linosyris villosa*. Характерно присутствие

галоксерофитов *Artemisia lercheana, Serratula cardunculus*, а также растений щебневатых почв: *Iris pumila, Allium decipiens, A. rubens, Tanacetum millefolium, Androsace turczaninovii.*

Ассоциация австрийскополынно-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Artemisia austriaca) характерна для склонов степных холмов средней величины с уклоном 10—25°. В ассоциации зарегистрировано 50 видов растений. Общее проективное покрытие 30—35 %. Преобладающие виды: cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sol.-sp.— *Achillea nobilis, Allium globosum, Erysimum canescens, Galatella divaricata, Potentilla humifusa, Potentilla recta.*

Ассоциация русскоподмаренниково-румянсколюцерново-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Medicago romanica+Galium ruthenicum). Эта ассоциация развита на черноземах южных карбонатных среднесмытых среднещебневатых и неполносмытых щебневатых, преимущественно в межбугровых долинах. Зарегистрировано 48 видов растений. Общее проективное покрытие 30—40 %. Доминирует cop.$_2$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, постоянно присутствуют *Koeleria cristata, Linosyris villosa, Astragalus testiculatus.*

Формация разнотравно-ковылково-типчаковая

Ассоциация белополынно-мохнатогрудницево-ковылковово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Linosyris villosa+Artemisia lercheana) распространена на слабоволнистых равнинах с черноземами южными слабосмытыми тяжелосуглинистыми с засолением. Общее проективное покрытие 50—65 %. Зарегистрировано 32 вида растений. Преобладающие виды: cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, cop.$_1$ — *Stipa lessingiana*, sp.— *Linosyris villosa, Artemisia lercheana*, sol.-sp. *Jurinea multiflora, Palimbia salsa, Astragalus macropus.*

Ассоциация русскоподмаренниково-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Galium ruthenicum) характерна для волнистой равнины урочища Рыспай с черноземами южными малоразвитыми щебневатыми тяжелосуглинистыми. Общее проективное покрытие 35—40 %. Всего зарегистрировано 38 видов. В травостое обычны: cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-cop.$_1$ — *Stipa lessingiana*, sp.— *Galium ruthenicum*, sol.-sp.— *Scabiosa isetensis, Ephedra distachya, Koeleria cristata, Centaurea marschalliana.*

Для ассоциации характерен напочвенный лишайник *Parmelia stenophylla.*

Ассоциация австрийскополынно-ковыльково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Artemisia austriaca) распространена на шлейфах плато. Общее проективное покрытие 40—50 %. Всего зарегистрировано 25 видов. Преобладающие виды: сор.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Stipa lessingiana*, *Artemisia austriaca*, sol.-sp.— *Koeleria cristata*, *Agropyron pectinatum*, *Artemisia lercheana*.

Формация разнотравно-типчаковая

Ассоциация мохнатогрудницево-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa) распространена на шлейфах холмов со щебневатыми почвами. Общее проективное покрытие 50—60 %. В ассоциации зарегистрировано 40 видов. Основу травостоя образуют: сор.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, сор.$_1$ — *Linosyris villosa*, sol.-sp.— *Medicago romanica*, *Stipa lessingiana*, *Astragalus testiculatus*, *Jurinea multiflora*.

Ассоциация белополынно-тырсово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa capillata+Artemisia lercheana). Расположена в остепненной пойме р. Алимбет на почвах лугово-черноземных среднемощных тяжелосуглинистых с засолением. Общее проективное покрытие 55—60 %. Наиболее обычны в травостое: сор.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, сор.$_1$ — *Stipa capillata*, sp.— *Artemisia lercheana*, sol.-sp.— *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*, *Artemisia austriaca*.

Ассоциация белополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia lercheana) характерна для широких межгрядовых долин и шлейфов степных холмов с засоленными почвами. Общее проективное покрытие 35—40 %. Для травостоя характерны: сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Artemisia lercheana*, sol.-sp.— *Phlomus tuberosa*, *Limonium gmelini*, *Dianthus leptopetalus*, *Kochia prostrata*, *Androsace turczaninovii*, *Tanacetum achilleifolium*, *Ceratocarpus arenarius*.

Ассоциация тонконогово-мохнатогрудницево-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa+Koeleria cristata) распространена на плато Актюбе (абсолютная высота 390—400 м). Почвы — черноземы южные маломощные глинистые. Общее проективное покрытие 55—60 %. В ассоциации зарегистрировано 45 видов. В сложении травостоя принимают участие: сор.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, сор.$_1$ — *Linosyris villosa*, sp.— *Koeleria cristata*, sol.-sp.— *Poa stepposa*, *Allium rubens*, *Artemisia austriaca*, *Trinia muricata*, *Astragalus macropus*, *Tulipa schrenkii*.

Формация разнотравно-пустынноовсецовая

Ассоциация раскрытопрострелово-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Pulsatilla patens) характерна для северных склонов бугров средней величины (20—25°). Почвы — черноземы южные карбонатные щебневатые. Зарегистрировано 22 вида растений. Общее проективное покрытие 80 %. Доминирует сор.$_2$-сор.$_3$ — *Helictotrichon desertorum*, кодоминанты сор.$_1$ — *Pulsatilla patens, Myosotis suaveolens, Onosma simplicissimum*, к ним примешиваются: sol.-sp.— *Oxytropis spicata, Helichrysum arenaria, Stipa zalesskii, Hieracium virosum, Libanotis intermedia, Thymus marschallianus, Polygala comosa.*

Ассоциация степношалфеево-залесскоковыльно-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Stipa zalesskii+Salvia stepposa) характерна для склонов урочища Актюбе с углом наклона 1—3° южной и юго-западной экспозиций, абсолютная высота 360—400 м. Почвы — черноземы южные карбонатные. В ассоциации зарегистрировано 32 вида. Общее проективное покрытие 50—65 %. Доминирует сор.$_2$ — *Helictotrichon desertorum*, кодоминант сор.$_1$ — *Stipa zalesskii.* Обильно представлены sp.— *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Salvia stepposa, Potentilla humifusa.*

Ассоциация морковниково-тонконогово-пустынно-овсецовая (Helictotrichon desertorum+Koeleria cristata+Silaum silaus) характерна для урочища Ташкак с черноземами южными карбонатными солонцеватыми. Абсолютная высота местности 360—390 м. В ассоциации зарегистрировано 40 видов растений. Общее проективное покрытие 40—45 %. Доминирует сор.$_2$— *Helictotrichon desertorum,* кодоминанты: сор.$_1$— *Koeleria cristata,* sp.-сор.$_1$ — *Silaum silaus.* Наиболее обычны sol.-sp.— *Jurinea multiflora, Allium rubens, Gypsophila paniculata, Potentilla recta, Sedum telephium.*

Ассоциация мохнатогрудницево-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa) характерна для склонов северной и северо-западной экспозиции (20°) на возвышенности Кармен. В ассоциации зарегистрировано 27 видов. Общее проективное покрытие 50 %. Наиболее постоянные виды sol.-sp.— *Adonis wolgensis, Pulsatilla patens, Oxytropis spicata, Pedicularis comosa, Astragalus varius, Artemisia marschalliana, Hieracium virosum.* Доминируют: сор.$_2$ — *Helictotrichon desertorum*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.*

Формация разнотравно-тырсовая

Ассоциация белополынно-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia lercheana) встречается небольшими пятнами на черноземах

южных карбонатных солонцеватых. Общее проективное покрытие 45—50 %. Наиболее характерны для ассоциации: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Stipa capillata*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Artemisia lercheana*, sol.-sp.— *Linosyris tatarica*, *Serratula cardunculus*.

Ассоциация белополынно-тырсовая (Stipa capillata+Artemisia lercheana) отмечена лишь небольшими участками на черноземах южных карбонатных солонцеватых. Общее проективное покрытие 40—50 %. Наиболее характерны: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Stipa capillata*, sp.-cop.$_1$ — *Artemisia lercheana*, sol.-sp.— *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Limonium gmelini*, *Linosyris tatarica*, *Dianthus leptopetalus*, *Allium rubens*.

Формация разнотравно-курчавомятликовая

Ассоциация австрийскополынно-типчаково-курчавомятликовая (Poa crispa+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca) образуется в результате выпаса овец на тяжелосуглинистых южных черноземах. Общее проективное покрытие 40—45 %. Наиболее обычны: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Poa crispa*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Artemisia lercheana*, sol.-sp.— *Stipa lessingiana*, *Koeleria cristata*, *Potentilla humifusa*, *Galium ruthenicum*.

Ассоциация тысячелистниково-австрийскополынно-курчавомятликовая (Poa crispa+Artemisia austriaca+Achillea nobilis) образуется в результате выпаса на тяжелосуглинистых южных черноземах. Общее проективное покрытие 45—50 %. Наиболее обычны в ассоциации: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Poa crispa*, sp.-cop.$_1$ — *Artemisia austriaca*, sol.-sp.— *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Stipa capillata*, *Euphorbia seguieriana*, *Medicago romanica*.

Группа формаций — злаково-разнотравные степи

Формация типчаково-мохнатогрудницевая

Ассоциация типчаково-мохнатогрудницевая (Linosyris villosa+Festuca valesiaca subsp. sulcata). Общее проективное покрытие 35—40 %. Доминирует cop.$_2$ — *Linosyris villosa*, кодоминант cop.$_1$-cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*. Из других видов разнотравья здесь встречаются sol.-sp.— *Jurinea multiflora*, *Veronica incana*, *Adonis wolgensis*, *Koeleria cristata*, *Echinops ritro*.

Формация типчаково-татарскогрудницевая

Ассоциация типчаково-татарскогрудницевая (Linosyris tatarica+Festuca valesiaca subsp. sulcata) характерна для плато в долине Ташкак. Увлажнение атмосферное, недоста-

точное, почвы — солонец степной средний тяжелосуглинистый. Абсолютная высота местоположения 400 м над ур. м. Общее проективное покрытие 25—30 %. Доминирует сор.$_2$ — *Linosyris tatarica*, кодоминант сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, примешиваются sol.-sp.— *Artemisia lercheana*, *Elytrigia repens*, *Kochia prostrata*, *Galatella divaricata*.

Выделяются два подъяруса: I — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Elytrigia repens* и др. (30—35 см); II — *Linosyris tatarica*, *Artemisia lercheana* и др. (10—15 см).

Группа формаций — разнотравные степи

Формация мохнатогрудницевая

Ассоциация мохнатогрудницевая занимает волнистые шлейфы бугровых гряд со щебнистыми засоленными почвами. Общее проективное покрытие 40—50 %. Травостой прост по структуре и беден по составу, с характерным серым аспектом, образуемым *Linosyris villosa*. Доминирует в травостое длительновегетирующее многолетнее растение сор.$_2$ — *Linosyris villosa* с небольшой примесью разнотравья sol.-sp.— *Tulipa schrenkii*, *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia lercheana*, *Serratula cardunculus*, *Echinops ritro*, *Agropyron pectinatum*, *Koeleria cristata*.

Формация татарскогрудницевая

Ассоциация татарскогрудницевая (Linosyris tatarica) встречается в районе оз. Кос-Коль на галечных смытых почвах, с большим или меньшим засолением. Общее проективное покрытие 25—30 %. В травостое обычны: сор.$_1$ — *Linosyris tatarica*, sol.-sp.— *Kochia prostrata*, *Stipa lessingiana*, *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia lercheana*.

Формация песчанорогачевая

Ассоциация песчанорогачевая (Ceratocarpus arenarius) появляется в результате сильного выпаса коз на участках с черноземными почвами, образованными на элювии песчаников. Общее проективное покрытие 60—65 %. В ассоциации чаще других отмечены: сор.$_2$ — *Ceratocarpus arenarius*, sol.— *Androsace turczaninovii*, *Astragalus tauricus*, *Bassia sedoides*.

Формация туркестанскобурачковая

Ассоциация туркестанскобурачковая (Alyssum turkestanicum) образуется в результате сильного выпаса овец на участках с черноземами южными тяжелосуглинистыми. Об-

щее проективное покрытие 30—35 %. Наиболее обычны: cop.$_1$ — *Alyssum turkestanicum*, sol.— *Artemisia austriaca, Potentilla humifusa, Bassia sedoides.*

Формация изеневая

Ассоциация изеневая (Kochia prostrata) образуется в результате сильного выпаса скота на участках с засоленными почвами. Общее проективное покрытие 50—55 %. Наиболее обычны: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Kochia prostrata*, sp.-cop.$_1$ — *Artemisia lercheana*, sol.— *Potentilla bifurca, Plantago media, Atriplex verrucifera.*

КАМЕНИСТЫЕ СТЕПИ

Под каменистыми степями мы понимаем сообщества с доминирующей ролью характерных горностепных ксеропетрофитов — полукустарничков с примесью разнотравья, характерного для луговых и настоящих степей. На поверхности почвы и каменных глыбах — лишайники. Среди травянистых растений выделяется группа уральских эндемичных видов [19].

Группа формаций — петрофитноразнотравные степи

Петрофитноразнотравная степь характерна для труднодоступных вершин и скалистых склонов высоких степных бугров с выходами коренных пород. Почвы здесь малоразвитые, формирующиеся на близко залегающих коренных породах, часто выходящих на поверхность. Сообщества петрофитноразнотравной степи отличаются разреженным травяным покровом с общим проективным покрытием 5—20, редко 30 %. В группе формаций нет четкого разделения на подъярусы. Доминантами являются *Astragalus helmii, Oxytropis floribunda, Echinops ritro, Artemisia salsoloides, Sterigmostemum tomentosum, Gypsophila patrinii.*

Характерно присутствие накипных и листоватых лишайников — *Acarospora cervina, Placolecanora rubina, Parmelia stenophylla, Caloplaca murorum.* Группа наиболее константных видов для петрофитноразнотравных степей (более 50 %) представлена следующими таксонами: *Ephedra distachya, Artemisia salsoloides, Onosma simplicissimum, Thymus guberlinensis, Stipa lessingiana, Allium globosum, Astragalus helmii, A. testiculatus, Centauaeu marschalliana, Clausia aprica, Echinops ritro, Galium ruthenicum, Hedysarum argurophyllum, Orostachys spinosa, Oxytropis floribunda, Potentilla humifusa.*

Во второй половине июля в петрофитноразнотравных степях выгорает вся растительность, за исключением лишайников.

Формация петрофитноразнотравно-мордовниковая

Ассоциация мохнатогрудницево-мордовниковая (Echinops ritro+Linosyris villosa) занимает средние части склонов на невысоких буграх с маломощными почвами. Общее проективное покрытие 30—35 %. Основу травостоя образуют: cop.$_1$ — *Echinops ritro,* sp.-cop.$_1$ — *Linosyris villosa,* sol.-sp.— *Serratula cardunculus, Tanacetum achilleifolium, Oxytropis floribunda, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.*

Формация петрофитноразнотравно-солянковиднополынная

Ассоциация мордовниково-солянковиднополынная (Artemisia salsoloides+Echinops ruthenicus) расположена на каменистых склонах бугров южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций. Травостой разреженный, общее проективное покрытие 15—20 %. Основу травостоя образуют: cop.$_1$ — *Artemisia salsoloides,* sp.— *Echinops* ritro, sol.-sp.— *Hedysarum argyrophyllum, Astragalus testiculatus, Allium globosum, Centaurea marschalliana, Androsace turczaninovii.*

Формация петрофитноразнотравно-остролодочковая

Ассоциация алтайскольнянково-яркоцветноостролодочниковая (Oxytropis floribunda+Linaria altaica) характерна для вершин бугров с выходами горных пород (песчаников). Травостой низкорослый, разреженный. Общее проективное покрытие 10—20 %. В сложении травостоя принимают участие: cop.$_1$ — *Oxytropis floribunda,* sp.-cop.$_1$ — *Linaria altaica,* sol.-sp.— *Astragalus helmii, Centaurea marschalliana, Clausia aprica.* Характерно присутствие кустарника *Spiraea hypericifolia.*

Формация петрофитноразнотравно-астрагаловая

Ассоциация патренокачимово-гельмовоастрагаловая (Astragalus helmii+Gypsophila patrinii) занимает каменистые выходы горных пород на вершинах и верхних частях скалистых крутых склонов высоких бугровых гряд. Общее проективное покрытие 10—15 %. Преобладающие виды: sp.-cop.$_1$ — *Gypsophila patrinii,* sp.— *Astragalus subarcuatus, Elytrigia pruinifera, Thymus guberlinensis, Scabiosa isetensis, Silene baschkirorum.*

Формация петрофитноразнотравно-горноколосниковая

Ассоциация эфедрово-колючегорноколосниковая (Orostachys spinosa+Ephedra distachya) характерна для вершин высоких степных холмов с близким залеганием и

выходами горных пород. Общее проективное покрытие 10—15 %. Травостой низкорослый, разреженный из sp.-cop.$_1$ — *Orostachys spinosa*, sp.— *Ephedra distachya*, sol.-sp.— *Artemisia salsoloides, Alyssum tortuosum, Linaria altaica, Allium globosum, Centaurea marschalliana, Potentilla humifusa.*

Формация петрофитноразнотравно-стеригмовая

Ассоциация клаусиево-стеригмовая (Sterigmostemum tomentosum+Clausia aprica) характерна для скалистых склонов урочища Шимбутак, преимущественно его юго-западных экспозиций. Общее проективное покрытие 20—25 %. Основной фон из cop.$_1$ — *Sterigmostemum tomentosum*, sp.-cop.$_1$ — *Clausia aprica*, к ним примешиваются sol.-sp.— *Oxytropis floribunda, Linaria altaica, Astragalus helmii, A. subarcuatus.* Присутствует кустарник *Spiraea hypericifolia.*

Формация петрофитноразнотравно-белополынная

Ассоциация стеригмово-белополынная (Artemisia lercheana+Sterigmostemum tomentosum) характерна для средней части высоких бугровых гряд южной и юго-западной экспозиции с малоразвитыми щебнистыми почвами. Общее проективное покрытие 40—50 %. В сложении травостоя принимают участие: cop.$_2$ — *Artemisia lercheana*, sp.-cop.$_1$ — *Sterigmostemum tomentosum*, sol.-sp.— *Stipa sareptana, Tulipa schrenkii, Allium globosum, Orostachys spinosa, Clausia aprica.*

Группа формаций — петрофитноразнотравно-злаковые степи

Формация петрофитноразнотравно-инееватопырейная

Elytrigia pruinifera — многолетний длительновегетирующий каменисто-степной ксерофильный злак, образующий рыхлые дерновинки, соединенные короткими ползучими корневищами. Растительные сообщества с доминированием *E. pruinifera* занимают привершинные участки крутых каменистых склонов, преимущественно южной и юго-западной экспозиции (35—45°), с черноземами южными неполноразвитыми каменистыми тяжелосуглинистыми.

В формации зарегистрировано 79 видов, 56 % от этого числа — петрофиты. Общее проективное покрытие 10—20 %, редко 30 %. Доминирует cop.$_2$ — *Elytrigia pruinifera*, кодоминантами выступают sp.-cop.$_1$ — *Echinops ritro, Tanacetum achilleifolium, Thymus guberlinensis.*

Деление на подъярусы в травяном ярусе довольно четкое: I — *Elytrigia pruinifera, Stipa capillata* (60—70 см); II — *Echi-*

nops ritro, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata* (30—40 см); III — *Thymus guberlinensis*, *Oxytropis floribunda* (0—15 см). Обычно выражен кустарниковый ярус из *Spiraea crenata*.

Ассоциация мордовниково-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Echinops ruthenicus) распространена на крутых каменистых склонах (35—45°) преимущественно юго-западных экспозиций, почвы малоразвитые каменистые. Общее проективное покрытие 25—30 %. В растительном покрове преобладают: cop.$_1$ — *Elytrigia pruinifera*, sp.-cop.$_1$ — *Echinops ritro*, sol.-sp.— *Artemisia salsoloides*, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Stipa lessingiana*, *Galium octonarium*, *Potentilla humifusa*, *Veronica incana*. Характерен кустарниковый ярус, составленный *Spiraea hypericifolia*, *Caragana frutex*, *Amygdalus nana*.

Ассоциация пижмово-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Tanacetum achilleifolium) на привершинных участках крутых каменистых склонов. Общее проективное покрытие 10—15 %. Доминирует cop.$_2$ — *Elytrigia pruinifera*, кодоминант — *Tanacetum achilleifolium*, примешиваются sol.-sp.— *Eremogone koriniana*, *Artemisia salsoloides*, *Thymus guberlinensis*, *Ephedra distachya*, *Koeleria cristata*, *Stipa lessingiana*.

Ассоциация губерлинскотимьяново-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Thymus guberlinensis) характерна для верхней части крутых (40—45°) склонов юго-западной ориентации. Описание сделано на выходах коренных горных пород в урочище Сарт-Карагашты. Общее проективное покрытие 10 %. Травостой слагают: sp.-cop.$_1$ — *Elytrigia pruinifera*, sp.— *Thymus guberlinensis*, sol.-sp.— *Plantago minuta*, *Silene baschkirorum*, *Helichrysum arenarium*, *Tanacetum achilleifolium*, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*.

Ассоциация оносмово-тырсово-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Stipa capillata+Onosma simplicissimum) распространена в верхней части склонов южной экспозиции (6—7°), почвы малоразвитые щебневато-каменистые тяжелосуглинистые. Общее проективное покрытие 10—20 %. Основа травостоя: sp.-cop.$_1$ — *Elytrigia pruinifera*, sp.— *Stipa capillata*, *Onosma simplicissimum*, sol.-sp.— *Centaurea marschalliana*, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla humifusa*.

Ассоциация мохнатогрудницево-типчаково-инееватопырейная (Elytrigia pruinifera+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Linosyris villosa) встречается в верхней части склонов северо-восточной ориентации с черноземами южными неполноразвитыми щебневато-каменистыми. Общее проективное покрытие 30—40 %. Обычны: cop.$_2$ — *Elytrigia pruinifera*, cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.— *Linosyris villosa*, *Stipa lessingiana*, *Adonis wolgensis*, *Potentilla humifusa*, *Allium globosum*, *Verbascum phoeniceum*.

В районе исследования отмечены петрофитноразнотравно-тырсовые степи, связанные с каменистыми и сильно щебенчатыми местообитаниями. Сообщества таких степей имеют устойчивую структуру и видовой состав с высоким содержанием эндемичных и реликтовых растений (14—15 %). Занимают привершинные участки и нижние части каменистых крутых (20—30°) склонов холмов преимущественно южной, юго-западной и юго-восточной ориентации. Почвы — черноземы южные малоразвитые щебневато-каменистые тяжелосуглинистые с выходами горных пород. Каменистость 20 %, смыв почвы 15—20 %. Тырсовые каменистые степи имеют разреженный травяной покров с общим покрытием, не превышающим 30 %. В пределах формации зарегистрировано 59 видов. Доминирует cop.$_1$ — *Stipa capillata*, кодоминанты sp.-cop.$_1$ — *Echinops ritro, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*. Наибольшую константность имеют *Echinops ruthenicus, Artemisia salsoloides, Centaurea marschalliana, Onosma simplicissimum, Potentilla humifusa, Androsace turczaninovii, Linosyris villosa, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Astragalus testiculatus, Hedysarum argyrophyllum, Ephedra distachya, Eremogone koriniana, Dianthus uralensis, Thymus guberlinensis, Astragalus macropus, Oxytropis floribunda, Medicago romanica, Astragalus subarcuatus, Jurinea multiflora, Scorzonera austriaca, Salvia stepposa.*

Ведущая фитоценотическая роль принадлежит плотнодерновинным длительновегетирующим злакам, а также ксеропетрофитному разнотравью и полукустарничкам. В кустарниковом ярусе *Spiraea crenata, S. hypericifolia.*

Ассоциация мордовниково-тырсовоковыльная (Stipa capillata+Echinops ritro) занимает каменистые склоны высоких крутых холмов южной экспозиции, преимущественно в верхней части. Почвы малоразвитые каменисто-щебневатые тяжелосуглинистые. Ассоциация содержит 18 % эндемичных растений. Общее проективное покрытие 25—30 %. Преобладающие виды: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Stipa capillata*, sp.-cop.$_1$ — *Echinops* ritro, sol.-sp.— *Centaurea marschalliana, Hedysarum argyrophyllum, Elytrigia pruinifera, Dianthus uralensis, Allium globosum, Potentilla humifusa, Eremogone koriniana.*

Ассоциация крымскоастрагалово-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata) занимает верхние части склонов восточной, западной и северо-западной экспозиции, почвы малоразвитые щебневатые тяжелосуглинистые. Зарегистрировано 14 % эндемичных растений. Общее проективное покрытие 10—15 %. Травостой из cop.$_1$ — *Stipa capillata*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.— *Astragalus tauricus*, sol.-sp.— *Artemisia salsoloides, Linosyris villosa,*

Androsace turczaninovii, Centaurea marschalliana, Thymus guberlinensis.

Ассоциация австрийскополынно-типчаково-тырсовая (Stipa capillata+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca) занимает каменистые склоны степных холмов южной и юго-западной экспозиции. Общее проективное покрытие 30—35 %. Основу травостоя образуют: сор.$_2$ — *Stipa capillata*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.— *Artemisia austriaca,* sol.-sp.— *Linosyris villosa, Galium ruthenicum, Achillea nobilis, Androsace turczaninovii, Poa crispa.*

Формация петрофитноразнотравно-пустынноовсецовая

Как правило, *Helictotrichon desertorum* является показателем щебнистости и маломощности почв, даже его незначительное количество всегда свидетельствует об уменьшении мощности почвы, о близком залегании плиты коренных пород [9, 37, 39]. На связь овсецовых степей с каменистыми склонами на Урале указывают многие исследователи [22, 41, 56, 57]. Петрофитноразнотравно-овсецовые степи встречены нами на неполноразвитых скелетных почвах с выходами горных пород, на склонах северной экспозиции (25—30°). В пределах формации зарегистрировано 32 вида, общее проективное покрытие 60 %. Доминирует сор.$_2$ — *Helictotrichon desertorum*, кодоминантом на щебнистых почвах выступает sp.— *Echinops ritro*, на щебнистых и галечных почвах возвышенности Кармен sp.-сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.* Наибольшую константность (более 50 %) имеют *Echinops* ritro, *Hedysarum argyrophyllum, Scabiosa isetensis, Elytrigia pruinifera.* Преобладают в формации ксеропетрофиты: злаки, разнотравье и полукустарнички.

Ассоциация исетскоскабиозово-типчаково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Scabiosa isetensis) характерна для северо-восточных склонов (30°) возвышенности Кармен с черноземами южными малоразвитыми галечными и каменистыми. В ассоциации зарегистрировано 23 вида с общим проективным покрытием 60 %. В травостое обычны: сор.$_2$ — *Helictotrichon desertorum*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Scabiosa isetensis*, sol.-sp.— *Onosma simplicissimum, Stipa lessingiana, Sedum telephium, Oxytropis spicata, Linosyris villosa.* Характерен кустарник *Spiraea crenata.*

Ассоциация мордовниково-пустынноовсецовая (Helictotrichon desertorum+Echinops ritro) встречается на северных каменистых склонах степных холмов. Общее проективное покрытие 50—60 %. В сложении травостоя принимают участие: сор.$_2$ — *Helictotrichon desertorum*, sp.-сор.$_1$ — *Echinops ruthenicus*, sol.-sp.— *Thymus guberlinensis, Elytrigia pruinifera,*

Artemisia marschalliana, Astragalus cornutus, Dianthus uralensis, Sisymbrium altissima.

Формация петрофитноразнотравно-типчаковая

Festuca valesiaca subsp. *sulcata* становится доминирующим растением в крайних условиях существования — в местообитаниях, где ковыли исчезают [39]. Такими местообитаниями на территории исследования являются каменистые склоны и вершины степных бугров. Каменистые типчаковые степи, а также их петрофитные варианты описаны во многих работах [22, 37, 41, 43, 44]. Петрофитноразнотравно-типчаковые степи на исследуемой территории расположены в верхней части каменистых склонов разной экспозиции (от 15—20 до 30—45°). Занимают каменистые вершины бугров средней величины, плоские вершины высоких бугровых гряд. Почвы малоразвитые щебневатые, щебнёвато-каменистые тяжелосуглинистые, часто с выходами горных пород. Увлажнение атмосферное, сточное, недостаточное. Смыв почвы до 20 %. Для этих степей характерен разреженный травянистый покров с проективным покрытием от 25—30 до 50 %. Доминант $cop._2$-$cop._3$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, кодоминанты в сильно каменистых местообитаниях $sp.$-$cop._1$ — *Elytrigia pruinifera, Echinops ritro, Thymus guberlinensis.*

На щебнистых склонах с близким залеганием коренных пород кодоминантом становится *Helictotrichon desertorum*, в верхней части каменистых склонов *Stipa lessingiana* уступает господствующую роль *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, переходя на позиции кодоминанта. На щебнистых засоленных участках в роли кодоминанта выступает *Linosyris villosa.* Во всех ассоциациях основная фитоценотическая роль принадлежит типчаку — длительновегетирующему многолетнему плотномелкодерновинному злаку, эвриксерофильному растению, к нему примешиваются *Stipa lessingiana, Helictotrichon desertorum, Elytrigia pruinifera, Koeleria cristata.*

Разнотравье представлено многолетними травянистыми растениями — ксерофитами и петрофитами. Наиболее константными видами (свыше 50 %) являются *Koeleria cristata, Astragalus testiculatus, Echinops ritro, Verbascum phoeniceum, Erysium canescens, Linosyris villosa, Potentilla humifusa, Stipa lessingiana, Astragalus tauricus, Poa crispa, Eremogone koriniana, Artemisia austriaca, Ephedra distachya, Centaurea marschalliana, Elytrigia pruinifera, Spiraea crenata.*

В петрофитноразнотравно-типчаковой формации выражены два яруса. Кустарниковый ярус образован *Spiraea crenata.* В травостое очень четко выделяется подъярус, образованный типчаком, во втором подъярусе — полукустарнички. Когда в состав растительных сообществ входят *Elytrigia pruinifera, Sti-*

pa lessingiana, Helictotrichon desertorum, они образуют еще один подъярус — верхний.

Ассоциация мордовниково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Echinops ritro) встречается в межбугровых волнистых долинах на участках с малоразвитыми щебневато-каменистыми почвами на небольших буграх. Общее проективное покрытие 25—30 %. Преобладают: сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Echinops ritro*, sp.— *Stipa lessingiana*, sol.-sp.— *Centaurea marschalliana, Ephedra distachya, Galatella divaricata.*

Ассоциация эфедрово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Ephedra distachya) встречается на округлых вершинах высоких холмов. Зарегистрировано 40 видов. Общее проективное покрытие 25—35 %. Травостой из сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Ephedra distachya*, sol.-sp.— *Scorzonera austriaca, Koeleria cristata, Eremogone koriniana, Stipa lessingiana, Alyssum tortuosum, Jurinea multiflora, Galium octonarium.*

Ассоциация эфедрово-инееватопырейно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Elytrigia pruinifera+Ephedra distachya) встречается на каменистых вершинах бугров на привершинных участках высоких холмов. Почвы малоразвитые каменистые, с выходами горных пород. Общее проективное покрытие 30 %. Заметно влияние выпаса (увеличивается обилие *Poa crispa*). Травостой разреженный из сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Elytrigia pruinifera, Ephedra distachya,* sol.-sp.— *Poa crispa, Koeleria cristata, Allium globosum, Astragalus testiculatus, Potentilla humifusa.*

Ассоциация простертолапчатково-пустынноовсецово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Helictotrichon desertorum+Potentilla humifusa) характерна для вершин бугров средней величины, с почвами малоразвитыми щебневатыми. В ассоциации зарегистрировано 50 видов. Общее проективное покрытие 40—50 %. В травостое обычны: сор.$_2$— *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, сор.$_1$ — *Helictotrichon desertorum*, sp.-сор.$_1$ — *Potentilla humifusa*, sol.-sp.— *Koeleria cristata, Stipa lessingiana, Dianthus andrzejowskianus, Dianthus uralensis, Jurinea multiflora, Linosyris villosa, Elaeosticta lutea.*

Ассоциация курчавомятликово-австрийскополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca+Poa crispa). Эта ассоциация характерна для склонов степных холмов со щебневато-каменистыми почвами, сформированными на элювии песчаников. Общее проективное покрытие 35—40 %. Основные компоненты: сор.$_1$-сор.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sp.-сор.$_1$ — *Artemisia austriaca*, sp.— *Poa crispa*, sol.-sp.— *Potentilla humifusa, Medicago romanica, Astragalus testiculatus, Euphorbia segueiriana, Achillea nobilis.*

Ассоциация австрийскополынно-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Artemisia austriaca) преобладает на склонах бугров южных, юго-западных экспозиций (30°). Почвы — черноземы южные неполноразвитые щебневато-каменистые. Зарегистрировано 29 видов. Общее проективное покрытие 40 %. Доминирует cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, кодоминант sp.-cop.$_1$ — *Artemisia austriaca*, примешиваются sol.-sp.— *Astragalus tauricus, Achillea nobilis, Salvia stepposa, Veronica incana, Hieracium virosum, Adonis wolgensis.*

Ассоциация австрийскополынно-тырсово-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa capillata+Artemisia austriaca) характерна для каменистых склонов степных холмов южной экспозиции. Общее проективное покрытие 35—40 %. Травостой из cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, cop.$_1$ — *Stipa capillata*, sp.— *Artemisia austriaca*, sol.-sp.— *Achillea nobilis, Jurinea multiflora, Medicago romanica, Galium ruthenicum.* Образуется под воздействием выпаса скота.

Формация петрофитноразнотравно-ковылково-типчаковая

Ассоциация мохнатогрудницево-маршалловасильково-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Centaurea marschalliana+Linosyris villosa) занимает верхнюю часть высоких холмов (25—40°). Почвы малоразвитые щебневато-каменистые тяжелосуглинистые с выходом горных пород до 50 %. Смыв почвы до 20 %. Общее проективное покрытие 40—45 %. Основу травостоя образуют: cop.$_2$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, cop.$_1$ — *Stipa lessingiana*, sp.-cop.$_1$ — *Linosyris villosa, Centaurea simplicissimum, Verbascum phoeniceum, Astragalus testiculatus, Medicago romanica.* Характерны кустарники sol.— *Amygdalus nana, Spiraea crenata.*

Ассоциация тонконогово-козельцово-ковылково-типчаковая (Festuca valesiaca subsp. sulcata+Stipa lessingiana+Scorzonera austriaca+Koeleria cristata) встречается в верхней трети крутых склонов с почвами малоразвитыми каменисто-щебневатыми. В ассоциации зарегистрирован 41 вид. Общее проективное покрытие 30—45 %. В сложении травостоя принимают участие: cop.$_2$ — *Stipa lessingiana*, sp.— *Scorzonera austriaca, Koeleria cristata*, sol.-sp.— *Jurinea multiflora, Linosyris villosa, Medicago romanica, Potentilla humifusa, Eremogone koriniana, Ephedra distachya.*

Формация петрофитноразнотравно-ковылковая

Петрофитноразнотравно-ковылковые степи занимают участки с малоразвитыми сильнощебенчатыми и каменистыми почвами на вершинах бугров средней величины и каменистых

склонах высоких бугров преимущественно южных и юго-западных экспозиций. Характерно невысокое общее проективное покрытие — 20—30 %. В травостое много петрофильного разнотравья, доминирует сор.$_1$ — *Stipa lessingiana*, в качестве кодоминанта выступают *Elytrigia pruinifera, Echinops ritro.*

Ассоциация мордовниково-ковылковая (Stipa lessingiana+Echinops *ritro*) характерна для верхней трети каменистых склонов высоких бугров с малоразвитыми каменистыми почвами. Зарегистрировано 39 видов. Общее проективное покрытие 25—30 %. Доминирует сор.$_1$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант sp.-сор.$_1$ — *Echinops ritro* 43 % от общего числа видов — петрофиты. Обычны sol.-sp.— *Ephedra distachya, Onosma simplicissimum, Artemisia salsoloides, Elytrigia pruinifera, Hedysarum argyrophyllum, Astragalus tauricus, Jurinea multiflora, Trinia muricata, Veronica incana.*

Ассоциация извилистобурачково-инеевато-пырейно-ковылковая (Stipa lessingiana+Elytrigia pruinifera+Alyssum tortuosum) связана с вершинами и привершинными частями бугров, каменистыми склонами южной и юго-западной экспозиции (10—20°). Почвы малоразвитые, каменистость до 20 %. Зарегистрировано 53 вида, общее проективное покрытие 20—30 %. Доминирует сор.$_1$ — *Stipa lessingiana*, кодоминант sp.-сор.$_1$ — *Elytrigia pruinifera*, 41 % от общего числа видов — петрофиты. Менее обильны sol.-sp.— *Alyssum tortuosum, Eremogone koriniana, Artemisia marschalliana, Koeleria cristata, Stipa capillata, Allium globosum, Astragalus subarcuatus, Medicago romanica, Orostachys spinosa, Potentilla humifusa, Scorzonera austriaca.*

Формация петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковая

Характерна для крутых (15—45°) каменистых склонов высоких гряд и обособленных степных бугров южной, юго-западной и юго-восточной ориентации. Почвы — черноземы южные малоразвитые щебневато-каменистые, часто с выходом горных пород (15—20 % поверхности оголено). Доминант *Stipa lessingiana*, кодоминант *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata.*

Петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковые степи имеют широкую экологическую амплитуду, поэтому для выделения ассоциаций были использованы виды-детерминанты [76]. В этой формации к ним относятся *Dianthus uralensis, Scabiosa isetensis, Artemisia salsoloides, Echinops ritro, Eurotia ceratoides.*

В петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковых степях чаще всего выделяются два яруса: кустарниковый и травяной. Кустарниковый ярус из *Spiraea hypericifolia* и *Caragana frutex.* В травяном ярусе три подъяруса: I — *Stipa lessingiana, Koeleria cristata, Stipa capillata,* II — *Festuca valesiaca* subsp. *sulca-*

ta, Echinops ritro, Artemisia salsoloides, III — *Astragalus testiculatus, Ephedra distachya, Linosyris villosa.*

Ассоциация уральскогвоздично-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata) встречается в средней части крутых (25—45°) каменистых склонов высоких бугров (300—390 м над ур. м.). В ассоциации зарегистрировано 40 видов. Общее проективное покрытие 30—35 %. Петрофиты составляют 42 % от общего числа видов. Характерный вид ассоциации — *Dianthus uralensis.* Основу травостоя образуют: сор.$_1$-сор.$_2$ — *Stipa lessingiana,* сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata,* sol.-sp.— *Eremogone koriniana, Onosma simplicissimum, Koeleria cristata, Allium globosum, Centaurea marschalliana, Medicago romanica, Veronica incana.*

Ассоциация прутьевидноастрагалово-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp, sulcata+Astragalus virgatus)характерна для каменистых южных склонов возвышенности Кармен. В ассоциации зарегистрировано 40 видов, с общим проективным покрытием 30—35 %. Петрофиты составляют 30 % от общего числа. Фон образуют сор.$_1$-сор.$_2$ — *Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata,* к ним примешиваются sol.-sp.— *Veronica incana, Koeleria cristata, Allium decipens, Euphorbia seguieriana, Linaria genistifolia, Orostachys thyrciflora, Elesticta lutea, Scorzonera austriaca.* Характерный вид — *Astragalus virgatus.* Отмечены кустарники sol.— *Amygdalus nana, Spiraea crenata.*

Ассоциация мордовниково-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Echinops ruthenicus) располагается на каменистых склонах степных холмов южной, юго-западной и юго-восточной ориентации. Крутизна склонов 20—25°. Зарегистрировано 38 видов. Общее проективное покрытие 25—35 %. Петрофиты составляют 34 % от общего числа видов. Характерный вид — *Echinops ruthenicus,* обычны: сор.$_1$ — сор.$_2$ — *Stipa lessingiana,* сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata,* sol.-sp.— *Ephedra distachya, Allium globosum, Astragalus helmii, Hedysarum argyrophyllum, Linosyris villosa, Medicago romanica.*

Ассоциация исетскоскабиозово-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata+Scabiosa isetensis).* Встречается изредка на каменистых склонах холмов. Зарегистрировано 34 вида растений, 24 % от их числа — петрофиты. Общее проективное покрытие 30 %. Характерный вид — *Scabiosa isetensis.* Преобладают: сор.$_1$-сор.$_2$— *Stipa lessingiana,* сор.$_1$— *Festuca valesiaca subsp sulcata,* sol.-sp.— *Eremogone koriniana, Artemisia lercheana, Onosma simplicissimum, Koeleria cristat, Androsace turczaninovii, Astragalus tauricus.*

Ассоциация солянковиднополынно-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp.

sulcata+Artemisia salsoloides) характерна для невысоких бугров, где встречается на склонах средней крутизны (15—20°) в их привершинной части. Зарегистрировано 45 видов, общее проективное покрытие 25—30 %. Петрофиты составляют 33 % от общего числа видов. Характерный вид — *Artemisia salsoloides*. В травостое обычны: сор.-сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sol.-sp.— *Alyssum tortuosum*, *Ephedra distachya*, *Artemisia austriaca*, *Tanacetum achilleifolium*, *Astragalus tauricus*.

Ассоциация серотерескеново-типчаково-ковылковая (Stipa lessingiana+Festuca valesiaca subsp. sulcata+Eurotia ceratoides) характерна для южных склонов небольших бугров, расположенных в межгрядовых долинах. Проективное покрытие 30—40 %. Зарегистрировано 30 видов, на долю петрофитов приходится 30 %. Характерный вид — *Eurotia ceratoides*. В сложении травостоя принимают участие: сор.$_1$-сор.$_2$ — *Stipa lessingiana*, сор.$_1$ — *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, sol.-sp.— *Ephedra distachya*, *Koeleria cristata*, *Agropyron pectinatum*, *Artemisia lercheana*.

АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

ИСХОДНЫЕ ТИПЫ И СТАДИИ АНТРОПОГЕННОЙ ДЕГРАДАЦИИ

Естественный растительный покров Южного Урала и прилегающих равнин подвергся изменениям под влиянием хозяйственной деятельности человека. Антропогенные изменения особенно сильно затронули степную растительность. На территории Оренбургской области 50 % земель распахано, сильно пострадали от вырубок и пожаров леса водоохранного и почвозащитного значения — островные массивы и колки в бассейне р. Сакмары, Губерлинского мелкосопочника, в поймах рек Урала и Сакмары. В связи с освоением недр, распашкой, выпасом нарушены места обитания некоторых редких и ценных растений, что привело к их вымиранию [20]. На южных предгорьях Урала расположены уникальные растительные сообщества (различные варианты степей, скальные группировки), содержащие в своем составе ряд эндемичных и реликтовых видов. Эти сообщества имеют большое научное, эстетическое и культурно-просветительное значение. Выяснение закономерностей антропогенной трансформации степных растительных сообществ необходимо для разработки научных основ охраны степной и скальной растительности на территории Оренбургской области.

Изменение растительности в результате антропогенных воздействий (синантропизация) отмечалось многими исследователями [1, 10, 13, 21, 24, 25, 28—33, 36, 41, 42, 61, 62, 70—72, 82, 95].

Вопросам сохранения генетического фонда растительного мира уделяется большое внимание зарубежными учеными [97—101].

Изменения растительности исследуемого района связаны с антропогенными воздействиями, которые можно подразделить на три группы в зависимости от ведущего фактора: техногенные, пирогенные, биогенные.

Техногенные изменения растительности осуществляются под воздействием технологических средств и механизмов сельскохозяйственного производства и гражданского строительства (создание козоводческих комплексов, механизированных токов, площадок для приземления самолетов, прокладка дорог). В этих случаях происходит полное уничтожение растительного покрова, образуются техногенные пустыри с редким покровом из рудеральных видов (*Lepidium ruderale, Arctium lappa, Amaranthus retroflexus, Malva pusilla*).

Пирогенные изменения растительности отмечены на территории мелкосопочника в районе урочища Шимбутак, в долине Ташкак. Причина возникновения пожаров — в большинстве случаев деятельность человека. В результате пожаров больше всего пострадали заросли степных кустарников (*Caragana frutex, Cerasus fruticosa, Spiraea hypericifolia, Cotoneaster melanocarpa, Amygdalus nana*) и березово-осиновые (*Betula verrucosa, Populus tremula*) колки, расположенные на склонах холмов и в долинах. На месте уничтоженных огнем колков и зарослей кустарников сформировались растительные сообщества с неоднородным, неустойчивым составом и невыработавшейся структурой. Для них характерны: сор.$_2$ — *Bromopsis inermis*, сор.$_1$-сор.$_2$ — *Lavatera thuringiaca*, сор.$_1$ — *Chamaenerion angustifolium*, sp.— *Elytrigia repens, Galium apparine, G. verum, Melampyrum arvense, Cuscuta lupuliformis, Polygonum convolvulus*, sol.— *Lychnis chaledonica*. Что касается собственно степных сообществ, то они легко переносят беглый огонь и быстро восстанавливаются после нарушений, вызванных палами.

Наиболее существенные изменения степной растительности связаны с выпасом скота. По сравнению с луговой [1] она более устойчива по отношению к выпасу. Более того, слабый выпас во многих случаях необходим для поддержания равновесия степных сообществ и предотвращения их смены кустарниковыми и лесными. Еще в доисторическое время в степях паслись табуны диких животных (сайгаков, тарпанов). В течение многих столетий Урало-Илекское междуречье было населено кочевыми племенами, занимавшимися скотоводством, о чем свидетельствуют как исторические данные, так и сохранившиеся здесь сарматские курганы. В настоящее время степи этой территории используются для выпаса коз особой пушной породы, овец, а в меньшей степени — лошадей.

Естественных растительных сообществ, не затронутых выпасом скота и другими формами антропогенных воздействий, в

Стадии антропогенной деградации степной растительности Урало-Илекского междуречья

В
Черноземы южные карбонатные маломощные
Разнотравно-залесскоковыльная
Залесскоковыльно-типчаково-луковичномятликовая
Залесскоковыльно-курчавомятликово-типчаковая
Г
Черноземы южные неполноразвитые, сформировавшиеся на элювии песчаников
Петрофитно-разнотравно-типчаково-ковылковая
Курчавомятликово-австрийскополынно-типчаковая
Австрийскополынно-типчаково-тырсовая
Австрийскополынно-тырсово-типчаковая
Австрийско-полынно-типчаковая
Песчано-рогачевая

районе исследования не сохранилось. Однако здесь имеются квазинатуральные сообщества (более или менее близкие к естественным), для которых характерен режим слабого выпаса, случайный выпас в отдельные годы, стравливание во время перегонов скота с одного пастбища на другое, а также сообщества, относящиеся к разным стадиям пастбищной деградации.

По отношению к пастбищному режиму виды растений, встречающихся в степных сообществах, можно подразделить на три группы:

1. Сокращающие свое обилие под влиянием выпаса (*Stipa lessingiana, S. zalesskii, Linosyris villosa, Clausia aprica, Sedum telephium, Hedysarum argyrophyllum, Onosma simplicissimum, Dianthus uralensis, Orostachys spinosa, Thymus guberlinensis, Alyssum tortuosum*).

2. Безразлично относящиеся к выпасу (*Astragalus tauricus, A. testiculatus, Potentilla humifusa*).

3. Увеличивающие свое обилие под влиянием выпаса (*Androsace turczaninovii, Artemisia austriaca, Ceratocarpus arenarius, Ceratocephala testiculata, Bassia sedoides, Polygonum aviculare*).

Пастбищная деградация — одна из форм проявления синантропизации растительного покрова [21]. В ходе этого процесса в составе растительных сообществ возрастает роль синантропных растений, к которым относятся [1] как местные виды, так и инорайонные, активно внедряющиеся в состав естественных растительных сообществ в связи с вмешательством человека в их жизнь и удерживающиеся в них до тех пор, пока сохраняются антропогенные нагрузки. В степях Урало-Илекского междуречья отмечено 39 синантропных видов, в число которых входят виды, увеличивающие свое обилие под влиянием выпаса, а также пасквальные (*Alyssum turkestanicum, Carduus uncinatus, Artemisia austriaca*) и рудеральные (*Capsella bursa-pastoris, Malva pusilla, Lepidium ruderale, Amaranthus retroflexus*) сорняки.

Наряду с квазинатуральными мы выделяем сообщества, относящиеся к трем стадиям пастбищной деградации (I—умеренная, II — интенсивная, III — чрезмерного выпаса). Характер пастбищной деградации степных сообществ во многом определяется особенностями субстрата и обликом исходной растительности. Всего в районе исследования можно выделить четыре (А, Б, В, Г) ряда пастбищной деградации (см. схему).

Для квазинатуральных сообществ характерно доминирование ковылка (*Stupa lessinqiana*) и ковыля Залесского (*S. zalesskii*). Урожайность травостоя (в воздушно-сухом состоянии) в среднем 12—14 ц/га.

На первой стадии деградации позиция ковыля Залесского в составе травостоя значительно ослабевает, а ковылок остается с обилием (sol., sp.). Доминирование переходит к типчаку (*Festuca*

valesiaca subsp. *sulcata*), мятлику курчавому (*Poa crispa*) в смеси с типчаком, ковылем Залесского или разнотравьем, а на солонцеватых или неполноразвитых почвах, сформировавшихся на элювии песчаников,— к тырсе (*Stupa capillata*). В состав отдельных ассоциаций входит от четырех до восьми синантропных видов растений, встречающихся единично (sol.) или рассеянно (sp.), а в некоторых из них синантропные виды занимают позицию доминантов. Урожайность 9—10 ц/га.

На второй стадии деградации наблюдается конвергенция степных сообществ; их разнообразие сводится к трем основным ассоциациям: белополынно (*Artemisia lercheana*)-типчаковой, курчавомятликовой и австрийскополынно (*Artemisia austriaca*)-типчаковой. Число синатропных видов 8—14, во всех ассоциациях в роли доминанта выступает один из них. Урожайность снижается до 8—9 ц/га.

На третьей стадии пастбищной деградации формируются монодоминантные ассоциации: на солонцеватых почвах — изеневая (*Kochia prostrata*), на карбонатных черноземах — туркестанскобурачковая (*Alyssum turkestanicum*) и на продуктах выветривания песчаников — песчанорогачевая (*Ceratocarpus arenarius*). Флористический состав беден (10—15 видов, в том числе семь — восемь синантропных), урожайность низкая (2—3 ц/га).

Изменение во флористическом составе степных сообществ в ходе деградации можно проследить на примере ряда Г (см. схему) — смены на базе петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковых степей: квазинатуральная ассоциация — уральскогвоздично-типчаково-ковылковая, I стадия — австрийскополынно-типчаково-тырсовая, II стадия — австрийскополынно-типчаковая, III стадия — песчанорогачевая (*Ceratocarpus arenarius*) ассоциации.

По мере деградации постепенно обедняется состав травостоя (38 видов в квазинатуральной ассоциации, 10 видов — на III стадии деградации).

Антропогенная деградация степных сообществ сопровождается постоянным снижением их урожайности, изменением процентного соотношения злаков, бобовых и разнотравья, причем на III стадии пастбищной деградации доля злаков резко снижается (с 73,8 до 25,5 %), а разнотравье увеличивается за счет синантропных видов (с 24 до 74,5 %). Доля бобовых по сравнению со злаками и разнотравьем незначительна — 2,2 % на I стадии, а на III стадии пастбищной деграции они выпадают из травостоя. Исключение составляют *Astragalus testiculatus, A. tauricus*. В ходе антропогенной деградации происходит дифференциация растительных сообществ (I стадия), которые затем постепенно теряют свои различия и на III стадии образуют сходные пастбищные травостои из синантропных растений. Таким образом, подтверждается положение А. П. Шенникова [95] о том, что в условиях интенсивного выпаса на месте различных ассоциаций при

различных эдафических условиях происходит образование сходных пастбищных травостоев (конвергенция растительных сообществ).

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Динамические изменения в растительном покрове района исследований под влиянием антропогенных факторов прослежены нами на геоботанической карте в масштабе 1:25000, выполненной в двух вариантах — восстановленной доагрикультурной растительности и современной. Здесь мы приводим легенду этой карты и два фрагмента из нее (I — урочище Сарт-Карагашты площадью 934,3 га, II — урочище Камсай площадью 1223,4 га).

В основу легенды карты была положена классификация растительности, разработанная в результате геоботанического обследования картируемой территории, однако они не повторяют друг друга. Легенда составлялась с целью показа пространственного соотношения растительных сообществ, их связи с физико-географическими условиями и ограничивалась масштабом карты, в то время как в классификации мы старались по возможности полнее отразить состав растительных сообществ, встречающихся на исследуемой территории. Легенда содержит 44 номера, в основу расположения которых положены типологический и экологический принципы. Закартированные растительные сообщества расположены в легенде по направлению усиления их ксерофитности и галофитности. На карте отражена современная лесная, луговая и степная, а также устойчивые комбинации растительных сообществ.

Выбор таксономических единиц, используемых в легенде для показа различных категорий растительности, исходит из особенностей растительности исследуемой территории и особенностей распределения растительных сообществ. Карта растительности в масштабе 1:25000 дает возможность отразить структуру растительного покрова в данном районе преимущественно на уровне групп ассоциаций. При картировании сообществ каменистых степей в качестве единиц картирования использованы формации.

Мелкосопочный характер рельефа, сложность литологического и почвенного покрова обусловили то, что наряду с гомогенными выделами растительного покрова были использованы и гетерогенные, включающие совокупности нескольких фитоценозов [11, 12, 40, 41] — комплексы и серии сообществ. Дополнительными внемасштабными значками на карте отмечены отдельные растения и растительные сообщества, имеющие ограниченное распространение и не картируемые в данном масштабе.

Карта восстановленной доагрикультурной растительности показывает характер растительного покрова в период, предшествующий земледельческому освоению территории (XVIII в.). В

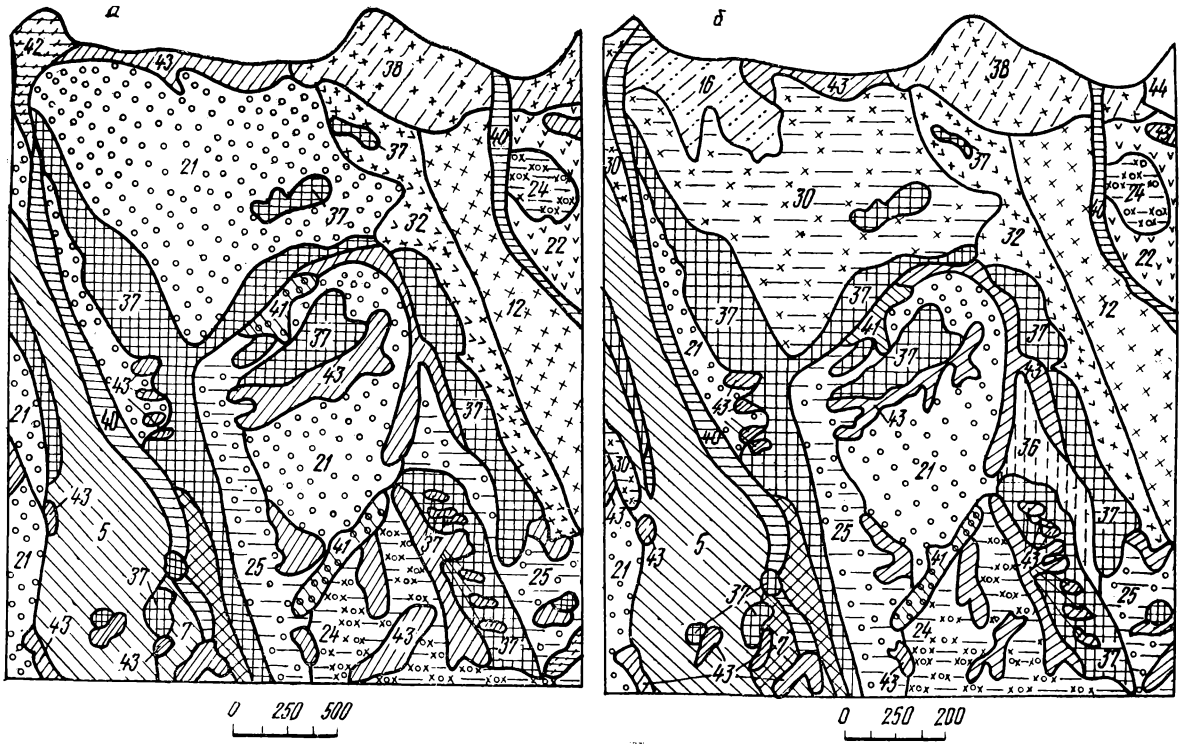

Рис. 4. Фрагмент карты — урочище Сарт-Карагашты.

а — доагрикультурная растительность, *б* — современная растительность.
Усл. обозначения см. в легенде.

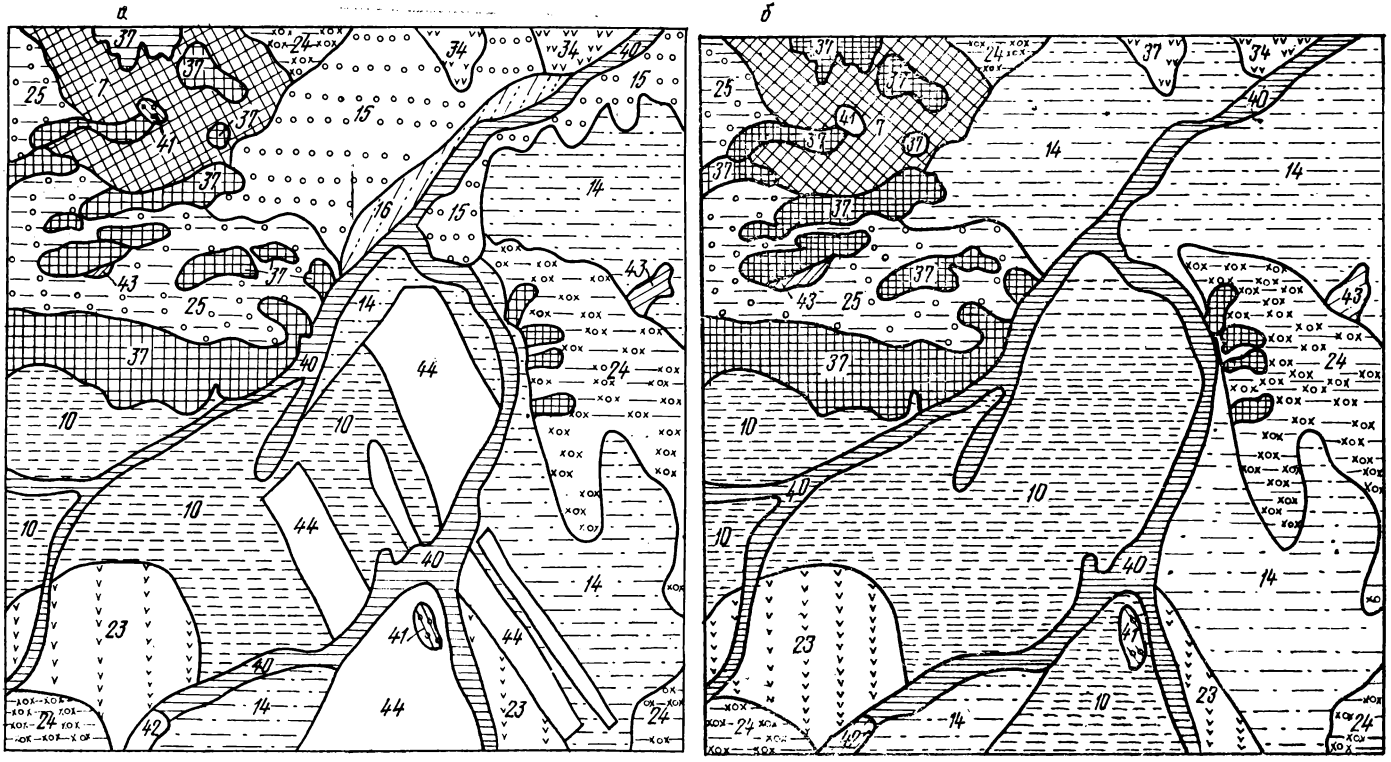

Рис. 5. Фрагмент карты — урочище Камсай.

а — доагрикультурная растительность, *б* — современная растительность.
Усл. обозначения см. в легенде.

это время здесь преобладали сообщества настоящих и каменистых степей, встречались заросли степных кустарников, изредка осиновые и осиново-березовые колки, вдоль ручьев — черноольховые уремы (рис. 4).

В настоящее время, судя по карте современной растительности (рис. 5), сохранилась значительная часть квазинатуральных сообществ настоящих и каменистых степей; вторичные сообщества, относящиеся к разным стадиям деградации, встречаются в местах стоянок скота, на территориях, прилегающих к поселкам. Часть растительных сообществ настоящих степей трансформирована в пашни. Площадь колков и урем в связи с вырубкой и выпасом сократилась.

ВЫВОДЫ

1. Степная растительность южной части Оренбургской области в пределах Урало-Илекского междуречья представлена преимущественно настоящими и каменистыми, а отчасти луговыми степями. Всего выделено и описано семь групп формаций, 43 формации и 90 ассоциаций. Здесь распространены как близкие к естественным (квазинатуральные) сообщества, так и сообщества, в той или иной степени подвергшиеся деградации под влиянием деятельности человека.

2. Среди факторов антропогенной деградации ведущее значение имеет в этом районе выпас скота (коз и овец). Следует различать три стадии пастбищной деградации, соответствующие умеренному, сильному и чрезмерному выпасу. На первой стадии в состав ассоциаций входит четыре — восемь синантропных видов, встречающихся в большинстве случаев единично или рассеянно. На второй стадии число синантропных видов возрастает до 8—14, во всех ассоциациях они доминируют. На третьей стадии общий флористический состав сильно обедняется, основу травостоя составляют синантропные виды.

3. Пастбищная деградация степной растительности осуществляется на базе сообществ, близких к естественным: А — разнотравно-типчаково-ковылковых (галофитный вариант), Б — разнотравно-типчаково-ковылковых (типичных), В — разнотравно-залесскоковыльных и Г — петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковых степей. Деградация приводит к уменьшению разнообразия степных сообществ, упрощению их состава, доминированию синантропных видов, снижению урожайности.

На первой стадии деградации позиция ковыля Залесского в травостое значительно ослабевает, а ковылок остается в виде небольшой примеси. Доминирование переходит к типчаку, мятлику курчавому, а на солонцеватых или неполноразвитых почвах, сформировавшихся на элювии песчаников,— к тырсе. На второй стадии деградации наблюдается конвергенция степных сообществ; их разнообразие сводится к трем основным ассоциациям:

белополынно-типчаковой, курчавомятликовой и австрийскополынно-типчаковой. На третьей стадии формируются монодоминантные ассоциации (изеневая, туркестанскобурачковая, песчаноргачевая).

4. Охрана эталонных участков степной растительности, генетических ресурсов аборигенной флоры (включая ее эндемичный элемент), как и всей уникальной степной экосистемы этого района, может быть осуществлена путем создания Оренбургского степного заповедника. В состав заповедника целесообразно включить участки Алимбетовский (6000 га), Кармен (1200 га), Тузкарагал (60 га), Соленое и Сор-Куль (900 га) с выделением заповедной, хозяйственной, экскурсионно-просветительной и буферной зон.

ЛЕГЕНДА КАРТЫ

ДЕРНОВИННОЗЛАКОВЫЕ ЗАВОЛЖСКО-КАЗАХСТАНСКИЕ СТЕПИ

Луговые степи — пологих склонов межгрядовых понижений на черноземах обыкновенных и южных слабосмытых:

1 — сетчатоплодноживокостно-среднепорезниково-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Libanotis intermedia*, *Poa stepposa*, *Calamagrostis epigeios*, *Delphinium dictyocarpum*);

2 — маршаллотимьяново-красивейшековыльная (*Stipa pulcherrima, S. zalesskii, Thymus marschallianus, Fragaria viridis);*

3 — шалфеево-тырсовая (*Stipa capillata*, *Salvia tesquicola*, *Falcaria vulgaris*) — антропогенный вариант.

Настоящие степи — широких межгрядовых долин, склонов степных холмов на черноземах южных карбонатных разных модификаций:

4 — разнотравно-степномятликовая на склонах теневых экспозиций (7—15°) на черноземах южных средне- и слабосмытых;

5 — шероховатодевясилово-пустынноовсецово-залесскоковыльно-степномятликовая (*Stipa zalesskii*, *Poa stepposa*).

Степномятликово-залесскоковыльная степь — на теневых склонах степных бугров, на пониженных участках межгрядовых долин на черноземах южных карбонатных мало- и среднемощных:

6 — тонконогово-степномятликово-залесскоковыльная (*Stipa zalesskii*, *Poa stepposa*, *Vicia cracca*, *Artemisia austriaca*).

Типчаково-залесскоковыльная степь — у подножия крутых склонов на черноземах южных карбонатных:

7 — типчаково-залесскоковыльная (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *Salvia stepposa*, *Thymus marschallianus*);

8 — пустынноовсецово-степномятликово-залесскоковыльная (*Stipa zalesskii*, *Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Cerasus fruticosa*).

Разнотравно-типчаково-ковылковые степи на черноземах южных карбонатных среднесмытых, часто щебенчатых:

9 — русскоподмаренниково-ковылково-типчаковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Medicago romanica, Gilum ruthenicum);*

10 — яйцеплодноастрагалово-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Astragalus testiculatus, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*);

11 — многоцветковоюринеево-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Jurinea multiflora, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*);

12 — узколепестногвоздично-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Dianthus leptopetalus, Allium rubens, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*);

13 — австрийскополынно-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*) — антропогенный вариант;

14 — белополынно-мохнатогрудницево-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Artemisia austriaca, Linosyris villosa, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*);

15 — белополынно-типчаково-тырсовая (*Stipa capillata, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia lercheana*) — галофитный вариант;

16 — изеневая (*Kochia prostrata*) — антропогенный вариант.

Разнотравно-типчаковые степи — волнистых межгрядовых долин шлейфов степных бугров, плато на черноземах южных среднесмытых щебневатых, часто засоленных:

17 — тонконогово-мохнатогрудницево-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Linosyris villosa, Serratula carduncu-lus, Koeleria cristata*);

18 — белополынно-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia lercheana, Jurinea multiflora, Cardulus incinatus, Stipa capillata).*

Типчаково-овсецовая степь — на северных склонах степных бугров и платообразных участках урочищ Ташкак и Ахтюба на почвах южных карбонатных щебнистых:

19 — типчаково-овсецовая (*Helictotrichon desertorum, Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*);

20 — тонконогово-типчаково-пустынноовсецовая (*Helictotrichon desertorum, Stipa lessingiana, Koeleria cristata, Linosyris villosa*).

Каменистые степи — степи крутых каменистых склонов (часто с выходами горных пород), вершин высоких степных холмов на малоразвитых почвах, формирующихся на близко залегающих коренных породах.

Петрофитноразнотравно-типчаково-ковылковые степи в средней части крутых каменистых склонов и вершин бугров средней величины:

21 — мордовниково-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana,*

Festuca valesiaca subsp. *sulcata, Allium globosum, Stipa capillata, Echinops* ritro);

22 — солянковиднополынно-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Koeleria gracilis, Centaurea marschalliana, Artemisia salsoloides*);

23 — серотерескеново-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Astragalus testiculatus, Agropyron pectinatum, Eurotia ceratoides*);

24 — исетскоскабиозово-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Astragalus tauricus, Medicago romanica, Scabiosa isetensis*);

25 — уральскогвоздично-типчаково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Dianthus uralensis*).

Петрофитноразнотравно-ковылковая степь — на каменистых склонах высоких бугров с малоразвитыми сильнощебенчатыми почвами:

26 — мордовниково-ковылковая (*Stipa lessingiana, Echinops* ritro, *Elytrigia pruinifera, Astragalus subarcuatus*).

Петрофитноразнотравно-ковылково-типчаковая степь — верхних частей каменистых склонов разной экспозиции (10—20°) на малоразвитых щебневато-каменистых почвах:

27 — мохнатогрудницево - маршалловасильково - ковылково-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Stipa lessingiana, Linosyris villosa, Centaurea marschalliana*);

28 — курчавомятликово-австрийскополынно-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia austriaca, Poa bulbosa*) — антропогенный вариант;

29 — австрийскополынно-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia austriaca*) — антропогенный вариант;

30 — австрийскополынно-тырсово-типчаковая (*Stipa capillata, Artemisia austriaca, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*) — антропогенный вариант.

Петрофитноразнотравно-пустынноовсецовая степь крутых склонов северных, с малоразвитыми скелетными почвами:

31 — исетскоскабиозово-типчаково-овсецовая (*Helictotrichon desertorum, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Scabiosa isetensis*);

32 — мордовниково-овсецовая (*Helictotrichon desertorum, Echinops ritro*).

Петрофитноразнотравно-тырсовая степь — степь на привершинных участках крутых каменистых склонов холмов с малоразвитыми каменистыми почвами:

33 — крымскоастрагалово-типчаково-тырсовая (*Stipa capillata, Astragalus tauricus, Centaurea marschalliana*);

34 — мордовниково-тырсовая (*Stipa capillata, Elytrigia pruinifera, Echinops ritro);*

35 — австрийскополынно-типчаково-тырсовая (*Stipa capillata, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Ephedra distachya, Artemisia austriaca*) — антропогенный вариант.

Петрофитноразнотравно-инееватопырейная степь — привершинных участков крутых каменистых склонов южной и юго-западной экспозиции с малоразвитыми каменистыми почвами:

36 — серия ассоциаций: оносмово-тырсово-инееватопырейная (*Elytrigia pruinifera, Stipa capillata, Onosma simplicissimum*), мордовниково-инееватопырейная (*Elytrigia pruinifera, Echinops ritro*), мохнатогрудницево-типчаково-инееватопырейная (*Elytrigia pruinifera, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Linosyris villosa*), губерлинско-тимьяново-инееватопырейная (*Thymus guberlinensis, Eremogone koriniana, Elytrigia pruinifera*).

Петрофитноразнотравная степь на труднодоступных вершинах, скалистых склонах высоких степных бугров:

37 — серия ассоциаций: патренокачимово-гельмовоастрагаловая (*Gypsophylla patrinii, Astragalus helmii*), эфедрово-горноколосниковая (*Orostachys spinosa, Ephedra distachya*), алтайскольнянково-яркоцветковоостролодочниковая (*Oxytropis floribunda, Linaria altaica*), мордовниково-солянковиднополынная (*Artemisia salsoloides, Echinops ritro, Hedysarum argyrophyllum*).

Растительность солонцов и карбонатных солонцеватых черноземов:

38 — пустынностепной комплекс из белополынно-типчаково-ковылковой (*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia lercheana*), белополынно-типчаковой (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Artemisia lercheana*), белополынно-волоснецовой (*Psathyrostachys juncea, Artemisia lercheana*), белополынно-камфоросмовой (*Camphorosma monspeliacum, Artemisia lercheana*) ассоциаций на солонцах степных;

39 — тонконогово-типчаково-пустынноовсецовая (*Koeleria cristata*), пустынноовсецово-степномятликово-залесскоковыльная (*Stipa zalesskii, Poa stepposa, Helictotrichon desertorum*), тонконогово-степномятликово-залесскоковыльная (*Stipa ruthenicus, Koeleria cristata, Poa stepposa*), пустынноовсецово-типчаковая (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Helictotrichon desertorum*) на карбонатных черноземах в комплексе с мохнатогрудницево-типчаковой (*Festuca valesiaca* subsp. *sulcata, Linosyris villosa*) и типчаково-мохнатогрудницевой ассоциациями на карбонатных солонцеватых черноземах.

Луга и кустарниковые заросли мелких рек, ручьев, родников и озеровидных западин

40 — ряд разнотравно-злаковых лугов: разнотравно-житняковые (*Agropyron pectinatum, Salvia tesquicola, Verbascum phoeniceum*), разнотравно-наземновейниковые (*Calamagrostis epigeios, Filipendula vulgaris, Inula hirta*), разнотравно-ползучепырейная (*Elytrigia repens, Eryngium planum, Melilotus officinalis*), разнотравно-белополевицевые (*Agrostis alba, Vicia cracca*), разнотравно-луговоовсяницевая (*Festuca pratensis, Filipendula stepposa*), разнотравно-дернистоосоковые (*Carex caespitosa, Ge-*

ranium pratensis, Glechoma hederacea), береговоосоковые (*Carex riparia*).

Леса

41 — осиново-березовые, березовые, осиновые колки (*Betula verrucosa, Populus tremula, Rubus caesius, Poa angustifolia*);

42 — черноольшанники (*Alnus glutinosa, Padus avium, Salix pentandra, S. cinerea, Filipendula ulmaria*) по берегам мелких речек и ручьев.

Заросли степных кустарников

43 — заросли спиреи городчатой, бобовника, вишни степной (*Spiraea crenata, Amygralus nana, Cerasus fruticosa*) на склонах теневых экспозиций, у выхода горных пород и в логах.

Сельскохозяйственные земли

44 — пашня.

Дополнительные знаки:

а — осоковые болота (*Carex caespitosa, C. acuta, C. vulpina*) в западинах с ивовыми зарослями (*Salix cinerea, S. viminalis, S. triandra*) на лугово-болотных почвах;

б — участие *Achnatherum splendens* в степных сообществах;

в — участие *Cotoneaster melanocarpus* в степных сообществах.

ЛИТЕРАТУРА

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

2. Авдеев В. Д. Каменистая степь Приуралья.— Бот. ж., 1979, т. 64, № 7, с. 928—942.

3. Александрова В. Д. Динамика растительного покрова.— В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964, т. 3, с. 300—450.

4. Алисов Б. П. Климаты СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с.

5. Балаш А. В., Зозулин Г. М. Об охране степных участков в Ростовской области.— В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., 1971, с. 227—229.

6. Билык Г. И., Ткаченко В. С. К вопросу об оптимальном режиме заповедности в степных заповедниках.— В кн.: Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО. Киев. Всесоюзное бот. о-во, 1973, с. 5—6.

7. Борисевич Д. В. Рельеф и геологическое строение.— В кн.: Урал и Приуралье. М., 1968, с. 19—81.

8. Борисов А. А. Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967, 296 с.

9. Борисова И. В., Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные закономерности (ботанико-географические) растительного покрова Северного Казахстана.— Изв. ВГО, 1957, т. 89, вып. 4, с. 309—321.

10. Бублиенко А. П. Ординационный анализ влияния пастьбы скота на травяной ярус снытиевых лесов Южного Урала. Уфа, 1978. 118 с.

11. Виноградов Б. В. Основные вопросы картирования пустынной растительности с использованием материалов аэросъемки.— В кн.: Принципы и методы геоботанического картирования. Л.; Наука, 1962, с. 215—222.

12. Виноградов Б. В. Картирование комплексов фрагментов растительных ассоциаций в полупустыне (М 1:30 000—1:100 000).— В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1966, с. 35—48.

13. Высоцкий Г. Степи Европейской России.— В кн.: Полная энциклопедия русского сельского хозяйства и соприкасающихся с ним наук. СПб, 1905, с. 397—443.

14. Геоботаническая карта СССР/Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавы. М 1 : 4000000. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
15. Геоботаническое районирование СССР /Под ред. С. Г. Струмилина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 150 с.
16. География Оренбургской области /Под ред. А. В. Ветрова, Н. В. Попова. Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1971. 73 с.
17. Геология СССР. Башкирская АССР и Оренбургская область /Под ред. М. Е. Ожиганова. М.: Недра, 1964, т. 13, ч. 1. 655 с.
18. Горчаковский П. Л. Красноуфимская лесостепь — ботанический феномен Предуралья.— Бот. ж., 1967, т. 52, № 11, с. 1574—1592.
19. Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. 285 с.
20. Горчаковский П. Л. Растительные ресурсы Оренбургской области и задачи их рационального использования.— В кн.: Задачи и перспективы развития экономики и культуры Оренбургской области. Секция 2. Охрана природы. Оренбург, 1974, с. 35—36.
21. Горчаковский П. Л. Тенденция антропогенных изменений растительного покрова Земли.— Бот. ж., 1979, т. 64, № 12, с. 197—1714.
22. Горчаковский П. Л., Крыленко Н. П. Степная растительность хребта Ирендык на Южном Урале.— В кн.: Новые данные о флоре и растительности Урала. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969, с. 3—58.
23. Горчаковский П. Л., Ромахина Н. П. Северный форпост степной растительности на предгорьях Урала (в пределах Красноуфимской лесостепи).— Зап. Свердл. отд. Всесоюзн. бот. о-ва, 1966, вып. 4, с. 37—52.
24. Горшкова А. А., Гринева Н. Ф. Изменение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима.— В кн.: Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977, с. 153—178.
25. Гуман М. А. Антропогенные изменения растительности Юго-Псковской области в голоцене (по палинологическим данным).— Бот. ж., 1978, т. 63 , 10, с. 1415—1429.
26. Дохман Г. И. Растительность Мугоджар. М.: География, 1954. 236 с.
27. Дохман Г. И. О системе диагностических признаков единиц растительности.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 5, с. 337—649.
28. Евсеев В. И. Теоретические предпосылки к рациональному использованию пастбищ в засушливой зоне. Оренбург, 1934. 32 с.
29. Евсеев В. И. Рациональная система использования пастбищ в сухой и засушливой степи. М.; Куйбышев, 1935. 77 с.
30. Евсеев В. И. Пастбища. Оренбург, 1937. 80 с.
31. Евсеев В. И. Пастбища Юго-Востока. Чкалов, 1954. 339 с.
32. Евсеев В. И., Слугина А. Ф. Отавы и их использование в засушливых и сухих степях.— В кн.: Кормодобывание. Оренбург, 1938, с. 43—104.
33. Ерохина А. А. Почвы Оренбургской области. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
34. Евсеев В. И., Слугина А. Ф. Сорные растения и борьба с ними. Чкалов: ОГИЗ, 1947. 135 с.
35. Жудова П. П. Опыт классификации степной растительности Башкирской АССР.— В сб.: Классификация растительности. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1961, с. 89—95.
36. Зданчук В. А., Артамонова А. И. Влияние выжигания на степную растительность и улучшение пастбищных угодий.— В кн.: Кормодобывание. Оренбург, 1938, с. 3—20.
37. Ильина И. С. Некоторые вопросы классификации растительности сухих степей Орского Зауралья.— Вестн. ЛГУ, 1963, № 18, с. 102.
38. Ильина И. С. Динамический принцип построения крупномасштабной геоботанической карты (на примере сухих степей Орского Зауралья).— В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1968, с. 21—37.
39. Исаченко Т. И. Растительность мелкосопочника Северного Ка-

захстана.— В кн.: Геоботаника. Т. 13, сер. 3, вып. 13. Л.: Наука, 1961, с. 133—197.

40. Исаченко Т. И. О картографировании серийных и микропоясных рядов, в долинах, озерных котловинах.— В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1967, с. 42—56.

41. Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана.— В кн.: Геоботаника. Т. 13, сер. 3, вып. 13. Л.: Наука, 1961, с. 133—397.

42. Казанская Н. С. Классификация антропогенных модификаций растительности с применением ординационного метода Л. Г. Раменского.— В кн.: Совещание по классификации растительности: Тезисы докл. Л.: Наука, 1971, с. 40—42.

43. Карамышева З. В. Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 1, с. 48—63.

44. Карамышева З. В. Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 8, с. 1185—1196.

45. Карамышева З. В. О петрофитно-литогенной комплексности растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника.— Бот. ж., 1961, т. 46, № 8, с. 1183—1185.

46. Карамышева З. В. Особенности и динамика растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника.— В кн.: Материалы казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Изд. АН СССР, 1961, с. 56—62.

47. Карамышева З. В. Растительность северо-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника.— В кн.: Геоботаника. Т. 13, сер. 3, вып. 13. Л.: Наука, 1961, с. 464—473.

48. Кнорринг О. Э. Растительность западного склона Южного Урала в бассейне реки Большого Ика.— В кн.: Растительность Общего Сырта и бассейна р. Большого Ика. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 325.

49. Коржинский С. И. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом положении и почвенном отношении. Ч. 1.— Труды Общества естествоиспытателей при Казанском ун-те, 1888, т. 18, вып. 5, 1881, т. 12, вып. 6.

50. Коржинский С. И. Следы древней растительности на Урале.— Изв. Имперской Акад. наук, СПб, 1894, № 1.

51. Краснитский А. М. Разработка теории заповедного дела — важнейшая задача охраны природы.— В кн.: Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО. Киев: Всесоюзное бот. о-во, 1973, с. 29—30.

52. Крашенинников И. М. Ботанико-географические группировки и геоморфология Южного Урала в их взаимной связи.— Ж. Новочеркасского отд. Русского бот. о-ва, 1919, т. 1, вып. 1.

53. Крашенинников И. М. Организация работ Южного геоботанического отряда Башкирской экспедиции Академии наук.— В кн.: Растительность Общего Сырта и бассейна р. Большого Ика. Л., 1932, с. 325.

54. Крашенинников И. М. Взаимоотношения леса и степи на южной окраине Уральской возвышенности.— В кн.: Землеведение. М.; Л.: 1937, т. 39, вып. 6, с. 497—525.

55. Крашенинников И. М. Основные пути развития Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене.— Сов. ботаника, 1939, № 6—7.

56. Крашенинников И. М. Общие физико-географические условия Башкирской АССР.—В кн.: Природные ресурсы Башкирской СССР. Т. 1, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 5—16.

57. Крашенинников И. М., Кучеровская-Рожанец С. Е. Растительность Башкирской АССР.— В кн.: Природные ресурсы Башкирской АССР. М.; Л., 1941, с. 154.

58. Куминова А. В. Сохранить генофонд современной флоры.— В кн.: Охрана растительности и проблемы озеленения. Новосибирск, 1971, с. 129.
59. Куминова А. В. Некоторые вопросы использования и охраны растительного мира.— В кн.: Растительный покров Хакассии. Новосибирск, 1976, с. 423.
60. Кучеровская С. Е. Растительность Башкирской части Общего Сырта.— В кн.: Растительность Общего Сырта и бассейна р. Б. Ика в пределах Башкирской АССР. М.; Л., 1932, с. 154.
61. Лавренко Е. М. Степи СССР.— В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 2, с. 1—266.
62. Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей.— В кн.: Растительный покров (пояснительный текст к геоботанической карте СССР). М.; Л., 1956, с. 595—730.
63. Лавренко Е. М., Семенова-Тян-Шанская А. М. Программа-инструкция по учету организации охраны ботанических объектов.— Бот. ж., 1969, т. 54, № 8, с. 1269—1277.
64. Ларин И. В. Краткое пособие по изучению естественных кормов. М.; Л.: Госиздат, 1930. 80 с.
65. Ларин И. В. Изучение влияния выпаса на растительность.— В кн.: Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным разведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. М.: Изд. АН СССР, 1952, с. 70—77.
66. Мильков Ф. Н. Чкаловские степи. Чкалов, 1947. 91 с.
67. Мильков Ф. Н. Очерки физической географии Чкаловской области. Чкалов, 1951. 222 с.
68. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
69. Неуструев С. С. Естественные районы Оренбургской губернии. Оренбург, 1918. 196 с.
70. Никонова Н. Н., Троценко Г. В., Шарафутдинов М. И. и др. Кормовые угодья Красноуфимского района Свердловской области.— В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, ч. 1, с. 44—45.
71. Новопокровский И. В. Материалы для познания растительности. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 139 с.
72. Пачоский И. Описание растительности Херсонской губернии. Ч. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с.
73. Погодина Г. С., Розов Н. Н. Почвы.— В кн.: Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968, с. 167—210.
74. Почвенно-географическое районирование СССР/Под ред. Е. И. Иванова, П. А. Летунова. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 422 с.
75. Почвы Оренбургской области/Под ред. В. Д. Кучеренко. Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1972. 126 с.
76. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 629 с.
77. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники.— Бот. ж., 1952, № 2, с. 181—201.
78. Рачковская Е. М. Опыт крупномасштабного геоботанического и биокомплексного картирования.— В кн.: Материалы казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Наука, 1961, с. 56—62.
79. Рожанец М. И., Кучеровская-Рожанец С. Е. Почвы и растительность Оренбургской губернии. Оренбург, 1928. 57 с.
80. Кучеровская-Рожанец С. Е. Очерк растительности Оренбургской губернии.— Вестн. просвещения, Оренбург, 1926, № 10 (13), с. 47—62.
81. Савоськина Р. П. Растительность Губерлинского мелкосопочника.— В кн.: Материалы итоговой научной конференции Оренбургского пединститута им. В. П. Чкалова за 1960—1961 уч. год. Оренбург, 1962, с. 62—64.
82. Савченко И. В. Изменение ковыльных пастбищ Забайкалья под влиянием выпаса.— Бот. ж., 1972, т. 53, № 9, с. 1133—1137.

83. Справочник по климату СССР. Оренбургская область. М.: Метеоиздат, 1966; 1968.
84. Сукачев В. Н. Введение в учение о растительных сообществах. СПб, 1915. 127 с.
85. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). М.; Л.: Книга, 1928. 232 с.
86. Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 460 с.
87. Федорович Б. А. Схема природного районирования.— В кн.: Казахстан. М.: Наука, 1969, с. 289—307.
88. Федченко Б. А., Гончаров Н. Ф. Очерк растительности восточной части Оренбургской губернии.— Труды Главного ботанического сада, 1939, т. 46, вып. 1, с. 3—110.
89. Физико-географическое районирование СССР/Под ред. Н. В. Гвоздецкого. М.: Изд-во МГУ, 1968. 575 с.
90. Хоментовский А. С. Образование угольных месторождений во впадинах оседания, связанных со сводами соляных структур краевого прогиба Южного Урала и северо-восточной окраины Прикаспийской впадины.— В кн.: Специальные вопросы карстоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 184 с.
91. Хоментовский А. С., Чибилев А. А., Рябинина З. Н., Баканин В. В. О создании Оренбургского степного заповедника.— География и природные ресурсы, 1980, № 4, с. 162—166.
92. Хомутова М. С. Растительность Зауралья Чкаловской области.— Уч. зап. МГПИ им. Ленина, 1956, т. 47, вып. 3, с. 5—41.
93. Хомутова М. С. Ковыльные степи Зауралья Оренбургской области.— Уч. зап. МГПИ им. Ленина, 1965, т. 212, с. 58—81.
94. Шашко Д. И. Агроклиматическое районирование СССР. М.: Колос, 1967. 335 с.
95. Шенников А. П. О конвергенции среди растительных ассоциаций.— В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929, с. 101—109.
96. Шенников А. П. Луговая растительность СССР.—В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, т. 1, с. 429—647.
97. Dasmann R. F. et al. Ecological principles for economic development. London; N. Y., 1975, p. 123—177.
98. Falinski J. B. Synanthropization of plant cover. II. Synanathropic flora and vegetation of towns connected with their natural condition, history and function.— In: Mater. zalk. fitosoc. stos. Warszawa — Bialowieza, 1971, № 2, p. 21—37.
99. Hadac E. Ruderal vegetation of the Broumov basin as an indicator of human activities in this region.— Acta Bot. Slovaca, ser. A, 1978, v. 3, p. 431—434.
100. Soran V., Boscain N. Genofondul mondial ca resoursa naturala si problema ocrotirii lui.— Oclurotorey natur, 1974, v. 18, N 1, p. 15—21.
101. Tommaso S. Le risorte genetiche vegetali, I. Principi, realta, problemi.— G. bot. ital., 1974, v. 108, N 5, p. 247—257.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

Г. В. ТРОЦЕНКО

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ГОРЫ КОСЬВИНСКИЙ КАМЕНЬ

Бриофиты, в особенности листостебельные мхи,— важный компонент растительного мира любого региона — наименее изученная группа. Без знания флористического состава, экологии, распространения мохообразных никакое изучение флоры и растительности не может быть полным.

Специальные бриологические исследования на территории горы Косьвинский Камень не проводились, но отдельные сборы мхов осуществлялись [15, 16, 23, 26, 27, 29, 30]. Мхи, собранные М. М. Сторожевой, П. Л. Горчаковским, А. М. Волковой, Е. А. Шуровой, Г. В. Троценко, хранятся в гербарии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. П. Л. Горчаковский [10] занимался изучением флоры и растительности Северного Урала в 1948—1964 гг.

Собранный нами в 1978 г. гербарий составляет 600 образцов. Некоторые виды взяты многократно — по 10—15 раз. В сочетании с литературными данными это позволяет уверенно говорить о достаточно полной выявленности видового состава бриофлоры горы Косьвинский Камень, которая является частью Кытлымского горного массива, расположенного в зоне современного водораздела южной части Северного Урала между 60 и 59° с. ш. Рельеф массива сильно расчленен. Склоны гор крутые, покрытые крупноглыбовыми россыпями, которые отдельными языками спускаются иногда до самых подножий. Россыпи нельзя считать неподвижными [6]. Реки имеют трогообразные долины, заполненные глыбовым материалом. Мощность отложений 10 м и более. Возможно, это морены местных ледников, существовавших здесь в позднечетвертичное время [13].

В геоморфологическом отношении массив, по мнению большинства геологов [3, 7, 34], представляет собой эрозионный останец и относится к области останцево-горносопочных возвышенностей Восточной Предуральской гряды. В геологическом отношении Кытлымский массив относится к платиноносному поясу и расположен в зоне Уральского разлома, который яв-

ляется одним из центров магматизма и метаморфизма. Косьвинский Камень, расположенный в юго-западной части этого массива, представляет собой обособленную пирамидальную гору [32] с абсолютной высотой 1519 м над ур. м. От других гор массива она отчленена долинами рек Косьвы и Лобвы.

Центральная часть Косьвинского Камня сложена оливиновыми пироксенитами с многочисленными мелкими и одним крупным неправильной формы дунитовым телом, расположенным в 3,5 км к востоку от вершины, и слагает восточный отрог горы — Косьвинское плечо. Наибольшие его размеры 2,5×2,5 км. Платиноносными логами оно вскрыто на глубину 200—250 м. В привершинной части Косьвинского Камня расположены мелкие дунитовые тела. Пироксениты окружают дунитовое тело, образуя языки главным образом на северном склоне Косьвинского Камня и на его южных отрогах среди массивных оливиновых пироксенитов, длина которых не превышает нескольких десятков метров. В дунитах наблюдается вкрапленность пироксена, а в пироксенитах — участки метадунитового состава [14].

Содержание мелкоземистого материала в высокогорьях незначительно. Тонкий материал количественно подавляется массой крупноглыбового (влияние морозного выветривания) и щебнисто-глыбового элювиального. Элювиальные глыбы и обломки слагают курумы диаметром от 10—15 см до 1,5—2,5 м. Между глыбами наблюдается иногда скопление суглинка, образующегося за счет выветривания пород. Мощность таких суглинистых отложений не более 20 см. Наиболее интенсивно выветривание происходит там, где крутой склон переходит в горизонтальную поверхность нагорной террасы — в месте наибольшего скопления снега [4]. Интенсивность выветривания зависит от физико-механических свойств пород, слагающих массив.

Характеристика климата затруднена из-за отсутствия метеостанции в районе исследования. Данные метеостанций Карпинск (высота 100 м над ур. м.), Верхняя Косьва (317 м), Растес (370 м) значительно различаются в связи с разным их местоположением [24, 25]. Влияет на климат и сложный рельеф. Поэтому мы ограничимся самыми общими положениями.

Климат западного склона умеренно континентальный, а восточного — резко континентальный [19]. Пестрая климатическая картина в высокогорьях зависит также от крутизны склонов, массивности гор, крутизны и экспозиции мезо- и микросклонов. С высотой увеличивается суммарная радиация. Южные склоны получают тепла больше, чем северные. Крутизна усиливает радиационные различия на склонах разной ориентации: пологие северные склоны получают тепла и зимой, и летом больше, чем крутые, южные — только летом. Западные склоны приближаются к южным и получают больше тепла, чем восточные.

Средняя многолетняя годовая температура в высокогорьях Урала равна нулю. В горных тундрах безморозный период составляет всего 40—50 дней. Характерны резкие суточные колебания температуры, часты летние заморозки. В июле в пасмурные дни температура на вершинах Северного Урала не превышает 8—10° [11]. Здесь преобладают ветры западного направления. Выше границы леса скорость ветра значительно возрастает, особенно зимой. Летом ветры оказывают иссушающее действие.

Годовое количество осадков в наиболее высоких местах Урала превышает 800 м [21]. По степени увлажнения горная часть Урала относится к зоне избыточного увлажнения. В связи со сложным рельефом распределение осадков в горах неравномерное. Наибольшее количество осадков выпадает летом, но особенно неравномерно они распределяются на западном и восточном склонах зимой. Большее количество осадков на западном склоне обусловлено подъемом воздушных масс, а также более интенсивной конвекцией вследствие шероховатости рельефа. На восточном склоне за счет нисходящих токов воздуха размывается облачность, отсутствует конвекция и уменьшается выпадение осадков. Летом определенную роль в поступлении влаги играет конденсация водяных паров в толще каменных россыпей [22].

В высокогорьях велика облачность. Повторяемость пасмурной и дождливой погоды летом в горных тундрах 38—53 %, а в поясе гольцовых пустынь 25—30 % [29]. Вершина Косьвинского Камня чаще, чем другие в Кытлымском массиве, покрыта облаками. Относительная влажность воздуха за вегетационный период в среднем равна 80 %. Часты росы и иней. Даже летом в высокогорьях возможны снегопады. До июля сохраняются пятна снега в основании террас в привершинной части. Утренние заморозки начинаются в середине августа. На вершинах снег ложится с конца сентября—октября и уже не стаивает. В горах севера Свердловской области при подъеме на каждые 100 м мощность снежного покрова увеличивается в среднем на 17—18 см. По данным В. П. Бухменова [5], в первой декаде января на западных склонах Тылайского и Конжаковского Камней глубина снежного покрова 70—85 см, а на восточных 13—30 см. С открытых мест, лишенных леса, а также с крутых склонов снег сдувается. Таяние снега сопровождается эрозией склонов и сильным подъемом воды в реках.

Крупных рек в пределах Кытлымского массива нет, так как он находится на водоразделе и включает в себя с одной стороны р. Косьву с притоками (бассейн Камы), с другой — реки Лобву и Какву с притоками (бассейн Оби). Почти все реки имеют горный характер, режим их непостоянен и зависит от количества атмосферных осадков. Талые снеговые воды как источник питания составляют 53—57 % [20]. Дождевое питание занимает второе место.

Глубина залегания почвенно-грунтовых вод в подгольцовом поясе Косьвинского Камня не более 1 м [22], они часто выходят на поверхность среди каменных россыпей.

На Косьвинском Камне наблюдается ряд последовательных стадий почвообразования. В горных тундрах на крупноглыбовых каменных россыпях имеют место начальные этапы образования почв в связи с разрушением породы и накоплением мелкозема. На горизонтальных или слабо наклоненных поверхностях террас аккумулируется щебень, образуется примитивная аккумулятивная почва. Разложение растительных остатков идет медленно, поэтому почва состоит в основном из торфянистой массы с незначительным включением минеральных частиц [28]. Четкого разделения такой почвы на горизонты нет, но на горизонтальных поверхностях каменных глыб иногда можно обнаружить под перегнойно-торфянистым слоем слой минеральных частиц. Иногда они интенсивно вымываются, аккумулируясь в переотложенном виде на горизонтальных поверхностях террас, а чаще — в основании склонов. Торфянистая масса аккумулирует влагу и усиливает процесс разрушения породы. П. Л. Горчаковский [11] отмечает, что горно-тундровые почвы высокогорий Урала имеют характер почвоэлювия и сильно кислую реакцию. На горизонтальных поверхностях террас эти почвы каменисты, особенно на дунитах Косьвинского плеча.

Дунитовые горно-луговые почвы имеют признаки почвоэлювия. Реакция почв близка к нейтральной (pH 6,2—6,5), количество гумуса в верхних горизонтах достигает 6—7 %. Почвы плотные, очень влажные, механический состав среднесуглинистый [22].

В редколесьях при увеличении мохового покрова дерновые горно-луговые почвы превращаются в дерновые горно-лесные и горно-луговые оподзоленные, характерные для подгольцового пояса [2]. Под лесами формируются бурые таежные почвы с отсутствием или слабым проявлением оподзоливания, накоплением ила в верхних горизонтах, равномерным распределением по профилю поглощенных оснований, накоплением железа в верхних минеральных горизонтах [31]. Дерновые горно-лесные почвы характеризуются наличием гумусового горизонта зернистой структуры мощностью 20—25 см. Лугам подгольцового пояса свойственны дерновые горно-луговые почвы. Под горными тундрами почвы горнотундровые, слабо дифференцированные на горизонты.

Кытлымский массив находится в бореально-лесной (таежной) зоне на границе подзон северной и средней части тайги [9]. Леса прилегающих равнин и нижних уровней гор близки к лесам подзоны средней тайги, выше 700 м над ур. м. они имеют северотаежный облик. Для высшей растительности района характерна четко выраженная высотная поясность. На склонах Кытлымского массива прослеживаются следующие высотные

пояса: горно-лесной, подгольцовый, горнотундровый с фрагментами холодных гольцовых пустынь [10, 11].

В горно-лесном поясе преобладают еловые леса, встречаются елово-пихтово-кедровые и березняки. Леса разрежены (сомкнутость крон 0,3—0,5), в травяно-кустарничковом ярусе преобладают арктические кустарнички [29]. Горно-лесной пояс поднимается до 850—900 м.

Леса подгольцового пояса низкорослы (от 5—8 до 10 м высоты), носят характер криволесий и мелколесий [12]. В напочвенном покрове велика роль мхов и лишайников. Многочисленны участки лугов, сложенных в основном мезофитами и мезогигрофитами горных тундр, особенно каменных россыпей. Пояс достигает 1000 м над ур. м.

Горные тундры имеют мелкую пятнистость [15]. Значительные площади занимают скалистые останцы и каменные россыпи, где отчетливо проявляется зависимость растительности от состава пород [8, 11, 16, 17, 18, 26, 27]. Для растительных сообществ останцов и россыпей характерна разреженность растительного покрова, ярко выражены комплексность и мозаичность.

На дунитовом плече Косьвинского Камня и по крутым склонам на мелкоземистых пятнах с включением щебня располагаются лишайниковые тундры. Когда заканчивается перемещение обломочного материала, то лишайниковые тундры сменяются кустарничково-моховыми. На дунитах развитый моховой покров отсутствует. Здесь более характерны лишайниково-кустарничковые тундры. С увеличением мощности почвы и улучшением условий увлажнения формируются кустарниково-моховые горные тундры. В пределах Кытлымского массива фрагменты пояса холодных гольцовых пустынь связаны с наиболее высокими вершинами [30]. Растительные сообщества отличаются однообразием и бедностью флористического состава. Немногочисленные сосудистые растения и мхи обитают в расщелинах между глыбами.

Ниже дан список видов мхов, встречающихся на горе Косьвинский Камень. Виды мхов в конспекте расположены по системе Флейшера-Бротеруса с учетом изменений, принятых во флористических работах советских биологов [1, 33]. После названия перечисляются местонахождения на основании собранных гербарных образцов, указывается характер местообитания, наличие спорогонов, приводятся литературные источники, в которых вид дан для территории горы Косьвинский Камень.

Степень распространения приводится по следующей шкале в порядке убывания: очень часто→часто→рассеянно→изредка→довольно редко→редко.

Систематический список включает 139 видов из 62 родов и 30 семейств (печеночники не учитывались). Наиболее крупные семейства: Dicranaceae и Bryaceae — 17, Sphagnaceae — 14, Amblystegiaceae — 12, Polytrichaceae — 11, Grimmiaceae — 9, Mnia-

ceae — 8, Hypnaceae — 6, Bartramiaceae — 5, Brachytheciaceae и Leskeaceae — 4; четыре семейства представлены тремя видами, пять — двумя, десять — одним.

По числу родов, представленных в бриофлоре региона, семейства распределяются следующим образом: Dicranaceae — 7, Bryaceae и Amblystegiaceae — 5, Grimmiaceae и Leskeaceae — 4, Ditrichaceae, Bartramiaceae и Thuidaceae — 3, шесть семейств включают два рода, в остальных семействах содержится по одному. Наиболее многочисленны по числу видов следующие роды: *Sphagnum* — 12, *Bryum* — 11, *Polytrichum* — 10, *Dicranum* — 9, *Mnium* — 6, *Hypnum* — 5, *Grimmia* и *Drepanocladus* — 4. Пять родов содержат 3 вида, 12 — два, остальные — по одному виду.

КЛАСС MUSCI

ПОДКЛАСС SPHAGNIDAE

СЕМЕЙСТВО SPHAGNACEAE

Sphagnum magellanicum Brid. Встречается изредка в еловых редколесьях и кустарничково-зеленомошной тундре.

Sph. compactum DC. Встречается часто на заболачивающихся участках в низинках и на склонах, в кустарничковых, лишайниковых и моховых тундрах, на болотах. Мезотрофный гигрофит.

Sph. squarrosum Crome. В кустарничковой тундре, заболачивающихся лесных сообществах распространен рассеянно. Местами в сфагново-осоковых болотах.

Sph. teres (Schimp.) Angstr. Встречается обычно в сфагново-осоковых болотцах, на пологих склонах в кустарничковой тундре. Эвтотрофный гигро- и гидрофит.

Sph. lindbergii Schimp. Довольно часто в сфагново-осоковых болотах, редко в гипново-осоковых и на заболоченных минеральных грунтах. Мезотрофный гидрофит.

Sph. riparium Angstr. Местами довольно часто в сильно увлажненных сфагновых болотах, по склонам с.-з., в заболоченных участках елового редколесья. Мезотрофный гидрофит.

Sph. jensenii H. Lindb. Рассеянно в сфагново-осоковых болотах, преимущественно на слабых повышениях микрорельефа гипново-сфагново-осоковых болот. Мезотрофный гидрофит.

Sph. balticum Puss. Нечасто в мохово-осоковой тундре, в сильно заболоченных сосновых криволесьях подгольцового пояса. Олиготрофный гигро- и гидрофит. К. Н. Игошина [15] указывала его для болотистых моховых тундр.

Sph. angustifolium C. Jens.— *Sph. parvifolium* (Sendtn.) Warnst. Часто в заболоченных лесах, в кустарничково-сфагновых болотах, реже в ивняках (кустарниках) по берегам ручьев. Мезо-олиготрофный гигрофит. П. Л. Горчаковский [10] указывает для зарослей кустарников.

Sph. girgensohnii Russ. Встречается часто в еловых, елово-березовых редколесьях, по окраинам гипново-осоковых, травяно-моховых болот, реже — в сосновых редколесьях. Образует подушки в углублениях на склонах. Мезотрофный гигрофит. П. Л. Горчаковский [10] указывает для гольцов, зарослей кустарниковых ив.

Sph. fuscum (Schimp.) Klinggr. Часто в сосновых редколесьях, на кочках в кустарничково-моховых и мохово-лишайниково-осоковых тундрах. Мезогигрофит. К. Н. Игошиной [15, 16] описан для болотистых моховых тундр.

Sph. warnstorfianum Du Rietz. Наиболее часто встречаемый вид сфагнов в заболоченных и заболачивающихся ценозах, в травяных лесах, на приручьевых луговинах и в тундре с моховым покровом. Эвтрофный гигрофит. По данным [15], характерен для болотистых моховых тундр.

Sph. nemoreum Scop. Довольно часто в заболоченных елово-пихтово-березовых лесах, на крутых каменистых склонах образует пятна-подушки, на лугах, на разнотравно-кустарниковых лужайках. Мезо-олиготрофный гигрофит.

Sph. quinquefarium (Lindb.) Warnst. Редко на верхних частях кочек в кустарничково-моховой и ерниковой тундрах на высоте 970—1070 м над ур. м.

ПОДКЛАСС ANDREAEACEAE

СЕМЕЙСТВО ANDREAEACEAE

Andreaea rupestris Hedw. Изредка по приручьевым лужайкам. Наиболее часто встречается как пионер зарастания каменистого субстрата (минуя стадию накипных лишайников), на валунах и глыбах коренных пород; на склонах и скалах, периодически умеренно увлажняемых стекающими водами. Однако занимает незначительные площади, произрастая мелкими дерновинками. Очень полиморфный вид. По данным [10] характерен для скал габбро и пироксенитов, гольцов.

ПОДКЛАСС BRYIDAE

СЕМЕЙСТВО POLYTRICHACEAE

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. B. Нередко на слегка заросших или голых горизонтальных поверхностях уступов, на сухих скалах, в тундрах кустарничковых и лишайниковых, на заросших галечниках; в луговинах, где разрежен травянистый и моховой покров; в местах с долго залеживающимся снегом. Мезофит. П. Л. Горчаковский [10] указывает для гольцов и галечников.

Polytrichum alpinum Hedw. Встречается очень часто в условиях умеренного и даже повышенного увлажнения на валеже

среди кустарников, в травяных лесах, на луговинах, в моховых, мохово-лишайниковых тундрах; часто на покатых и крутых склонах, по расщелинам, увлажняемым постоянно стекающими водами. Довольно часто встречается со спороносами. Мезотрофный мезофит. Игошина К. Н. [15, 16] указывала для пятен крупнотравья, для разнотравно-дерновинных, лугово-моховых и моховой тундр.

P. gracile Sm. Изредка по кочкам в заболоченных лиственничных редколесьях, березняках, ивняках, на болотах, сырой торфянистой почве. Мезотрофный гигрофит.

P. commune Hedw. Часто по влажным, слабо заболачивающимся лесам (ельникам, березнякам, особенно с черничным или травяным покровом). Нередко в долинных болотах, в тундрах (моховых, мохово-сфагновых, крупнобугристых, разнотравно-гилокомиевых, мохово-лишайниково-осоковых). Гигромезофит. По данным К. Н. Игошиной, встречается в хвойном криволесье, по данным Т. В. Фамелис — в березово-еловых лесах склонов и мохово-лишайниково-осоковых тундрах горно-тундрового пояса, разнотравно-гилокомиевых тундрах. П. Л. Горчаковский [10] указывает для высокотравья лиственничных редколесий разнотравных и зарослей ольхи.

P. swartzii Hartm. Изредка по краям осоково-гипновых, осоково-сфагновых болот, в ивняках. Мезогигрофит.

P. jensenii Hag. Собран один раз среди гилокомиевой тундры на вершине. П. Л. Горчаковский [10] указывает для зарослей кустарниковых ив.

P. horvegicum Hedw. Встречается на местах с позднотающим снегом, довольно редко в поясе тундр и гольцов, на обломках горных пород. П. Л. Горчаковский [10] указывает для гольцовых пустынь.

P. juniperinum Hedw. Повсюду очень часто. Характерен для сообществ на сухих, бедных почвах: сосновые редколесья, лишайниковые березовые криволесья, сухие редкотравные луговины, кустарничково-лишайниковые тундры, на сухих склонах при слабо задернованном субстрате. Нередко на сухих скалах со слоем мелкозема. Олиготрофный мезоксерофит. Фамелис Т. В. указывает для березового криволесья крупнотравного, кустарничково-моховой тундры, П. Л. Горчаковский [10] — для лугов на вершинах и покатых склонах.

P. strictum Sm. Довольно часто в сообществах на торфянистых почвах в заболачивающихся и заболоченных (сфагновых) лиственничных и березовых редколесьях (криволесьях), в моховых, мохово-лишайниковых тундрах. Реже в кустарничково-лишайниковых, ерниковых тундрах, ивняках и лугах. Олиготрофный гигромезофит. Игошина К. Н. [15] указывала для болотистых моховых тундр, по данным П. Л. Горчаковского [10], встречаются в лиственничных редколесьях, осоково-пушицевых тундрах.

P. piliferum Hedw. Очень часто на сухих местах: в сухих лишайниковых березняках и березовых криволесьях, кустарничковых, мохово-лишайниковых и моховых тундрах (на пятнах со слабо развитой моховой дерновиной), на склонах с не очень тонким слоем мелкозема. Вид, заселяющий мелкозем на первых стадиях его зарастания. Ксерофит. К. Н. Игошина [15] указывала для моховых тундр.

P. hyperboreum R. Br. Встречается рассеянно, выше границы леса в мохово-лишайниковых, кустарничково-лишайниковых, кустарничковых, реже — в моховых тундрах. Мезофит, выносящий значительную сухость почв, но хорошо развивается в условиях более умеренной влажности.

СЕМЕЙСТВО DITRICHACEAE

Ditrichum flexicaule (Schleich.) Hampe. Довольно часто встречается на периодически влажных местах, в различных типах тундр, на болотах с очень близким минеральным грунтом. Реже встречается на сухих скалах. Изредка со спорогонами. Полиморфный вид. Мезо- и гигрофит. К. Н. Игошиной [15] указан для каменистых горных тундр.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. Очень часто на слабозадернованном, умеренно или слабо увлажняемом субстрате в сосновых редколесьях, березовых криволесьях и кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и других тундрах, реже — в еловых лесах на валеже. На склонах со слоем мелкозема, на скалах. Космополит. Полиморфный вид, пионер зарастания мелкозема. Часто со спорогонами, споры созревают в июле.

Distichium capillaceum (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. Встречается рассеянно в различных типах тундр, на болотцах, на камнях в ручьях, во влажных ивняках. Гигромезофит; не встретился в сухих местообитаниях.

СЕМЕЙСТВО DICRANACEAE

Dicranella subulata (Hedw.) Schimp. Изредка на слабозадернованном мелкоземе, особенно на крутых умеренно увлажняемых склонах, в мохово-лишайниковых тундрах. Экземпляры со спорогонами.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. Очень часто на валунах и каменных глыбах, на скалах. Распространенный вид каменистых субстратов. Реже в моховых и мохово-лишайниковых, лишайниковых тундрах, ольховниках. Экземпляры со спорогонами. П. Л. Горчаковский [10] указывает для холодных гольцов.

Oncophorus compactus (Br., Sch. et Gmb.) Limpr. Рассеянно по влажным скалам или камням с тонким слоем мелкозема или торфянистой почвы, в различных типах тундр, на луговинах. Многие экземпляры со спорогонами.

Kieria blyttii (Br., Sch. et Gmb.) Broth. Довольно часто произрастает на валунах, камнях с тонким слоем мелкозема, в кустарничковых тундрах и в местах с долго залеживающимся снегом. Часто со спорогонами.

K. glacialis (Berggr.) Hag. Часто встречается на влажных местах со сравнительно поздно стаивающим снегом, где нередко образует почти сплошной покров, чистый или с небольшой примесью других видов, во влажных моховых, мохово-кустарничковых, заболоченных (сфагновых) тундрах, зарослях карликовой березки, на редкотравных луговинах, иногда на скалах. В основном стерильные экземпляры. П. Л. Горчаковский [10] указывает для скал и гольцов.

Dicranum elongatum Schleich. pr. p. Встречается довольно часто на влажных, слабо дренируемых местах: во влажных моховых тундрах по склонам, в мохово-лишайниковых тундрах на плече, на скалах (на торфе), на луговинах. Очень полиморфный вид. К. Н. Игошиной [15] указан для болотистых моховых тундр.

D. groenlandicum Brid. Изредка на влажных, особенно заболоченных почвах (сфагновые болотца), редко на каменных россыпях. К. Н. Игошина [15] указывала для лесов субальпийского пояса.

D. fuscescens Turn. Довольно часто на гнилой древесине и валеже, в редколесьях, кустарниковых зарослях, моховых тундрах, на покрытых почвою затененных скалах. Собран со спорогонами, созревают споры в июле. К. Н. Игошиной [15] указан для болотистых моховых тундр, моховых горных тундр.

D. congestum Brid. Один из наиболее распространенных видов, встречается очень часто в условиях умеренного, реже слабого увлажнения, а также на гниющей древесине: в сосновых, еловых, елово-березовых и березовых лесах; реже — в моховых и мохово-кустарничковых, лишайниковых тундрах, среди каменистых россыпей (между камнями). Олигомезотрофный мезофит. Несколько экземпляров со спорогонами. К. Н. Игошиной [15] указан для болотистых моховых, лугово-моховых, моховых горных, мохово-лишайниковых, каменистых тундр, для пятен крупнотравья, П. Л. Горчаковским [10] — для скал габбро и пироксенитов, кустарничково-моховых тундр, горнотундровых лугов на террасовых уступах, для лиственничных редколесий, зарослей ольхи кустарниковой, холодных гольцов.

D. spadiceum Zett. Встречается очень часто в условиях хорошего дренажа при невысокой кислотности субстрата, выше границы леса. Характерен для моховых (как влажных, так и

сухих) тундр; часто встречается в мохово-кустарничковых, кустарничковых, мохово-лишайниковых, реже — в лишайниковых тундрах. Довольно часто на луговинах, особенно с хорошо развитым моховым покровом, среди каменных россыпей, изредка — среди березового криволесья и в заболачивающихся ольшаниках. Особи только стерильные. Эвтрофный и мезотрофный светолюбивый мезофит с амплитудой от гигрофитных до почти ксерофитных условий. К. Н. Игошиной [15] указан для моховых горных тундр.

D. majus Turn. Распространенный вид. Встречается часто и на склонах, и на задернованном плато. Произрастает в условиях несколько повышенного увлажнения в примеси с *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* в еловых и березовых криволесьях, ерниковых зарослях, моховых и мохово-кустарничковых тундрах. Изредка образует дерновинки в углублениях между камнями среди каменистых россыпей. Мезотрофный мезофит.

D. scoparium Hedw. Распространенный вид, очень полиморфный. Очень часто встречается на свежих и сухих почвах как на плато, так и на вершине горы: в еловых, березовых и смешанных криволесьях, реже в кустарниковых, мохово-кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и лишайниковых тундрах, изредка — в редкотравных луговинах, на скалах с тонким слоем мелкозема, довольно редко на кочках среди болотин вокруг кустарников. В лесах встречается не только на почве, но и на валеже и пнях вместе с *D. congestum*. Мезотрофный мезофит. К. Н. Игошиной [15] указан для моховых и мохово-луговых тундр, П. Л. Горчаковским [10] — для лиственничных редколесий с подлеском из карликовой березки, лиственничных редколесий травяных и зарослей ольхи кустарниковой.

D. polysetum Mich. Распространенный вид. Встречается рассеянно на лесной почве или на гнилых стволах, на покрытых мелкоземом скалах, изредка по кочкам на болотах.

D. affine Funck. Распространенный вид как на сухих минеральных грунтах, так и на заболачивающихся. Довольно часто — в березовых криволесьях, в кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и моховых тундрах, на мокрых скалах, на сырых горных склонах, редко — в елово-березовых лесах. Олиго-мезотрофный мезофит.

Paraleucobryum enerve (Thed.) Loeske. Изредка выше границы леса. Наиболее характерные местообитания: мохово-кустарничковые, кустарничковые и моховые тундры, между камнями в каменистых россыпях. Мезотрофный ксеро-мезофит.

P. longifolium (Hedw.) Loeske. Полиморфный вид. Встречается изредка на камнях, валунах, у подножия стволов деревьев. Везде стерильный.

Fissidens osmundoides Hedw. Довольно редко встречается на скалах с тонким слоем мелкозема или торфа, на торфянистой

почве, в заполненных мелкоземом трещинах скал. Эвтрофный гигрофит — тенелюб.

ПОРЯДОК POTTIALES
СЕМЕЙСТВО POTTIACEAE

Tortula ruralis (Hedw.) Crome. Довольно часто на сухих местах, на песчаной почве, на покрытых мелкоземом скалах в тундрах, на луговинах по крутым склонам. Широко распространенный вид.

T. norvegica (Web.) Lindb. Встречается редко на почве, камнях, на каменистых склонах, луговинах, осыпях, по кочкам среди кустарничковых тундр.

СЕМЕЙСТВО TRICHOSTOMACEAE

Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr. Встречается рассеянно на влажных скалах с тонким слоем мелкозема, на камнях, лугах, в сухих кустарничковых тундрах.

T. fragilis (Hook. et Wils.) Limpr. Встречается чаще, чем предыдущий вид, в тех же местах; изредка — на луговинах и во влажных моховых тундрах.

ПОРЯДОК GRIMMIALES
СЕМЕЙСТВО GRIMMIACEAE

Hydrogrimmia mollis (Br., Sch. et Gmb.) Loeske. Встречается редко на местах с периодическим увлажнением, в местах позднего таяния снега, на камнях с тонким слоем мелкозема.

Schistidium apocarpum (Hedw.) Br. et Sch. Встречается довольно редко на скалах и камнях различных пород, каменных осыпях, в моховых и лишайниковых тундрах.

Grimmia doniana Sm. Встречается часто на валунах, глыбах коренных пород, на сухих камнях.

G. ovalis (Hedw.) Liddb. Встречается часто на сухих и редко — на влажных скалах и камнях, каменных россыпях.

G. funalis (Schwaegr.) Br. et Sch. Встречается часто на скалах, камнях сухих и влажных. Все без спорогонов. В зависимости от изменения условий местообитания образует формы роста, которые отличаются длиной волоска у листьев.

G. muehlenbeckii Schimp. Редко по каменистым россыпям, на сухих камнях. Экземпляры с выводковыми почками.

Rhacomitrum microcarpum (Hedw.) Brid. Встречается часто на сухих, значительно реже на влажных камнях, глыб среди каменистых россыпей и на мелких и крупных камнях среди лесных криволесий, тундр. Образует много форм. К. Н. Игошиной [15] указан для разнотравно-дерновинных тундр, пятен крупнотравья, П. Л. Горчаковским [10] — для холодных гольцовых пустынь.

R. canescens (Hedw.) Brid. Встречается часто в местах со слабо развитым растительным покровом: на почве, скалах, камнях и каменных россыпях, на лугах, реже — в условиях значительного увлажнения, в мохово-лишайниковых, кустарничково-лишайниковых, кустарничковых и редко — в моховых тундрах.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. Один из распространенных видов мхов. Нередко выступает как эдификатор мохово-лишайниковых тундр; обычен в кустарничково-лишайниковых тундрах, реже — в моховых. Часто встречается на камнях, особенно в углублениях среди каменистых россыпей, на плоских и наклоненных поверхностях скал, редко — в гипновых болотах. Только в стерильном состоянии. Очень изменчив по мощности стеблей, обилию боковых укороченных веточек — экологические формы. К. Н. Игошиной [15] указан для болотистых моховых, моховых, каменистых, лишайниковых, мохово-лишайниковых тундр, П. Л. Горчаковским [10] — для каменистых россыпей, скал.

ПОРЯДОК FUNARIALES

СЕМЕЙСТВО FUNARIACEAE

Funaria hygrometrica Hedw. Встречается рассеянно на обнаженной почве лугов, тундр, на скалах, в местах с нарушенным почвенным покровом. Распространение его связано с деятельностью человека.

СЕМЕЙСТВО SPLACHNACEAE

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Br. et Sch. Встречается довольно часто на почве, в трещинах скал, на валунах, среди различных типов тундр и слабо увлажняемых участков болот. В большинстве случаев со спорогонами.

ПОРЯДОК EUBRYALES

СЕМЕЙСТВО BRYACEAE

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils. Встречается довольно часто в пределах лесного пояса на слабо задернованном субстрате: на старых кострищах, в кустарниках. Нередко произрастает на умеренно увлажняемых участках болот, на обнаженных почвах моховых тундр. Чаще всего со спорогонами. Широко распространенный вид.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. Встречается очень часто в условиях затенения или при повышенной влажности воздуха, на скалах (в бороздках с мелкоземом), в лесах и криволесьях, на луговинах, на корнях деревьев и на валеже; реже — в углублениях среди сообществ тундр, особенно лишайниковых. Широко распространенный полиморфный вид, часто со спорогонами. К. Н. Игошина [15] указывает его для пятен крупнотравья

(луговины), П. Л. Горчаковский [10] — для скал габбро и пироксенитов.

P. crudoides (Sul. et Lesq.) Broth. Встречается редко среди каменистых россыпей с задернованными участками, во влажной торфянистой кустарничково-моховой тундре среди каменистых россыпей вместе с другими мхами, местами пятна с обилием до $cop._1$. Редкий горный вид.

P. nutans (Hedw.) Lindb. Встречается очень часто на слабо задернованных участках почвы: в лесах, на лугах, болотах, камнях, в различного типа тундрах, редколесьях и березовых криволесьях, на гнилых пнях. Широко распространенный, очень полиморфный вид по высоте, густоте и окраске дерновинок, форме и окраске, длине жилки, ножки, шейки.

Mniobryum wahlenbergii (Web. et Mohr) Jehn. Встречается рассеянно по местам, постоянно или периодически сильно увлажняемым проточными водами: в болотцах, по берегам ручьев (часто заходит в воду), в ивняках, по лугам. Представлен вид преимущественно var. *glaciale*. Изредка со спорогонами. К. Н. Игошина [15] указывала для пятен крупнотравья (луговины).

Bryum pallens Sw. Довольно част по влажным и сырым, сравнительно слабо задернованным местам: на сырых склонах, по влажным тропам, берегам рек и ручьев. Со спорогонами и без них.

B. weigelii Spreng. Изредка можно встретить по мокрым болотцам, берегам ручьев, мокрым ивнякам. Все экземпляры стерильны.

B. arcticum (R. Br.) Br., Sch. et Gmb. Довольно редко по каменистым склонам, в расщелинах скал, на камнях в мохово-лишайниковой тундре.

B. labradorense Philib. Встречается довольно часто на каменистой и торфянистой почве, на периодически увлажняемых склонах: на луговинах, в щелях на скалах; реже на участках моховых и мохово-лишайниковых тундр. К. Н. Игошина [15] указывала для луговин.

B. pallescens Schwaegr. Встречается рассеянно на сырой почве по берегам ручьев и рек, на сырых скалах, на влажном мелкоземе по расщелинам, в березовых криволесьях.

B. cirrhatum Hoppe et Hornsch. Редко по сыроватым местам: моховая тундра, по берегам рек и ручьев, на галечниках.

B. affine (Bruch.) F. Schultz. Встречается часто на слабо задернованных субстратах в лесах, на лугах, по берегам рек и ручьев, озерков, на несильно увлажненных низинных болотах, редко на скалах со слоем мелкозема.

B. caespiticium Hedw. Довольно часто на сырой и сухой (особенно песчаной) почве по краям дорог, в лесах, по берегам рек и ручьев, в травяно-кустарничковом березняке. Широко распространенный вид.

B. bimum Turn. Довольно редко по заболоченным лугам, в расщелинах скал, выполненных почвою, по берегам рек и ручьев в кочковатых моховых ерниках.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Schwaegr. Наиболее распространенный вид, полиморфный. Встречается очень часто на местах с постоянным и сезонным избыточным увлажнением по влажным и сырым берегам рек и ручьев, в лесах и кустарниках, во влажных и сырых ивняках, на луговинах, в моховых тундрах. Нередко спороносит. Эвтрофный гигро- и гидрофит.

B. cryspulum Hampe. Встречается часто по речкам и ручьям, на сырых участках каменистых склонов, во влажных моховых тундрах, ключевых болотцах, по кустарникам (ивняки).

B. capillare Hedw. Изредка на гумусе у подножия стволов деревьев в лесах и криволесьях, на гнилой древесине, по берегам рек и ручьев, на покрытых гумусом скалах. Распространенный в лесной зоне, очень полиморфный вид.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. Встречается довольно часто в травяных еловых, березовых, ольховых и смешанных лесах, криволесьях, кустарниках; редко — на луговинах и в ивняках по склонам. Всюду стерильный. Широко распространенный в лесной зоне, не заходящий далеко на север, невысоко поднимающийся в горы. П. Л. Горчаковский [10] указывал для высокотравья.

СЕМЕЙСТВО MNIACEAE

Mnium marginatum P. B. Довольно часто встречается на влажной каменистой почве, по склонам, по берегам ручейков, на обнажениях. Распространенный вид.

M. cuspidatum Hedw. Рассеянно на затененной, сыроватой лесной почве, на корнях и у подножия деревьев, на покрытых почвой камнях и скалах. Очень распространенный вид лесной зоны, на горе встречается в редколесьях, чаще — в кустарниках, заболоченных тундрах. Эвтрофный мезофит.

M. affine Bland. emend. Tuomik. Довольно часто на сырой почве в редколесьях и кустарниках, по берегам ручьев, на покрытых почвою скалах. Распространенный вид.

M. punctatum Hedw. Довольно часто во влажных травяных ельниках, березняках, ольшаниках, в ивняках, в сырых ложбинах по склонам. Эвтрофный мезофит. Распространенный вид. Чаще встречается var. *elatum* Schimp., чем var. *pumilum* Warnst., предпочитающая места на корнях и у основания деревьев. Выше границы леса этот вид не встречен.

M. pseudopunctatum Br. et Sch. Довольно часто встречается по болотцам, небольшим кочкам, реже в ивняках, зарослях карликовой березки. Эвтрофный гигрофит. Широко распространен от подножия до верхней части горы.

Cinclidium stygium Sw. Довольно редко в горных болотах (богатых известью), редко — в расщелинах скал на сильно ув-

лажненном гумусе. Известколюбивый гигрофит. Собран со спорогонами.

C. subrotundum Lindb. Редко по кочкарным тундрам, в сфагновых и гипново-осоковых болотцах. Обычный эвтрофный гигрофит.

СЕМЕЙСТВО AULACOMNIACEAE

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. Встречается довольно часто в условиях повышенного, но не сильного увлажнения в болотных и полуболотных сообществах (преимущественно на повышениях микрорельефа), в кустарничково-разнотравных сообществах по ручейкам, в ивняках, ольховниках, среди гипново-осоковых болот, в моховых и мохово-лишайниковых тундрах, луговинах. Эв-мезотрофный гигрофит. П. Л. Горчаковский [10] указывает для лиственничных редколесий разнотравных, зарослей ольхи кустарниковой, ивняков.

A. turgidum (Wahlendb.) Schwaegr. Встречается часто среди тундр в условиях несколько пониженного увлажнения. Характерен для мохово-лишайниковых, сухих участков мохово-кустарничковых и моховых тундр. Редок в березовых криволесьях, на скалах с тонким слоем почвы (микроучастки мохово-лишайниковых и моховых тундр). Эв-мезотрофный мезофит. Всегда стерилен. К. Н. Игошина [15] указывала для моховых, разнотравных, лугово-моховых тундр, П. Л. Горчаковский [10] — для скал с покрытием почвы, осоково-пушицево-аулакомниевых тундр, а также лиственничных редколесий с подлеском из карликовой березки.

СЕМЕЙСТВО BARTRAMIACEAE

Conostomum tetragonum (Brid.) Lindb. Довольно часто в местах с поздно стаивающим снеговым покровом, на влажных местах в седловинах, у оснований склонов, изредка в дернинах на скалах. Редко со спорогонами. П. Л. Горчаковский [10] указывает для скал.

Bartramia pomiformis Hedw. Рассеянно на влажной, каменистой почве по склонам, в расщелинах, в редколесьях на почве и камнях, по каменным россыпям, в моховых тундрах.

B. ithyphylla Brid. Изредка на глинистой почве, на сырых камнях, задернованных склонах, в различных тундрах, по каменным россыпям, гольцам. П. Л. Горчаковский [10] указывает для холодных гольцовых пустынь.

Philonotis tomentella Mol. Встречается часто по сырым местам, с увлажнением проточными водами: на ключевых болотах, по ручьям, на периодически заливаемых камнях, в сырых моховых тундрах, на сырых луговинах с моховым по-

кровом, среди мхов. Эвтрофный гигрофит. Изредка со спорогонами.

P. fontana (Hedw.) Brid. Часто по сырым и мокрым местам, увлажняемым проточными водами: на ключевых болотах, по берегам рек и ручьев, у воды и в воде. Эвтрофный гигрофит. Собран со спорогонами. Очень полиморфный и широко распространенный вид.

СЕМЕЙСТВО ORTHOTRICHACEAE

Ulota curvifolia (Wahlenb.) Brid. Редко на скалах, в расщелинах. Все стерильны.

Orthotrichum speciosum Husn. Редко на стволах и ветвях различных лиственных пород, один раз был обнаружен на камнях.

СЕМЕЙСТВО FONTINALACEAE

Fontinalis antipyretica Hedw. Водный мох. Изредка встречается в руслах речек, в стоячих и текучих водах, на камнях и древесине. Вид сильно варьирует и дает много экологических форм. Все экземпляры стерильны. Var. *gracilis* (Lindb.) Schimp. встречена в быстрой текущей воде.

СЕМЕЙСТВО CLIMACIACEAE

Clamacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. Встречается довольно редко по влажным травянистым местам: на сырых и мокрых луговинах, на болотах, по берегам ручьев, в ольшанике, в ложбине у подножия горы.

СЕМЕЙСТВО HEDWIGIACEAE

Hedwigia ciliata (Hedw.) P. B. Собран на сухих скалах восточного склона, на отдельных валунах и камнях, на скале южного склона.

СЕМЕЙСТВО LEUCODONTACEAE

Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr. Встречается довольно редко на сухих скалах, камнях, на отвесных выступах северного склона, на сухих стволах деревьев.

СЕМЕЙСТВО NECKERACEAE

Neckera oligocarpa Bruch. Собран дважды: в расщелине скал, выполненной гумусом, выше 1000 м над ур. м. и в березово-елово-разнотравном мелколесье.

СЕМЕЙСТВО LESKEACEAE

Leskea polycarpa Hedw. Очень редко на тенистых влажных местах — на стволах, выступающих корнях деревьев в редколесьях и на камнях, покрытых гумусом.

Leskeella nervosa (Brid.) Loeske. Редко по скалам, на мелкоземе у основания скал, на коре лиственных пород в криволесьях.

Pseudoleskea incurvata (Hedw.) Loeske. Довольно редко по луговинам на каменистых склонах, в травяных лесах и криволесьях (преимущественно на камнях), на камнях с тонким слоем мелкозема.

Lescuraea mutabilis (Brid.) Lindb. Встречается рассеянно по каменистым пересыхающим участкам рек, ручьев, скалам, каменистым склонам в редколесьях. Представлен несколькими разновидностями: var. *saxicola*, var. *decipiens*. Все экземпляры собраны в стерильном состоянии. К. Н. Игошиной [15] указан для хвойных криволесий.

СЕМЕЙСТВО THUIDIACEAE

Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl. Редко на стволах лиственных пород в тенистых лесах, на затененных камешках. К. Н. Игошиной [15] указан для мелкодерновинной тундры.

Heterocladium dimorphum (Brid.) Br., Sch. et Gmb. Изредка на сухих каменистых склонах: в березовых криволесьях с кустарничковым или травяным покровом, на луговинах, редко на скалах со слоем мелкозема.

Thuidium abietinum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb. = *Abietinella abietina* C. Müll. Встречается изредка на сухих каменистых склонах: в березовых криволесьях с разреженным травяным покровом, редкотравных луговинах, на выходах коренных пород с тонким слоем почвы, скалах со слоем мелкозема. К. Н. Игошина [15] указывала для мелкодерновинной тундры, П. Л. Горчаковский [10] отметил для овсяницевого горнотундрового луга.

СЕМЕЙСТВО CRATONEURACEAE

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Roth. Довольно редко на влажных и мокрых местах, в ручьях, на болотцах, лугах. Гидрогигрофит.

Cratoneuron commutatum (Hedw.) Roth. Довольно редко на камнях по берегам ручьев, на скалах, в содержащих известь болотцах. Много разновидностей, экологических форм.

Campylium stellatum (Hedw.) Lange et C. Jens. Встречается часто по влажным и сырым местам, в ключевых болотах, по сырым берегам ручьев, в сырых моховых тундрах, сырых травяных лесах, в гипново-осоковых болотах в условиях не очень сильного увлажнения. Эвтрофный гигрофит, распространенный вид. Собран стерильным.

C. protensum (Brid.) Kondb. Довольно часто на более или менее влажных почвах богатого питания, на несильно увлажненных участках ключевых и низинных болот, в зарослях ольхи и ив, на камнях по берегам ручьев, близ тающих снежников, в тундрах. К. Н. Игошина [15] указывала для болотистых моховых тундр.

Amblystegiella subtilis (Hedw.) Loeske. Встречается довольно редко на стволах и у основания старых лиственных деревьев, на их выступающих корнях, редко на камнях. Типично лесной вид.

Drepanocladus exannulatus Br., Sch. et Gmb. Warnst. Очень часто в гипново-осоковых, сфагново-осоковых болотах, по мокрым скалам и выходам коренных пород, на склонах всех экспозиций, по заболоченным луговинам, в кустарниковых зарослях, в воде речек и ручьев (на камнях), на дне зарастающих озерков. Очень полиморфный вид, широко распространенный. К. Н. Игошина [15] указывала для мелкодерновинной и моховой тундр.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. Очень часто в травяных лесах из различных пород, лесах-зеленомошниках на пятнах со слабым моховым покровом, на коре деревьев и на валеже, в ивняках. Нередко преобладает на луговинах. На скалах с тонким слоем мелкозема, в неглубоких осоковых болотах и болотцах с тонким слоем мелкозема. Почти космополитный, очень полиморфный вид, обычный вид рода *Drepanocladus*. Часто со спорогонами. К. Н. Игошиной [15] указан для болотистых моховых, моховых с ивой тундр, П. Л. Горчаковским [10] — для холодных гольцов, зарослей ив.

D. fluitans (Hedw.) Warnst. Довольно часто встречается в мочажинах болот, в понижениях микрорельефа по сырым окраинам кустарничково-сфагновых болот и в болотцах с осоками, на вершинах во влажных углублениях среди тундр. Очень редко на мокрых луговинах. Полиморфный вид, почти космополит. Мезотрофный гигро-гидрофит.

D. intermedius (Lindb.) Warnst. Довольно редко по низинным болотцам, во влажных моховых тундрах, на влажных скалах на мелкоземе. Широко распространенный вид. К. Н. Игошина [15] указывает для болотистых моховых тундр.

Hygrohypnum ochraceum (Wils.) Loeske. Очень часто на камнях в руслах речек и ручьев, реже — на камнях низких бе-

регов и на мелкоземе. Водный мох. Наиболее распространенный из мхов, покрывающих камни в быстротекущих речках, ручьях. Очень полиморфный вид.

H. alpestre (Hedw.) Loeske. Встречается редко на влажных скалах, камнях, древесине, по берегам ручьев, на влажных лугах у снежников. Горный вид.

Calliergon stramineum (Brid.) Kindb. Часто в гипново-сфагново-осоковых и пушицевых болотах; принадлежит к числу видов так называемых «гипновых» мхов, выносящих наиболее кислую реакцию среды. Редко встречается в понижениях микрорельефа на склонах, в болотистых тундрах. Мезо-эвтрофный гигро-гидрофит. Широко распространенный лесной болотный вид.

C. sarmentosum (Wahlend.) Kiendb. Очень часто в гипново-осоковых, пушицево-осоковых, пушицевых болотах, по берегам озер, на мокрых и сырых скалах, склонах, в воде ручьев. Эвтрофный гигро- и гидрофит. Широко распространенный в горах вид. К. Н. Игошина [15] указывала для болотистых моховых тундр, П. Л. Горчаковский [10] — для сырых скал.

C. giganteum (Schimp.) Kindb. Изредка в сильно увлажненных болотах, по сырым берегам речек, в тундровых лугах, в мочажинах. Эвтрофный гидрофит. Широко распространен в лесной и тундровой зоне.

СЕМЕЙСТВО BRACHYTHECIACEAE

Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske. Довольно часто на небольших повышениях микрорельефа среди низинных болот, по сырым каменистым склонам и скалам со слоем торфянистой почвы, по щебнистым и моховым тундрам. Эвтрофный гигрофит. К. Н. Игошина [15] указывала для болотистых моховых и лугово-моховых тундр.

Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr.) Br., Sch. et Gmb. Встречается часто в условиях умеренного или повышенного увлажнения при хорошем дренаже в травяных, еловых, березовых и смешанных лесах, в ольшаниках, ивняках, на луговинах, слабо задернованных участках склонов. Редко поселяется на незадернованных мхами склонах (вокруг кустарничков), образуя дерновину, постепенно увеличивающуюся в размерах. Эвтрофный мезофит. Всего несколько экземпляров со спорогонами.

B. rivulare Br., Sch. et Gmb. Изредка по берегам ручьев, на болотцах ключевых, во влажных ивняках. Эвтрофный гигрофит.

B. reflexum (Starke) Br., Sch. et Gmb. Встречается часто в сообществах с хорошо развитым травяным покровом, травяных лесах (ельниках, березняках, ольшаниках), разнотравных ивня-

ках, на луговинах. Один из видов, наиболее часто обитающих на основании стволов лиственных деревьев, на валеже березы, на камнях, на очень тонком слое гумуса. Мезофит. Часто со спорогонами. Споры созревают в июле. П. Л. Горчаковский [10] указывает для березово-елового вейниково-разнотравного мелколесья.

СЕМЕЙСТВО ENTODONTACEAE

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. Очень часто в еловых, березовых, сосновых и смешанных лесах-зеленомошниках на не очень сухой, но и не влажной почве, в березовых криволесьях с зелеными мхами, мохово-кустарничковых, мохово-лишайниковых и моховых тундрах, на возвышениях микрорельефа среди болот. В травяных лесах произрастает только на корнях елей, старых пнях, валеже. Мезо-олиготрофный мезофит. Один из наиболее распространенных видов мхов горы Косьвинский Камень. Встречен только в стерильном состоянии. К. Н. Игошина [15] указывала для болотисто-моховых, лугово-моховых, моховых, мохово-лишайниковых тундр, хвойного криволесья, ельника с лишайниковым покровом, П. Л. Горчаковский [10] — для осоково-пушицево-аулакомниевой тундры, высокотравья, вейниковых лугов, лиственничного редколесья с карликовой березкой и разнотравного березово-елово-разнотравного мелколесья, зарослей ольхи.

СЕМЕЙСТВО HYPNACEAE

Hypnum pallescens (Hedw.) P. B. Изредка во всех типах криволесий на корнях, выступающих у основания стволов, на гниющих стволах.

H. cupressiforme Hedw. Довольно редко на камнях, покрытых мелкоземом, в сосняках, на стволах деревьев, в моховых тундрах. Космополитный, очень полиморфный вид.

H. bambergeri Schimp. Изредка встречается по скалам с тонким слоем мелкозема, а также у основания скал на мелкоземе.

H. hamulosum Br., Sch. et Gmb. Довольно часто, но в очень небольших количествах, по влажным местам в углублениях микрорельефа среди моховой дернины: в мохово-кустарничковых, моховых, мохово-лишайниковых тундрах, по влажным скалам со слоем мелкозема.

H. lindbergii Mitt. Довольно редко на влажных лугах, болотах, на древесине, в кустарниках вдоль ручьев, моховых и мохово-лишайниковых тундрах.

Ptilium crista castrensis (Hedw.) De Not. Довольно часто в слабых понижениях микрорельефа, в лесах-зеленомошниках; ре-

же — в зарослях карликовой березки и кустарничково-моховых тундрах. К. Н. Игошиной [15] указан для моховой тундры с ивами.

СЕМЕЙСТВО RHYTIDIACEAE

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. Встречается часто по сухим мохово-лишайниковым, мохово-кустарничковым, кустарничковым и моховым, реже — по кустарничково-лишайниковым тундрам; на скалах, покрытых гумусом. Эвтрофный ксеро-мезофит. К. Н. Игошина [15] отмечала для моховых, каменистых, лишайниковых, моховых с ивами и хвойными стланиками, мохово-лишайниковых тундр, П. Л. Горчаковский [10] — для кустарничково-моховых тундр, горнотундровых лугов, лиственничных редколесий с подлеском из карликовой березки.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. Изредка в травяных лесах, редко в зарослях карликовой березки и на скалах со слоем почвы. Один раз найден в тундровом поясе среди лишайниково-моховой тундры. Эвтрофный мезофит. К. Н. Игошиной [15] отмечен для моховой болотистой и моховой горной тундр.

R. calvescens (Wils.) Broth. Рассеянно в хорошо дренируемых, достаточно увлажненных травяных лесах (ельниках, березняках, ольшаниках, смешанных), в кустарниках с разнотравьем по речушкам и в долинных травяных сообществах. Эвтрофный мезофит.

СЕМЕЙСТВО HYLOCOMIACEAE

Hylocomium splendens (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. Наиболее распространенный здесь вид, занимающий наибольшие площади в напочвенном покрове по сравнению с другими видами мхов. Характерный вид зеленомошных лесов всех лесных формаций; встречается в лишайниковых, сфагновых сосняках, ельниках и березняках (особенно с повышенным микрорельефом). Эдификатор напочвенного покрова большинства ассоциаций карликовой березки, моховых ивняков, моховых тундр, мохово-кустарничковых и мохово-лишайниковых тундр. Иногда образует дерновины на скалах и камнях со слоем почвы. Изредка встречается на валеже в лесах. Мезотрофный мезофит. В основном без спорогонов. К. Н. Игошина [15] отмечала для болотных моховых, разнотравно-дерновинных, лугово-моховых, моховых, мохово-лишайниковых, лишайниковых тундр, пятен крупнотравья, хвойного криволесья, П. Л. Горчаковский [10] — для кустарничково-моховой, пушицево-аулакомниевой тундры, вейниковых лугов, овсяницевого горнотундрового луга на террасовидных уступах, лиственничных редколесий, березово-елового вейниково-разнотравного мелколесья, зарослей ольхи кустарниковой.

H. umbratum (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. Встречается довольно редко на обломках скал, во влажных травяных лесах и кустарниках. Эвтрофный гигро-мезофит.

H. pyrenaicum (Spruce) Lindb. Часто по местам, увлажненным проточными водами при хорошем дренаже: в травяных лесах, разнотравных ивняках, на луговинах, в моховых тундрах; по берегам ручьев и изредка — на скалах. Эвтрофный гигромезофит. К. Н. Игошина [15] отмечала для моховых, луговомоховых тундр, пятен крупнотравья, моховых тундр с ивами.

Таким образом, бриофлора горы Косьвинский Камень разнообразна по экологии. На основании экологических требований все мхи можно разделить на несколько групп: 1 — мхи сформированных почв с хорошо развитой дерниной; 2 — мхи субстратов со слабо развитыми почвами с нарушенной дерниной; 3 — небольшая группа водных мхов.

Мхи первой группы играют наиболее важную роль в построении растительных сообществ. К ней принадлежат основные эдификаторы типов растительности: лесов, криволесий, редколесий, мелколесий, кустарников и тундр. Сюда относятся мхи, образующие покров таких интразональных типов, как болота и луга. В этой группе мхи теневыносливые незаболоченных и слабо заболоченных почв, произрастающие в условиях затенения древесным и кустарниковым ярусом, кустарничковым и травяным покровом на бедных почвах мезо-олиготрофные (мезоксерофиты, мезофиты, гигрофиты): *Polytrichum piliferum, P. juniperinum, Dicranum congestum, D. affine, Pleurozium schreberi, Sphagnum robustum.* Мезотрофные (мезофиты, гигрофиты) являются характерными компонентами напочвенного покрова большинства ассоциаций поясных типов растительности: *Dicranum majus, D. scoparium, D. polysetum, Ptilium crista-castrensis, Hylocomium splendens, Sphagnum girgensohnii, Sph. squarrosum, Polytrichum commune.*

Эвтрофные мхи (ксеро-мезофиты, мезофиты, гигро-мезофиты, гигрофиты) представляют собой переходную группу к видам слабо задернованных субстратов: *Desmatodon latifolius, Syntrichia ruralis, Pseudoleskea incurvata, Abietinella abietina, Polytrichum alpinum, Bryum elegans, Rhodobryum roseum, Mnium medium, M. punctatum, Climacium dendroides, Drepanocladus uncinatus, Rhytidiadelphus calvescens, Hylocomiastrum pyrenaicum.*

Светолюбивые виды незаболоченных и слабо заболоченных почв, характерные для тундрового пояса, произрастают в моховых и мохово-лишайниковых тундрах (олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные): *Dicranum elongatum, Racomitrium lanuginosum, Pohlia crudoides, Aulacomnium turgidum, Polytrichum jenseni, Rhytidium rugosum, Ditrichum flexicaule.* Сюда относятся виды болот и заболоченных мест олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные: все представители рода *Sphagnum, Dicranum elon-*

gatum, D. angustum, Polytrichum gracile, P. commune, Aulacomnium palustre, Drepanocladus exannulatus, Calliergon stramineum, Bryum bimum, B. psendotriquetrum, Tomenthypnum nitens, Brachythecium rivulare, Paludella squarrosa.

Мхи второй группы неоднородны по составу. Характерная черта для них — слабая конкурентная способность (часто заменяются видами первой группы). К этой группе относятся виды несомкнутых растительных сообществ на мелкоземе, виды каменистых с мелкоземом грунтов олиготрофные и мезотрофные (ксерофиты, ксеро-мезофиты, гигро-мезофиты): *Polytrichum juniperinum, P. piliferum, Buxbaumia aphylla, Ceratodon purpureus, Racomitrium canescens, Funaria hygrometrica, Dicranella subulata, Leptobryum pyriforme, Pohlia nutans*, виды рода *Bryum*, а также виды мест с поздно стаивающим снегом: *Kiaeria glacialis, Racomitrium sudeticum, Conostomum tetragonum.* Часто мезофитные виды этой группы встречаются в растительных сообществах с разреженным травяным покровом на склонах (редкотравные березовые криволесья, луговины), на скалах со слоем мелкозема, на камнях, на коре и гниющей древесине — эвтрофные светолюбивые, тенелюбивые (мезофиты, гигрофиты): *Tayloria splachnoides, Mniobryum pulchellum, Bryum arcticum, B. compactum, B. intermedium, B. elegans, Trematodon brevicollis, Pohlia cruda, Andreaea rupestris, Dicranoweisia compacta, Paraleucobryum longifolium, Schistidium apocarpum, S. strictum, Grimmia incurva, G. calvescens, G. torquata, Tortella tortuosa, Pohlia polymorpha, Bartramia pomiformis, Hedwigia ciliata, Neckera oligocarpa, Leskeella nervosa*, виды рода *Hypnum, Dicranum fuscencens, D. congestum, Pohlia nutans, Drepanocladus uncinatus, Brachythecium reflexum.*

Третья группа — водные мхи — произрастает (большей частью на камнях) в воде, в руслах. Некоторые виды *Hygrophypnum* встречаются на камнях вне воды — по берегам. Сюда относятся *Fontinalis antipyretica, F. gracilis.* В воде и на дне потоков встречаются такие болотные мхи, как *Drepanocladus exannulatus, Calliergon sarmentosum* и др.

Видовое богатство бриофлоры скал и камней связано с широким распространением каменистых грунтов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с.

2. Богатырев К. П., Ногина Н. А. Почвы горного Урала.— В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М.: Наука, 1962, с. 5—47.

3. Борисевич Д. В. Рельеф и геологическое строение.— В кн.: Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968, с. 19—81.

4. Боч С. Г., Краснов И. И. Процесс гольцового выветривания и образования нагорных террас.— Природа, 1951, вып. 5, с. 25—35.

5. Бухменов В. П. Сезонные миграции лося в районе горы Косьвинский Камень.— Труды Комиссии по охране природы, Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1964, вып. 1, с. 193—198.

6. Варсанофьева В. П. Геоморфологические наблюдения на Северном Урале.— Изв. Гос. геогр. о-ва, 1932, т. 64, вып. 2—3, с. 1—171.

7. Герасимов И. П. Основные черты геоморфологии Среднего и Южного Урала в палеографическом освещении.— Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, т. 42, вып. 1, с. 5—36.

8. Горчаковский П. Л. Растительность горных тундр Урала.— Зап. Уральск. отд. Геогр. о-ва СССР, 1955, вып. 2, с. 39—158.

9. Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин.— В кн.: География и динамика растительного покрова. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 42, с. 3—32.

10. Горчаковский П. Л. Сукцессии и динамическая классификация растительности горных тундр (по материалам изучения высокогорий Урала).— В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., 1966, вып. 8, с. 155—163.

11. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. М.: Наука, 1975. 248 с.

12. Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Физиологическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале.— Зап. Свердловского отд. Всесоюзн. бот. о-ва, 1970, вып. 5, с. 14—33.

13. Дибнер В. Д. О следах двухкратного горного четвертичного оледенения на Конжаковском Камне.— Изв. Всесоюзн. геогр. о-ва, 1953, т. 85, вып. 5, с. 603—605.

14. Ефимов А. А., Ефимова Л. П. Кытлымский платиноносный массив: Материалы по геологии и полезным ископаемым Урала. М.: Недра, 1967, вып. 13, 336 с.

15. Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала.— Журнал Русского бот. о-ва. М.; Л., 1931, т. 16, вып. 1, с. 3—69.

16. Игошина К. Н. Растительность субальп Среднего Урала.— Труды БИН АН СССР. Геоботаника, 1952, вып. 8, с. 289—354.

17. Игошина К. Н. Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород.— Бот. ж., 1960, т. 45, вып. 4, с. 533—546.

18. Игошина К. Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из).— Бот. ж., 1966, т. 51, вып. 3, с. 322—328.

19. Кайгородов А. И. Естественная зональная классификация климатов земного шара. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 119 с.

20. Кеммерих А. О. Гидрография Северного Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 137 с.

21. Кувшинова К. В. Климат.— В кн.: Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968, с. 82—117.

22. Михайлова Р. П., Михайлов И. С. Некоторые геохимические особенности подгольцового пояса Косьвинского Камня.—В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л.: Наука, 1967, с. 146—159.

23. Смирнова З. Н. Материалы к бриофлоре Урала.— Журнал Русского бот. о-ва. М.; Л., 1931, т. 16, вып. 5—6, с. 14—29.

24. Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1965, вып. 9, ч. 2. 363 с.

25. Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1968, вып. 9, ч. 4. 372 с.

26. Сторожева М. М. К познанию флоры Кытлымских гор (Урал).— Бот. ж., 1971, т. 58, вып. 2, с. 258—259.

27. Сторожева М. М. Растительность дунитовых обнажений Кытлымских гор (Средний Урал).— Бот. ж., 1978, т. 63, вып. 5, с. 729—736.

28. Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях (на массивно-кристаллических и песчаных полимиктовых породах). М.: Наука, 1971. 286 с.

29. Фамелис Т. В. Методические основы отображения структуры и закономерностей распределения высокогорной растительности на крупномасштабных картах (на примере Северного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1977. 23 с.

30. Фамелис Т. В. Применение метода экологических рядов для выявления закономерностей высотного распределения растительности.— Зап. Свердловск. отд. Всесоюзн. бот. о-ва, 1977б, вып. 7, с. 22—27.

31. Фирсова В. П. Особенности почвообразования в северо-таежной подзоне Урала.— В кн.: Лесные почвы северной тайги Урала и Зауралья. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1970, с. 3—17.

32. Черданцев А. А. Косьвинский и Тылайский Камни.— Зап. Уральск. о-ва любителей естествознания. Екатеринбург, 1907, т. 26, с. 143—160.

33. Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Мурманское кн. изд-во, 1961. 249 с.

34. Ястребов Е. В. Геоморфологические районы Свердловской области.— Зап. Уральск. отд. Геогр. о-ва СССР. Свердловск, 1955, вып. 2, с. 13—38.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

М. А. МАГОМЕДОВА

ЛИШАЙНИКОВЫЙ ПОКРОВ ВЫСОКОГОРИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Определенная автономность группировок, сравнительно слабая способность к саморегуляции, преобладание стенотопных видов делают лишайники хорошими индикаторами состояния и процессов окружающей среды [8, 9]. Однако в этих целях они не применяются, за исключением индикации загрязненности воздуха. Использование индикаторных возможностей лишайников особое значение приобретает в высокогорьях с их мозаикой местообитаний и широким распространением лишайников, являющихся в ряде случаев доминантами растительного покрова.

На обнажениях ультраосновных пород в горных тундрах Северного Урала исследовали закономерности формирования лишайникового покрова [6]. Для выделения экологических разностей при анализе сукцессионных изменений изучали зависимость видового состава и покрытия лишайников от высоты над уровнем моря, ориентации и крутизны поверхности, на которой формируется лишайниковая группировка. В настоящей работе анализируется влияние ориентации и крутизны.

В горных районах рельеф слагается из множества граней. Ориентация является одним из важных факторов перераспределения солнечной энергии. Неодинаковое соотношение тепла и влаги на разноориентированных склонах служит главной причиной ландшафтных различий между ними. Крутизна склонов на всех широтах и при любых сочетаниях климатических элементов сказывается на глубине радиационных и ландшафтных различий, возникающих под влиянием ориентации [11].

РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводилось в зоне современного водораздела южной части Северного Урала на горе Косьвинский Камень (Кытлымский горный массив). Косьвинский Камень представляет собой обособленную округлую гору с абсолютной высотой 1591 м над ур. м. Склоны крутые, покрыты крупноглыбовыми

россыпями. В результате солифлюкции, морозного и подснежного выветривания сформировались нагорные террасы. Косьвинский Камень сложен оливиновыми пироксенитами с многочисленными мелкими и одним крупным («плечо») дунитовым телом [4].

Климат суровый. Средняя многолетняя температура ниже нуля. Характерны ее резкие суточные колебания, часты летние заморозки. Над Северным Уралом в течение всего года преобладает циклонический тип циркуляции, ветры западного направления. Годовое количество осадков в наиболее высоких местах превышает 800 мм [5]. Повторяемость пасмурной и дождливой погоды летом в горных тундрах Кытлымского массива достигает 38 — 53 % [10]. По наблюдениям И. К. Булатовой [1], относительная влажность воздуха за вегетационный период в среднем равна 80 %.

Район исследования находится в бореально-лесной (таежной) зоне на границе подзон северной и средней тайги. Для растительности характерна четко выраженная высотная поясность: горно-лесной пояс, подгольцовый, горно-тундровый с фрагментами холодных гольцовых пустынь [2].

Мы изучали первичные лабильные сообщества на останцах и россыпях, каменистые и лишайниковые тундры. Образцы отбирали методом случайной выборки. В качестве пробной площади рассматривали горные тундры массива в целом. Для учета фитоценотических показателей пользовались квадрат-сеткой размером 25×25 см. В бланке описания отмечалось местоположение пробной точки, подробно характеризовалось местообитание (порода, ориентация, крутизна, окружающая растительность). При изучении видового состава лишайников для каждого вида определяли встречаемость, покрытие, при возможности количество особей, их размер, жизненное состояние, конкурентоспособность.

ВЛИЯНИЕ ОРИЕНТАЦИИ СКЛОНОВ

Зависимость числа видов и покрытия лишайниковых группировок, формирующихся на пироксенитах, от ориентации склонов изучали лишь в привершинной части Косьвинского Камня.

На поверхностях, обращенных к северу, обнаружено 22 вида лишайников, к востоку — 18, к западу — 21, к югу — 23, т. е. видовая насыщенность на северном и южном склонах несколько больше, чем на восточном и западном (табл. 1). Число видов накипных лишайников одинаково на всех склонах, а листоватых меньше всего на восточном (5), тогда как на северном и западном по восемь, а на южном — десять.

Покрытие лишайников самое большое на западном склоне, наименьшее на северном, причем накипных форм больше на поверхностях, обращенных к западу, а листоватых, как и по числу

Таблица 1

Зависимость строения эпилитных лишайниковых группировок на пироксенитах от ориентации склона

Ориентация склона	Число видов				Покрытие, %			
	общее (на ед. поверхности)	накипных	листоватых	кустистых	общее	накипных	листоватых	кустистых
Северная	22 (8)	13	8	1	59	49	9,5	0,5
Восточная	18 (6)	12	5	1	61	47	12,0	2
Западная	21 (5)	12	8	1	72	59	12,0	1
Южная	23 (9)	12	10	1	65	48	16,5	0,5

Таблица 2

Сравнение эпигейных лишайниковых сообществ, формирующихся на разных склонах дунитового плеча Косьвинского Камня

Ориентация склона	Видовая насыщенность	Число подециев на учетную площадку	Покрытие общее, %	Покрытие в % от общего		
				Cladina	*Cetraria*	*Alectoria*
Северная	8	371	54	40	40	20
Южная	5	296	45	50	25	25

Таблица 3

Зависимость числа видов и покрытия лишайников на пироксенитах от ориентации поверхности глыб

Ориентация	Число видов				Покрытие, %			
	общее (на ед. поверхности)	накипных	листоватых	кустистых	общее	накипных	листоватых	кустистых
Северная	45 (7)	27	15	3	40	31	8,5	0,5
Восточная . . .	57 (7)	28	20	9	48	32	13	3
Западная	13 (7)	9	4	0	37	31	6	0
Южная	49 (7)	23	18	8	54	40	13	1

Таблица 4

Зависимость числа видов и покрытия в эпилитных лишайниковых сообществах на пироксенитах от крутизны поверхности глыб

Угол наклона, град.	Число видов				Покрытие, %			
	общее (на ед. поверхности)	накипных	листоватых	кустистых	общее	накипных	листоватых	кустистых
Горизонтальная	19 (8)	11	7	1	62	33	29	0
15	20 (6)	12	7	1	43	36	7	0
30	26 (6)	19	7	1	43	35	8	0
45	33 (6)	18	12	3	41	35	6	0
60	27 (6)	20	7	—	50	43	7	—
75	30 (6)	16	12	2	60	47	13	0
90	6 (4)	6	—	—	27	27	—	—
>90	7 (4)	7	—	—	34	34	—	—

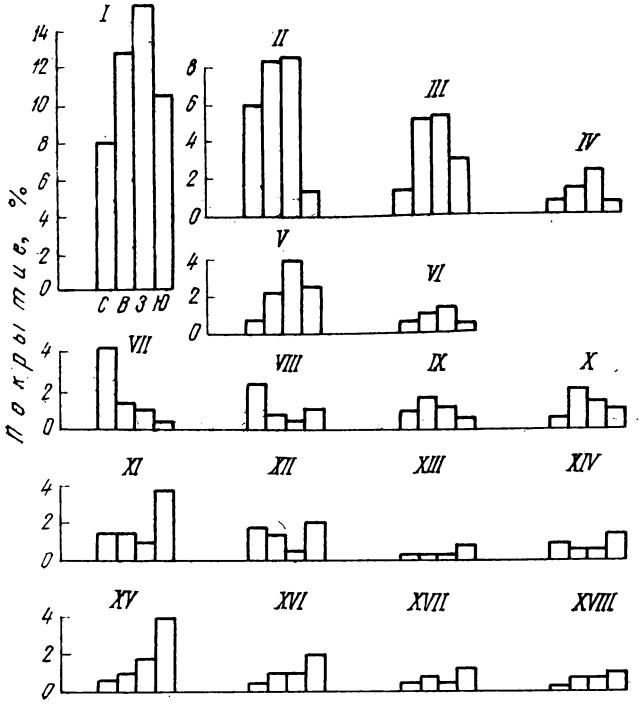

Рис. 1. Зависимость покрытия некоторых лишайников на пироксенитах от ориентации склона.

I — *Rhizocarpon geographicum*, II — *Lecidea pantherina*, III — *L.flavocoerulescens*, IV — *L.dicksonii*, V — *Parmelia centrifuga*, VI — *Catocarpon badioatrum*, VII — *Haematomma ventosum*, VIII — *Umbilicaria cyindrica*, IX — *U.proboscidea*, X — *Sphaerophorus fragilis*, XI — *Lecanora polytropa*, XII — *L.badia*, XIII — *Lecidea armeniaca*, XIV — *Pertusaria lactea*, XV — *Lasallia pustulata*, XVI — *L.pensylvanica*, XVII — *Parmelia omphalodes*, XVIII — *Cetraria hepatizon*.

видов,— на поверхностях южной ориентации. Переселение листоватых лишайников на лучше освещенные поверхности наблюдала в Хибинах А. В. Домбровская [3]. Освещенные места к тому же теплее, что на севере имеет большое значение. Покрытие кустистых лишайников небольшое, но (статистически достоверно) больше на восточном и западном склонах. На западном склоне, вероятно, лучше увлажнение, а на восточном меньше влияние ветра — при господствующем западном переносе воздушных масс восточный склон находится в ветровой тени.

Эпигейные лишайниковые сообщества на крутых западном и северном склонах Косьвинского Камня фрагментарны, сложены Cetraria islandica, C. laevigata, C. cucullata. На восточном склоне лишайниковые тундры занимают большие площади. Покров лишайников развит, плотный, в нем представлено большое число видов. В целом доминируют представители рода Cladina, хотя есть также алекториевые и цетрариевые тундры. На эпигейные

сообщества восточного склона меньшее влияние оказывают ветры, иссушающие тундры северного и западного склонов, кроме того, он более пологий — с него медленнее стекает вода, поступающая с осадками, и больше задерживается мелкозема, аккумулирующего влагу.

Анализ влияния ориентации на распределение некоторых видов лишайников показал, что на западном склоне максимальное покрытие у *Rhizocarpon geographicum, Lecidea dicksonii, Catocarpon badioatrum, Parmelia centrifuga.* В то же время покрытие *Lecanora polytropa, L. badia, Umbilicaria cylindrica* здесь самое маленькое (рис. 1).

Северный склон отличается максимальным покрытием *Haematomma ventosum, Umbilicaria cylindrica,* а наименьшее у *Sphaerophorus fragilis, Lasallia pustulata* и *L. pensylvanica, Rhizocarpon geographicum, Lecidea flavocoerulescens, Parmelia centrifuga, Cetraria hepatizon.*

На южном склоне самое большое покрытие у *Lecanora polytropa, L. badia, Lasallia pustulata, L. pensylvanica,* минимальное — у *Lecidea pantherina, L. armeniaca, L. dicksonii, Haematomma ventosum, Umbilicaria proboscidea, Pertusaria lactea, Parmelia omphalodes, Cetraria hepatizon.*

Покрытие *Lecidea pantherina, L. flavocoerulescens, L. confluens, Lecanora cenisea* на восточном и западном склонах одинаково.

Снижение покрытия целого ряда накипных лишайников на поверхности южной ориентации связано с конкурентной активностью листоватых форм. В то же время покрытие таких активных конкурентов, как *Lecidea armeniaca, Pertusaria lactea, Lecanora badia,* не снижается на южных поверхностях. Исключением является лишь *Haematomma ventosum.*

Для листоватых лишайников важна, очевидно, степень прикрепленности к субстрату. В связи с этим такие лишайники, как *Parmelia omphalodes, P. saxatilis,* на открытых ветрам западных поверхностях снижают покрытие, а плотно прикрепляющаяся *Parmelia centrifuga* (молодые части) максимально представлена на хорошо увлажняющемся западном склоне. *Umbilicaria proboscidea, Schaerophorus fragilis, Alectoria ochroleuca* максимального покрытия достигают на восточном склоне в ветровой тени.

На дунитовом плече Косьвинского Камня для выявления зависимости видового состава и покрытия лишайниковых группировок от ориентации сделано 64 описания. Достоверных различий в числе видов на склонах разной ориентации установить не удалось. Видовая насыщенность на всех склонах равна пяти. На восточном склоне зарегистрировано 17 видов, из них 16 — накипных и один — листоватый (рис. 2); на поверхностях, ориентированных на запад, соответственно 20 и 2, на южном склоне 16 и 2, на склоне северной ориентации — 15 и 1. Только в груп-

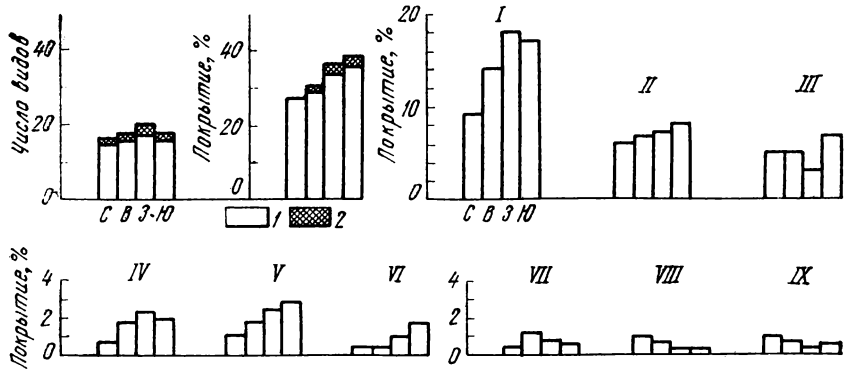

Рис. 2. Зависимость числа видов и покрытия лишайников на дунитах от ориентации поверхности глыб.

1 — накипные, *2* — листоватые; I — *Aspicilia caesiocinerea*, II — *Lecidea pantherina*, III — *Placynthium nigrum*, IV — *Candelariella vitellina*, V — *Xanthoria elegans*, VI — *Lecanora polytropa*, VII — *Physcia caesia*, VIII — *Pertusaria lactea*, IX — *Buellia badia*.

пировках западной ориентации обнаружена *Hypogymnia encausta*, восточной и северо-восточной — *Ramalina pollinaria*, южной — *Physcia sciastra*. Общим является присутствие *Physcia caesia*. Максимальное покрытие на склонах южном и западном (36 и 34 % соответственно), несколько меньше — на восточном (30 %) и наименьшее — на северном склоне плеча (27 %).

Наибольшее покрытие на поверхностях северной ориентации свойственно *Pertusaria lactea* и *Buellia badia* (см. рис. 2), наименьшее — *Physcia caesia. Lecidea pantherina, Xanthoria elegans, Candelariella vitellina, Aspicilia caesiocinerea.* Уменьшение покрытия мы связываем с постоянным сильным иссушающим и корродирующим действием ветра. На восточном склоне максимальное покрытие характерно для *Physcia caesia* и одинаково низкое на склонах северном и восточном — для *Lecanora polytropa.*

На поверхностях, ориентированных на запад, максимально покрытие *Aspicilia caesiocinerea, Candelariella vitellina,* минимально — *Placynthium nigrum* и *Buellia badia.* Наибольшего покрытия на поверхностях южной ориентации достигают *Placynthium nigrum, Lecanora polytropa* (как и на пироксенитах), *Xanthoria elegans, Lecidea pantherina.* На поверхностях южной и юго-западной ориентации наименьшее покрытие у *Pertusaria lactea.*

Основной результат проведенного исследования состоит в следующем. Обнаружены статистически достоверные различия в покрытии лишайников на склонах северном и восточном, с одной стороны, и западном и южном — с другой. Между северным и восточным, а также южным и западным склонами эти различия незначительны [7]. При этом известно, что западные мезо-

склоны несколько теплее восточных и по ландшафтным признакам находятся ближе к южным, чем восточные. По величине радиационных различий склонов особенно выделяется полоса между 50-й и 65-й параллелями (Косьвинский Камень — 59°30′). Именно в этой полосе при достаточной крутизне склонов, высоких значениях коэффициента континентальности и благоприятном соотношении тепла и влаги влияние экспозиции может приводить к глубоким ландшафтным различиям [13].

Эпигейные лишайниковые сообщества, формирующиеся на дунитах, изучали на северном и южном склонах плеча Косьвинского Камня. Установлено (табл. 2), что на северном склоне больше видовая насыщенность (восемь видов против пяти на южном). Плотность дернины (число подециев на 625 см^2) на северном склоне также бóльшая. Покрытие на северном склоне в среднем 54 %, а на южном — 45 %. На северном склоне роль представителей родов Cladina и Cetraria в покрытии одинакова, алекторий — меньше. На южном склоне доминируют кладины. Роль Alectoria ochroleuca и лишайников рода Cetraria равная.

Меньшая плотность дернины, большая роль кладин в сложении лишайниковых тундр южного склона плеча Косьвинского Камня могут свидетельствовать о более благоприятных условиях увлажнения. Различия в условиях увлажнения склонов плеча связаны с действием ветра, который иссушает северный склон летом и сдувает с него снег зимой.

ВЛИЯНИЕ ОРИЕНТАЦИИ ПОВЕРХНОСТИ ГЛЫБ

Зависимость лишайниковых группировок от ориентации поверхностей пироксенитовых глыб, на которых они формируются, изучали на восточном склоне Косьвинского Камня на высоте 1300 м. Проанализировано 75 описаний.

При одинаковой видовой насыщенности наибольшее число видов обнаружено на поверхностях, ориентированных на восток (табл. 3). В наибольшем количестве здесь представлены и накипные, и листоватые лишайники. На южных поверхностях обнаружено 49 видов. Несколько меньшее число видов на поверхностях, обращенных к северу, но здесь больше видов накипных лишайников. Наименьшее число видов — на западных поверхностях, кустистых форм нет.

Наиболее покрыты поверхности южной ориентации (см. табл. 3): накипных — 40 %, листоватых — 13 %, кустистых — 1 %. При общем покрытии 48 % на восточных поверхностях покрытие накипных меньше, листоватых такое же, как и на южных, а покрытие кустистых лишайников здесь максимальное. Покрытие на поверхностях, ориентированных на север и запад, значительно меньше, но покрытие накипных лишайников на них одинаково. На северных поверхностях листоватых несколько

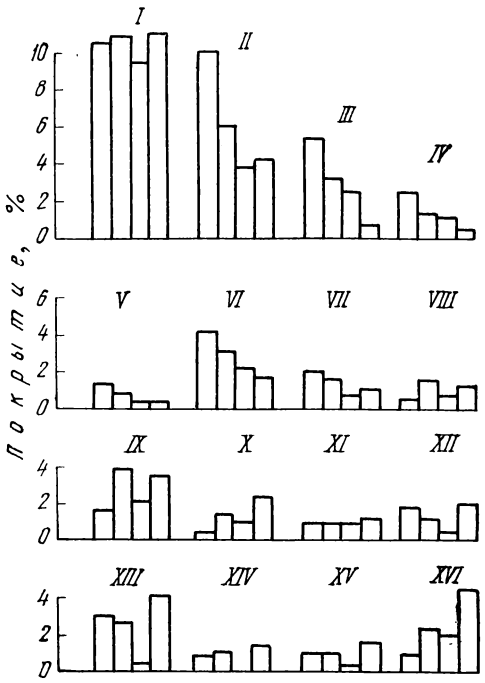

Рис. 3. Зависимость покрытия некоторых лишайников на пироксенитах от ориентации поверхности глыб.

I — *Rhizocarpon geographicum*, II — *Lecidea pantherina*, III — *L. flavocoerulescens*, IV — *L.dicksonii*, V — *Lecanora cenisea*, VI — *L.polytropa*, VII — *Umbilicaria cylindrica*, VIII — *U.proboscidea*, IX — *Lasallia pustulata*, X — *L.pensylvanica*, XI — *Lecanora badia*, XII — *Pertusaria lactea*, XIII — *Haematomma ventosum*, XIV — *Parmelia omphalodes*, XV — *Cetraria hepatizon*, XVI — *Parmelia centrifuga*.

больше, чем на западных. Покрытие кустистых лишайников минимальное на поверхностях, обращенных к северу.

Наименьшие покрытие и число видов на поверхностях, ориентированных на запад, обусловлены влиянием движущихся вниз по склону воды и снега. Максимальное общее число видов листоватых и кустистых лишайников, наибольшее покрытие на поверхностях восточной ориентации связаны с тем, что при достаточной освещенности они защищены не только от воды и снега, а также от ветра, оказывающего иссушающее действие и вызывающего механическую эрозию. Поверхности, обращенные на юг, скрыты от господствующих ветров и при общей восточной ориентации склона зачастую оказываются расположенными в своеобразных нишах. Этим можно объяснить самое большое общее покрытие. С некоторой затененностью связано меньшее покрытие кустистых лишайников, а также отсутствие тяготения листоватых лишайников к южным поверхностям, как это было в привершинной части.

Наименьшее изменение покрытия на поверхностях разной ориентации отмечено у *Rhizocarpon geographicum* и *Lecanora badia* (рис. 3). На северных поверхностях наибольшее покрытие у *Lecidea pantherina*, *L. flavocoerulescens*, *L. dicksonii*, *Lecanora polytropa*, *L. cenisea*, *Umbilicaria cylindrica*. Это связано с ослабленной конкуренцией со стороны листоватых форм и конкурентноактивных накипных. Наименьшее покрытие у *Lasallia pustulata*, *L. pensylvanica*, *Umbilicaria proboscidea*, *Parmelia centrifuga* обусловлено затененностью и сильными постоянными ветрами.

На поверхностях, ориентированных на восток, наибольшее

покрытие у *Lasallia pustulata*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. arctica*, *U. polyphylla*.

На западных поверхностях уменьшается покрытие у всех лишайников, кроме *Lecanora badia*. На поверхностях, обращенных к югу, максимальное покрытие у *Haematomma ventosum*, *Lecanora badia*, *Pertusaria lactea*, *Lasallia pensylvanica*, *Parmelia omphalodes*, *P. centrifuga*, *Cetraria hepatizon*, т. е. активных конкурентов; наименьшее — у *Lecanora polytropa*, *Lecidea flavocoerulescens*, *L. dicksonii* — самых слабых конкурентов.

ВЛИЯНИЕ КРУТИЗНЫ ПОВЕРХНОСТИ ГЛЫБ

Зависимость числа видов и покрытия эпилитных лишайниковых сообществ, формирующихся на пироксенитах, от крутизны поверхности глыб изучена на поверхностях восточной ориентации. Для анализа использовано 116 описаний с поверхностей горизонтальных и с уклоном 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120°.

Прежде всего обращают на себя внимание малое количество видов, низкая видовая насыщенность, значительно меньшее покрытие и отсутствие листоватых и кустистых лишайников на поверхностях с углом наклона 90° и более (табл. 4). Не обнаружено достоверных различий в числе видов на горизонтальных поверхностях и поверхностях с углом наклона менее 15°. Увеличение числа видов на поверхностях с наклоном 30° произошло за счет накипных форм. Максимально число видов на поверхностях с наклоном 45 и 75°, здесь же наибольшее число видов листоватых и кустистых лишайников.

Наибольшая видовая насыщенность — в группировках на горизонтальных поверхностях. Различий в этом показателе у группировок на поверхностях с наклоном от 15 до 75° не отмечено.

Покрытие лишайников максимально на поверхностях горизонтальных и с наклоном 75°. При угле наклона 75° больше всего накипных лишайников, на горизонтальных — листоватых. Одинаково покрытие на поверхностях с уклоном от 15 до 45°, затем оно увеличивается. Покрытие листоватых форм на поверхностях с уклоном от 15 до 60° одинаково и равно в среднем 7 %.

Малое число видов, небольшую видовую насыщенность и низкое покрытие лишайников на поверхностях с уклоном 90° и более можно объяснить затененностью, худшими условиями увлажнения, трудностью первоначального закрепления лишайников на этих поверхностях. Зарастание их, по-видимому, происходит за счет разрастания краевых частей группировок, формирующихся на других поверхностях той же глыбы.

Максимальное покрытие листоватых форм на горизонтальных поверхностях следует объяснить лучшими условиями увлажнения за счет задержки влаги, скопления частиц мелкозема, а также большей возможностью для закрепления и удерживания частей слоевищ.

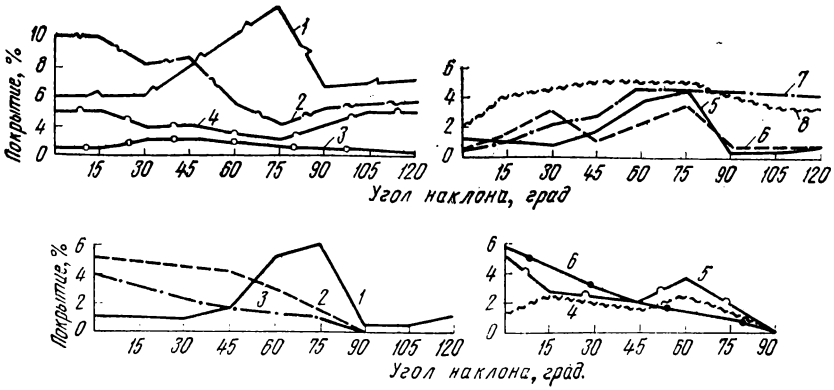

Рис. 4. Зависимость покрытия некоторых видов накипных лишайников от крутизны поверхности глыб пироксенита.

1 — Rhizocarpon geographicum, 2 — Lecidea pantherina, 3 — Lecanora polytropa, 4 — Lecidea flavocoerulescens, 5 — Lecanora cenisea, 6 — Lecidea dicksonii, 7 — Lecanora badia, 8 — Haematomma ventosum.

Рис. 5. Зависимость покрытия некоторых видов листовых лишайников от крутизны поверхности глыб пироксенита.

1 — Parmelia centrifuga, 2 — Cetraria hepatizon, 3 — Parmelia saxatilis, 4 — Umbilicaria cylindrica, 5 — U.proboscidea, 6 — Lasallia pensylvanica.

В умеренных широтах на восточных склонах с ростом крутизны (до 70°) увеличивается приход солнечной радиации [12]. С этим, очевидно, связан рост числа видов и покрытия лишайников с возрастанием угла наклона поверхностей, на которых формируются лишайниковые группировки.

По изменению покрытия с увеличением крутизны поверхности выделено три группы видов (рис. 4, 5): увеличивается покрытие у *Rhizocarpon geographicum*, *Lecanora cenisea*, *Parmelia centrifuga*, *Lecidea dicksonii* (до 75 %), *Lecanora badia*; уменьшается покрытие *Lasallia pensylvanica*, *Parmelia saxatilis*, *Cetraria hepatizon*, *Lecidea pantherina*, *L. flavocoerulescens*, *Lecanora polytropa*. При этом *Lecidea pantherina* и *L. flavocoerulescens* увеличивают покрытие на поверхностях крутизной более 75°. Низкое покрытие *Lecanora polytropa* на поверхностях крутизной до 20° мы связываем с ее слабой конкурентной активностью. Мало изменяется покрытие *Haematomma ventosum*, и только на горизонтальных поверхностях ее несколько стесняют листоватые лишайники. *Umbilicaria cylindrica* и *U. proboscidea* реагируют сходным образом на изменение крутизны в промежутке от 15 до 90° (см. рис. 5). Различия в покрытии на горизонтальных поверхностях связаны, по всей вероятности, с морфологическими особенностями, поскольку в конкурентном отношении *Umbilicaria cylindrica* даже более активна.

Различий в числе видов и покрытии эпилитных лишайниковых группировок, формирующихся на дунитах, в зависимости от крутизны поверхностей не обнаружено.

ВЫВОДЫ

1. Состав и строение лишайниковых группировок в горных тундрах Северного Урала в значительной степени зависят от ориентации и крутизны поверхностей, на которых они формируются.

2. Реакция лишайников на изменение ориентации и крутизны зависит от индивидуальных требований к среде, способности к выживанию, конкурентной активности.

3. Наиболее точным индикатором ландшафтных различий, вызванных фактором ориентации, является общее покрытие лишайников. При этом картину распределения лишайников в зависимости от ориентации и крутизны определяет совокупное покрытие накипных форм. Покрытие листоватых и кустистых лишайников невелико и отличается большой изменчивостью.

ЛИТЕРАТУРА

1. Булатова И. К. Изменение сезонной ритмики и продуктивности растительности горных тундр в ходе сукцессий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. 27 с.

2. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 248 с.

3. Домбровская А. В. Лишайники Хибин. Л.: Наука, 1970. 184 с.

4. Ефимов И. И., Ефимова Л. П. Кытлымский платиноносный массив: Материалы по геологии и полезным ископаемым Урала. М.: Недра, 1967, вып. 13. 336 с.

5. Кувшинова К. В. Климат.— В кн.: Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968, с. 82—117.

6. Магомедова М. А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала.— Экология, 1979, № 3, с. 29—38.

7. Магомедова М. А. Лишайники как индикаторы ландшафтных различий в горных тундрах Северного Урала.— В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 55—57.

8. Мартин Ю. Л., Назаров А. Г. Биогеохимические аспекты метода лихеноиндикации.— В кн.: Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1978, с. 19—23.

9. Трасс Х. Х. Некоторые вопросы фитоценотического изучения лишайников.— Уч. зап. Рижского ун-та. Ботаника, 1966, т. 74, вып. 2, с. 123—133.

10. Фамелис Т. В. Методические основы отображения структуры и закономерностей распределения высокогорной растительности на крупномасштабных картах (на примере Северного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. 23 с.

11. Щербаков Ю. А. Из опыта изучения роли экспозиции в ландшафтоведении.— Уч. зап. Пермского ун-та, 1970, вып. 240, с. 3—99.

12. Щербаков Ю. А. Поступление и отражение прямой солнечной радиации на неодинаково ориентированных склонах в разных условиях.— Уч. зап. Пермского ун-та, 1970, вып. 240, с. 100—133.

13. Щербаков Ю. А., Кириллова Г. К. О роли адвективной экспозиции в формировании климатических различий склонов.— Уч. зап. Пермского ун-та, 1970, вып. 240, с. 134—149.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

В. П. КОРОБЕЙНИКОВА

РЕКРЕАЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ГОРНЫХ ЛУГОВ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

На Северном Урале луговые сообщества — характерный элемент растительного покрова высокогорных поясов. Специфичность экологических условий определяет особенности продукционного процесса, фенологии, видового состава горных лугов, являющихся местообитанием ряда эндемичных, реликтовых и лекарственных растений [1]. Повсеместное развитие туризма, в том числе и в труднодоступных высокогорных районах Северного Урала, создает опасность нарушения природных экологических систем, уничтожения редких и ценных лекарственных растений. Горные луга Северного Урала пока мало вовлечены в хозяйственную деятельность человека из-за их труднодоступности, но в то же время все в большей степени подвергаются рекреационным воздействиям, так как часто служат туристам стоянками, через них проходят туристские тропы. Изучение устойчивости этих сообществ к разным рекреационным нагрузкам, наблюдение за восстановлением растительности на поврежденных участках и было целью настоящей работы, проводившейся в 1979—1982 гг. на горе Косьвинский Камень (Северный Урал).

Исследовались три луговых сообщества, находившихся на разных высотных уровнях. В горно-лесном поясе (600 м над ур. м.) — лютиково-горлецовый луг (I), занимающий довольно ровную площадку в окружении елового леса с примесью березы и кедра. Почва дерново-луговая, увлажнение умеренное. Покрытие почвы растениями 75 — 85 %, высота первого яруса 50 — 60 см. Доминируют сор.$_{2-3}$ — *Polygonum bistorta*, сор.$_1$ — *Ranunculus* borealis. В течение ряда лет луг использовался как сенокос.

В подгольцовом поясе (1000 м над ур. м.) — разнотравно-горлецовый луг (II), расположенный в пихтово-еловом редколесье на пологом склоне (около 20°). Почва горно-луговая слабо задерненная (50 — 60 см), увлажнение обильное за счет притока влаги с верхних частей склонов. Покрытие почвы растениями

60—70 %. Травостой мощный при высоте первого яруса 100—120 см. Доминируют сор.$_2$ — *P. bistorta*, сор.$_1$ — *Sanguisorba officinalis*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum* и др. Встречаются такие эндемичные виды, как *Anemone biarmiensis*, *Cerastium igoschinae*.

В горно-тундровом поясе (1200 м над ур. м.) — разнотравно-ветреницевый криофильный луг (III). Расположен на склоне (около 30°) возле ручья, вытекающего из снежника. Почва неглубокая (15 — 20 см), горно-луговая, щебенистая. Увлажнение неравномерное: обильное весной — во время таяния снега, меньшее — летом после стаивания снежников. Покрытие почвы растениями 70 — 80 %. Высота первого яруса 30 — 40 см. Преобладают *A. biarmiensis* (сор.$_2$), *Galium septentrionale* (сор.$_1$), *Viola biflora* (сор.$_1$), *Cortusa matthioli* (сор.$_1$). Отмечены также *Rhodiola rosea* (sp.), *Lagotis uralensis* (sol.).

Воздействие рекреации на луговую растительность изучали на экспериментальных тропах, где в 1979 г. были даны нагрузки в 1200 (I вариант) и 2300 шагов/м^2 (II вариант). При выборе нагрузок исходили из реального числа посещений горного массива туристами, основываясь на данных местной турбазы. Нагрузки давали один раз, так как, по некоторым данным [5], основное влияние на растения оказывает сумма, а не периодичность рекреационных воздействий. Тропы размером 5×0,5 м, расположенные на расстоянии 0,5 м друг от друга, закладывали в трехкратной повторности в каждом варианте. Для сравнения на лугах были заложены контрольные участки того же размера. Определяли следующие показатели: видовой состав, проективное покрытие почвы растениями, высоту растений, встречаемость видов по Раункиеру (цит. по [2]), запасы надземной фитомассы с подразделением на живую и отмершие части. Сбор данных проводили по общепринятым методикам с учетных площадок размером 1/16 и 1/10 м^2, в 30 или в 50-кратной повторности.

Обследование опытных участков на лугах сразу после нагрузки показало, что при умеренном вытаптывании (I вариант) надземные части растений уничтожаются и смешиваются с подстилкой, отчего она становится более мощной и приобретает зеленовато-бурый цвет. При максимальной нагрузке (II вариант) полностью разрушаются не только травяной покров, подстилка, но и верхние слои почвы, повреждаются корни и корневища, меняется микрорельеф, появляются рытвины, заполненные водой. Причем наиболее сильные разрушения отмечены во влажных луговых сообществах на склонах в подгольцовом и горно-тундровом поясах, по сравнению с более сухим лугом на ровной площадке в горно-лесном поясе.

О восстановлении растительности на лугах судили через один (1980 г.) и три (1982 г.) года после вытаптывания.

В лютиково-горлецовой ассоциации в горно-лесном поясе

восстановление растительности во всех вариантах наблюдалось уже через год после вытаптывания. Покрытие почвы растениями здесь не отличалось от контрольного, а высота верхнего яруса, особенно в опыте с максимальным вытаптыванием, превышала контрольные показатели (90 — 100 см). Не отличались от контроля и запасы фитомассы (табл. 1), отмечено даже некоторое превышение общих запасов фитомассы во II варианте по сравнению с контролем и I вариантом. Соотношение между зелеными и отмершими частями растений в опытных вариантах также было сходно с контролем.

Бóльшие изменения произошли в видовом составе. Обеднение его в результате вытаптывания, особенно во II варианте (табл. 2), связано с выпадением некоторых редко встречающихся здесь видов (*Parnassia palustris, Geranium pratense, Filipendula ulmaria* и др.). Отмечено перераспределение видов по классам встречаемости и по обилию. Так, обилие доминирующих в контроле лютика бореального и горца змеиного в опытных вариантах несколько снизилось, хотя они по-прежнему имели высокую встречаемость (81 — 100 %). В то же время редкие и малообильные в контроле *Deschampsia caespitosa* и *Carex acuta* в результате вытаптывания вышли на позиции доминантов как по обилию и встречаемости, так и по продуктивности. За счет этих двух видов в опытных вариантах доля злаков и осок повысилась почти в два раза по сравнению с контролем (табл. 3). В классы с более высокой встречаемостью в опытах перешли и такие виды как Trifolium spadiceum, Rumex acetosa, Stellaria graminea и др. Однако, несмотря на указанные отличия, существенных изменений в видовом составе в лютиково-горлецовом сообществе не произошло, коэффициент сходства по Соренсену [6] между участками с вытаптыванием и контролем был не ниже 83 %.

Восстановление растительности в двух других сообществах, лежащих в более высоких поясах (подгольцовом и горнотундровом), шло значительно медленнее. Особенно большие изменения на следующий год после вытаптывания наблюдались в разнотравно-горлецовом лугу, самом влажном. В результате вытаптывания в опытных вариантах произошло опускание грунта по сравнению с контролем на 10 — 15 см, и тропы стали служить водостоками весной и осенью, что, вероятно, препятствовало восстановлению растительности. Запасы фитомассы (см. табл. 1) здесь были близки к нулю (II вариант) или почти в десять раз меньше контрольных (I вариант).

Растения присутствовали на тропах в виде единичных проростков высотой 1 — 5 см при покрытии почвы от 1 до 5 %. Число видов резко сократилось (см. табл. 2). Преобладало семенное возобновление доминирующих видов и видов, входивших в контроле в классы с высокой встречаемостью. Исчезли такие виды, как *Ligularia sibirica, Cirsium heterophyllum, Angelica sylvestris, Parnasia palustris, Cerastium igoschinae* и др. Коэффициент

Таблица 1

Запасы фитомассы высокогорных лугов после рекреационного воздействия (воздушно-сухой, г/м²)

Ассоциации	Фитомасса	Контроль		60 проходов		120 проходов	
		$M \pm m$	Доля от общих запасов, %	$M \pm m$	Доля от общих запасов, %	$M \pm m$	Доля от общих запасов, %
Лютиково-горлецовая (горно-лесной пояс)	Общие запасы	326±22* / —	100	307±19 / —	100	363±22 / —	100
	В том числе: отмершие части	85±9 / —	26 / —	75±7 / —	24 / —	82±10 / —	23 / —
	живые части	241±14 / —	74 / —	232±13 / —	76 / —	281±16 / —	77 / —
Разнотравно-горлецовая (подгольцовый пояс)	Общие запасы	288±28 / 378±18	100	29±6 / 109±15	100	0 / 33±7	100
	В том числе: отмершие части	56±7 / 126±9	19 / 33	0 / 15±3	0 / 14	0 / 5	0 / 15
	живые части	232±25 / 252±18	81 / 67	29±6 / 94±12	100 / 86	0 / 28±6	0 / 85
Разнотравно-ветреницевая (горно-тундровый пояс)	Общие запасы	486±29 / 376±27	100	104±17 / 127±18	100	33±10 / 103±17	100
	В том числе: отмершие части	251±19 / 166±16	52 / 44	68±15 / 53±13	65 / 42	0 / 36±10	0 / 35
	живые части	235±17 / 210±15	48 / 56	36±5 / 74±8	35 / 58	33±10 / 77±9	100 / 65

* В числителе — данные 1980 г., в знаменателе — 1982 г.

Таблица 2

Число видов в луговых сообществах в контрольных и опытных вариантах

Ассоциация	Контроль	I вариант (1200 шагов/м²)	II вариант (2300 шагов/м²)
Лютиково-горлецовая	28*	25	21
	—	—	—
Разнотравно-горлецовая	21	15	12
	19	16	16
Разнотравно-ветреницевая	28	26	25
	30	27	26

* В числителе — данные 1980 г., в знаменателе — 1982 г.

Таблица 3

Доля участия ботанических групп в запасах зеленой фитомассы, %

Сообщество	Фитомасса	Контроль	Вариант	
			60 проходов	120 проходов
Лютиково-горлецовый луг	Зеленая фитомасса . . .	100*	100	100
		—	—	—
	В том числе:			
	злаки — осоки . . .	36	66	79
		—	—	—
	разнотравье	64	34	21
		—	—	—
Разнотравно-горлецовый	Зеленая фитомасса . . .	100	100	100
		100	100	100
	В том числе:			
	злаки — осоки . . .	34	—	—
		28	61	64
	разнотравье	41	—	—
		72	39	36
Разнотравно-ветреницевый	Зеленая фитомасса . . .	100	100	100
	В том числе:			
	злаки — осоки . . .	61	44	—
		44	39	45
	разнотравье	39	56	—
		56	61	55

* В числителе — данные 1980 г., в знаменателе — 1982 г.

видового сходства между контролем и опытными вариантами составил 61—67 %.

На третий год в опытных вариантах на этом лугу у горца змеиного, кровохлебки лекарственной, гравилата речного появились побеги из спящих почек на корневищах, поврежденных при вытаптывании. Имело место и семенное возобновление этих видов, а также ветреницы пермской. Проективное покрытие почвы растениями повысилось до 30—40 % в I варианте и до 10—15 % во втором. Высота отдельных растений достигала здесь 20—30 (I вариант) и 10—15 см (II вариант). Увеличились и запасы фитомассы в основном за счет живых частей растений. Но отличия от контроля все-таки были значительными (см. табл. 1). В видовом составе произошло перераспределение по классам встречаемости. Так же, как и в предыдущем сообществе, увеличилась доля злаков и осок по обилию, встречаемости, а также по запасам фитомассы (см. табл. 3). Доминирующие в контроле горец змеиный, кровохлебка лекарственная, гравилат речной уступили позиции *Poa alpigena, Carex loliacea.* Появились отдельные пятна, особенно во II варианте, пушицы (*Eriophorum scheuchzezi*). Несмотря на изменение соотношения между отдельными видами, коэффициент видового сходства между вытоптанным участком и контролем был велик (80—91 %), а число видов в опытах приблизилось к контрольному уровню (см. табл. 2).

Несколько лучше, чем на лугу в подгольцовом поясе, шло восстановления растительности на криофильной лужайке в горно-тундровом поясе. На следующий год после вытаптывания проективное покрытие почвы растениями составило 5 и 15—20 % (II и I вариант соответственно), а высота растений 1—5 (II) и 10—15 (I) см. Запасы фитомассы были невелики по сравнению с контролем, особенно при больших нагрузках (см. табл. 1), но выше, чем в предыдущем сообществе. Лучше шло и восстановление видового состава (см. табл. 2). Однако хотя почти все виды, присуствующие в контроле обнаружены и в опытных вариантах, вытаптывание для них оказалось крайне неблагоприятным. Доля видов, входивших на тропах в классы с низкой встречаемостью, значительно увеличилась, особенно во II варианте. Так, ветреница пермская, доминирующая в контроле, при максимальной нагрузке стала редким видом. Из субдоминантов наиболее устойчивым к вытаптыванию был подмаренник (*Galium septentrionale*), встречающийся и в опытах. Злаки *Bromus sibiricum u Festuca supina,* редкие в контроле, стали на тропах часто встречающимися видами. В целом видовой состав на этом лугу изменился мало — коэффициент сходства по Соренсену между контролем и тропами составил 83—85 %.

В последующие годы зарастание троп растительностью на этом лугу шло медленно. На третий ход хотя и увеличилось проективное покрытие почвы растениями на вытоптанных участках (до

50 — 60 % в I варианте и до 10 — 20% во втором), но запасы фитомассы почти в три раза были меньше контрольных (см. табл. 1). Быстрее шло восстановление растительности во II варианте, где запасы зеленой массы даже несколько превышали показатели I варианта. Продолжалось перераспределение видов по классам встречаемости и обилию. Устойчивый к вытаптыванию подмаренник северный и на третий год доминировал на тропах; постепенно восстанавливала свои позиции анемона пермская, увеличились ее обилие и встречаемость (до 40 — 50 %) в опытных вариантах, причем наряду с вегетативным возобновлением у нее отмечено и семенное. Снизились встречаемость и обилие костра сибирского и овсяницы приземистой, доминирующих на тропах на следующий год после вытаптывания. Эндемичный *Lagotis uralensis* отсутствовал в опытных вариантах, а встречаемость *Rhodiola rosea* значительно снизилась (с 53 % в контроле до 16 % в опытных вариантах). По числу видов поврежденные участки мало отличались от контроля, хоть полного восстановления видового состава не произошло (см. табл. 2). Коэффициент видового сходства вытоптанных участков и контроля был велик (91 — 93 %).

Таким образом, восстановление растительности в луговых сообществах на разных высотных уровнях имеет наряду с различиями и некоторые общие черты. В изученных сообществах быстрее всего идет восстановление видового состава. На лугах в горно-лесном и горно-тундровом поясах это происходит уже на следующий год после вытаптывания, а в подгольцовом поясе — на третий год. Даже при максимальных нагрузках коэффициент видового сходства между контрольными и вытоптанными участками на лугах был не ниже 80 %. Такая устойчивость видового состава при нарушении фитоценоза связана с экологической и биологической гетерогенностью особей, входящих в состав ценопопуляций. При этом большое значение имеет способность семян многих видов растений длительно сохранять жизнеспособность в почве, а также способность взрослых особей при ухудшении условий произрастания изменять свое жизненное состояние, вплоть до перехода в состояние вторичного покоя [4].

В изученных луговых сообществах при небольших нагрузках (1200 шагов/м^2) восстановление видового состава на тропах идет за счет вегетативного размножения сохранившихся в почве подземных частей растений; при сильных нагрузках (2300 шагов/м^2) — за счет появления побегов из спящих почек на поврежденных при вытаптывании корневищ, вегетативного размножения некоторых видов с ближайших неповрежденных участков и семенного возобновления части доминирующих видов. Медленнее восстанавливается после рекреации флористическое богатство, что связано с выпадением некоторых малообильных и редко встречающихся в данных сообществах видов. В эту группу входят и эндемичные виды, присуствующие на лугах в подгольцо-

вом и горно-тундровом поясах. В то же время не отмечено внедрения в сообщество видов, не свойственных им ранее. По литературным данным [3], известно, что рекреационные воздействия влекут за собой изменения водно-физических свойств почвы, ее структуры, плотности, содержания гумуса и т. д. Изменения экологических условий вызывают, вероятно, и перераспределение видов по классам встречаемости и обилию. В изученных луговых сообществах на тропах доминанты замещаются более редкими видами.

Как указывал Т. А. Работнов [4], возможность замены доминирующих видов более редкими при изменении условий произрастания заложена в самой структуре фитоценозов, образованных многими видами, в том числе и такими, которые способны произрастать или даже доминировать в неблагоприятных условиях. Это обеспечивает не только более полное использование среды, но и повышает устойчивость продуктивности фитоценозов. С этой точки зрения сообщество в горно-лесном поясе значительно отличалось от лугов, расположенных в более высоких поясах. Уже на следующий год после вытаптывания проективное покрытие почвы растениями, высота I яруса и запасы фитомассы здесь не отличались от контрольного уровня. Такая устойчивость данного луга к антропогенным факторам, в частности к рекреации, объясняется, вероятно, интенсивным хозяйственным использованием его в прошлом и наличием в связи с этим в видовом составе антропотолерантных видов, например луговика дернистого, способного разрастаться и давать высокую фитомассу в условиях, неблагоприятных для других видов.

Значительно менее устойчивы к рекреакции луговые сообщества в горно-тундровом и, особенно, в подгольцовом поясах. Восстановление растительности здесь шло значительно медленнее: на третий год после вытаптывания высота растений, проективное покрытие и запасы фитомассы на тропах существенно отличались от контрольного уровня.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.

2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967, 358 с.

3. Полякова Г. А. Рекреация и деградация лесных биогеоценозов.— Лесоведение, 1979, № 3, с. 70—81.

4. Работнов Т. А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов.— Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1973, т. 28 (4), с. 67—76.

5. Рогова Т. В. О влиянии вытаптывания на растительность ценозов лесного луга и сосняка чернично-мшистого.— Экология, 1976, № 4, с. 84—87.

6. Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant based on similarity of species content.— K. danske vidensk. Selsk., 1948, t. 5 (4), s. 1—34.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

АНТРОПОТОЛЕРАНТНОСТЬ ГОРНОТУНДРОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Сильным рекреационным фактором, который влияет на все растительные сообщества, является вытаптывание, приводящее к существенным изменениям всех компонентов биогеоценозов и даже к их уничтожению. Не составляют исключения в этом отношении горные растительные сообщества, вытаптывание которых усиливается в связи с интенсивным развитием туризма. В настоящей работе излагаются результаты экспериментов по влиянию вытаптывания на горнотундровые сообщества Северного Урала.

Горная часть Урала относится к зоне избыточного увлажнения [6]. Горнотундровая растительность распространена в местах, где средняя годовая температура ниже нуля, безморозный период равен 40—50 дням, характерны резкие суточные колебания температур, иссушающие ветры, обильные снегопады [4]. Работы по имитации влияния антропогенных нагрузок на горнотундровые сообщества проводились на горе Косьвинский Камень в 1978—1981 гг. В процессе исследования предполагалось выявить: 1) реакцию растений на сильные, но редкие и на средние по интенсивности, но многократные нагрузки; 2) время регенерации растительного покрова; 3) допустимые антропогенные нагрузки для горнотундровых сообществ. В качестве показателей реакции растений на нагрузки использованы видовой состав сообщества, биомасса, годичный прирост и весовые соотношения структурных частей растений.

Экспериментальное вытаптывание растительности проводили в июле — начале августа на пробных площадях размером 5×5 м в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре (1978 г.) и размером 3×3 м — в ивняково-разнотравно-моховой тундре (1979 г.) в двух-, трехкратной повторности для каждого варианта опыта. При выборе интенсивности нагрузки руководствовались визуальными наблюдениями в ходе эксперимента. Нагрузка 50 шагов/м^2, при которой растительный покров только примят, была принята за среднюю. Заметные нарушения растительности (уменьшение

проективного покрытия, обламывание побегов, преждевременное побурение листьев цветковых) наблюдали при 200 шагах/м² — приняли за сильную.

Суммарная антропогенная нагрузка на фитоценозы составила 400 (50×8; 200×2), 800 (200×4) и 2000 (200×5) шагов/м². Ассистент весом около 70 кг ходил вдоль и поперек оконтуренных площадей в солнечные дни. В конце сезона вытоптанные площади были разбиты на квадратные метры. В последующие годы в период активной вегетации для каждого варианта опыта взяли по 4 м² (в систематическом порядке), внутри каждого из которых с четырех площадок 25×25 см (случайная выборка) срезали надземную фитомассу (по границе зеленой и бурой частей мхов). На этих же площадках учитывали массу отмерших (бурых) частей мхов и лишайников. Надземную фитомассу цветковых растений подразделяли на живую (биомассу) и отмершую. К отмершей массе цветковых растений относили все мертвые части: еще не потерявшие связь с надземными органами (ветошь) и опавшие на поверхность мха. Биомассу растений разбирали по видам. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. При 16-кратной повторности статистическая ошибка оценки запаса надземной биомассы цветковых, мхов и лишайников находилась в пределах 15—30 %. Такая постановка эксперимента позволила изучить способность к восстановлению поврежденных вытаптыванием отдельных видов растений.

Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра. Занимает пологий склон Косьвинского плеча (высота около 800 м над ур. м.). Почва горнотундровая торфянистая, залегает на щебенке. На долю выходов щебенки приходится около 5 % поверхности почвы. Достаточно четко выражена вертикальная расчлененность растительности. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает cop.$_1$ — *Vaccinium uliginosum*, характерны также sp.$_1$ — *Polygonum bistorta, Poa alpigena, Festuca supina.* Редко встречаются sol.— *Cerastium igoschiniae, Rumex acetosa, Eriophorum vaginatum, Carex capillaris, Dianthus acicularis, Saussurea uralensis.* Нижний ярус представлен мохово-лишайниковой дерниной с прижатыми, часто погребенными в ней побегами sp.-cop.$_1$ — *Empetrum hermaphroditum*, sol.— *Silene acaulis.* В сложении мохового покрова главную роль играют sp.— *Rhacomitrium lanuginosum, Aulacomnium turgidum, Hylocomium splendens.* Произрастают также sol.— *Pleurozium schreberi, Ptilidium ciliare, Thuidium abietinum, Rhytidium rugosum, Drepanocladus* sp., *Ptilium crista-castrensis.* Лишайники представлены как в виде цельных куртин, так и в сочетании с мхами. Среди них доминируют sp.— *Cetraria cucullata, C. laevigata, Cladonia sylvatica, C. amaurocraea, C. rangiferina, Alectoria ochroleuca.* В небольшом количестве встречаются sol.— *Cetraria islandica, C. nivalis, Cladonia alpestris* и др.

Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра напоминает равнинную. Как и в лесотундре, здесь велика роль мхов, лишайников и гипоарктических кустарничков, а доля травянистых растений в образовании органического вещества весьма незначительна.

Экспериментальные исследования по однолетнему вытаптыванию горнотундрового фитоценоза привели к выводу, что для сообщества важна суммарная антропогенная нагрузка. Различия в реакции растений на сильные, но редкие, на средние по интенсивности, но многократные нагрузки не отразились на продукционном процессе, поэтому в работе рассматривается реакция растений на суммарные нагрузки 400, 800, 2000 шагов/м^2.

При нагрузке 400 шагов/м^2 наблюдали заметное снижение проективного покрытия лишайников (на 30—40 %), отламывание побегов голубики, сильное втаптывание травянистых растений в ненарушенный, но очень примятый моховой покров.

При нагрузке 800 шагов/м^2 колорит участка был бурым по сравнению с зеленым фоном контроля. Еще больше снизилось проективное покрытие растений (у лишайников — на 60 %) и частично нарушилась моховая дернина.

Участок с нагрузкой 2000 шагов/м^2 был сильно выбит, побурел, уровень его поверхности снизился по сравнению с контрольной площадкой.

Как и следовало ожидать, под влиянием вытаптывания прежде всего происходила деградация лишайникового покрова. Показательно снижение общей биомассы — от 288—301 г/м^2 в контроле до 63—20 г/м^2 при нагрузке 2000 шагов/м^2 (табл. 1). Меньше повреждались алектории, в большей степени обламывались и перетирались цетрарии и особенно кладонии. Хотя видовой состав лишайников не изменился, при этой нагрузке остались только кусочки подециев, дальнейшая судьба которых пока не известна. Многие из них побурели, ослизнились, поэтому было нарушено соотношение между живыми и отмершими частями (контроль — 2 : 1, 2000 шагов/м^2 — 1 : 5).

При всех нагрузках не изменился видовой состав мхов, причем редко встречаемые виды оставались редкими. Можно говорить только о реакции доминантов на вытаптывание (табл. 2). Доминантом во всех вариантах опыта был *Rhacomitrium lanuginosum*. На втором месте по биомассе были *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*. При вытаптывании происходило отмирание как нижних частей побегов мхов, так и целых побегов. Побурение нижних частей побегов стало причиной увеличения относительного прироста мхов (табл. 3). Отмирание целых побегов преобладало при нагрузке 2000 шагов/м^2. Это привело, с одной стороны, к заметному снижению биомассы мхов (с 158—166 г/м^2 в контроле до 33—17 г/м^2 при 2000 шагах/м^2), с другой стороны, к нарушению весового соотношения

Таблица 1

Биомасса лишайников в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре (воздушно-сухой вес), г/м²

Лишайники	Контроль		Нагрузка, шагов/м²					
			400		800		2000	
	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.
Cetraria cucullata . . .	39,8	32,5	29,9	36,6	19,8	30,5	10,9	3,3
C. laevigata	81,7	36,4	65,9	45,1	71,4	31,4	23,3	6,5
C. islandica	4,0	3,8	2,8	0,2	0,3	2,2	1,2	—
C. nivalis	—	7,6	1,0	1,3	4,0	3,0	4,2	0,7
Cladonia sylvatica . . .	62,4	59,1	58,0	36,5	69,8	6,5	2,0	0,5
C. amaurocraea	5,6	91,6	13,3	11,4	17,4	5,5	2,7	2,2
C. rangiferina	31,9	7,1	2,2	16,8	7,4	1,0	0,4	0,2
C. alpestris	11,3	4,6	4,0	—	—	—	—	—
Alectoria ochroleuca . .	61,9	41,6	24,6	50,4	25,2	24,9	17,5	7,0
Thamnolia vermicularis	1,9	1,4	0,7	1,2	0,9	1,5	0,5	0,1
Evernia furfuracea . . .	—	1,2	1,2	0,1	6,0	—	—	Следы
Hypogimnia physodes	0,6	0,1	0,8	0,4	1,7	0,5	Следы	Следы
Peltigera aphthosa . . .	—	0,1	1,7	Следы	—	—	—	—
Редкие виды	—	1,1	0,2	—	—	—	—	0,3
Всего . . .	301,1	288,3	206,1	200,2	226,6	107,0	62,7	20,8

Таблица 2

Биомасса мхов в кустарничково-лишайниковой тундре (воздушно-сухой вес), г/м²

Мхи	Контроль		Нагрузка, шагов/м²					
			400		800		2000	
	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.
Rhacomitrium lanuginosum	98,9	105,6	90,6	164,2	55,4	91,4	22,8	10,7
Aulacomnium turgidum	31,4	26,7	15,3	17,6	18,4	15,1	3,6	2,6
Hylocomium splendens	23,8	13,3	28,0	12,6	8,5	31,6	1,1	1,0
Pleurozium schreberi	1,4	1,0	1,3	1,7	0,6	4,8	—	—
Ptilidium ciliare	0,5	0,1	—	0,2	Следы	—	Следы	—
Thuidium abietinum	0,5	—	—	—	0,1	0,2	—	—
Rhytidium rugosum	6,9	3,4	1,9	1,5	—	6,1	1,1	0,8
Ptilium crista-castrensis	—	—	1,3	—	—	—	—	—
Drepanocladus sp. . . .	1,7	3,7	3,1	1,5	0,4	0,9	4,1	0,9
Dicranum sp.	0,8	4,0	1,6	2,1	0,9	2,4	0,1	1,0
Всего . . .	165,9	157,8	143,1	200,2	85,3	153,5	33,4	17,0

Таблица 3

Относительный прирост мхов при разных антропогенных нагрузках

Мхи	Контроль		Нагрузка, шагов/м²					
			400		800		2000	
	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.	1979 г.	1980 г.
Aulacomnium turgidum	20,9	21,0	28,6	25,7	31,2	31,7	32,8	32,5
Hylocomium splendens	24,1	17,1	29,0	27,6	33,7	29,0	Не опр.	32,6
Rhacomitrium lanuginosum	20,9	24,5	28,8	25,5	27,1	26,5	»	33,2

Таблица 4

Соотношения биомассы структурных частей цветковых растений при разных антропогенных нагрузках (учетная площадка 25×25 см)

Вариант опыта	Год	Побеги текущего года, % (надбавка к 100%)	Побеги прошлых лет (100%)	
			листья	стебли
Голубика				
Контроль	1979	53,0±2,3		
	1980	63,5±2,3		
	1981	67,1±2,3	0	100
Нагрузка, шагов/м²				
400	1979	54,5±2,2		
	1980	67,4±3,9		
800	1979	65,3±4,9		
	1980	63,2±6,8		
	1981	66,1±3,2		
2000	1979	56,5±7,1		
	1980	63,4±6,0		
Водяника				
Контроль	1979	19,1±1,3	32,6±2,6	67,4±2,6
	1980	25,5±2,0	34,9±2,2	65,1±2,2
	1981	24,8±2,2	47,0±1,3	53,0±1,3
Нагрузка, шагов/м²				
400	1979	20,6±1,6	18,2±1,9	81,8±1,9
	1980	39,5±1,7	34,2±1,7	65,8±1,7
800	1979	12,2±2,7	11,8±2,2	88,2±2,2
	1980	35,4±4,3	30,1±3,0	69,9±3,0
	1981	29,1±2,2	42,2±2,9	57,8±2,9
2000	1979	9,3±2,6	6,9±3,1	93,1±3,1
	1980	15,7±5,6	13,6±5,3	86,4±5,3
	1981	41,0*	48,5*	51,5*

* Данные по трем площадкам.

зеленых и бурых частей мхов (контроль — 1 : 3,6; 2000 шагов/м² — 1 : 31).

Видовой состав цветковых растений во всех вариантах опыта также остался без изменения благодаря сохранению их подземных органов в подушке мха. Доминировали голубика и водяника. Относительная величина прироста голубики составила 53—67 % от биомассы многолетних стеблей, причем изменчивость прироста по годам и по вариантам опыта была выражена слабо из-за интенсивного образования порослевых побегов (табл. 4). Что касается общих запасов биомассы и абсолютной величины прироста голубики, то они достоверно снизились при нагрузке 800 шагов/м² (табл. 5). При 2000 шагах/м² осталось около 40 % от соответствующих показателей контрольного участка.

Биомасса водяники определена с большой статистической ошибкой (около 30 %), в величину которой укладывалась масса побегов текущего года (см. табл. 5). Поэтому реакция водяники на вытаптывание могла быть выяснена только при изучении весовых соотношений ее структурных частей (см. табл. 4). Обнаружили, что у водяники быстро буреют листья, поэтому в первый год после вытаптывания было нарушено соотношение между листьями и стеблями прошлых лет (в контроле листья составили 32,6 %, при нагрузке 2000 шагов/м² — 6,9 %). Уменьшение биомассы листьев прошлых лет в 3—4 раза наполовину снизило величину прироста (побеги текущего года в контроле составили 19,1 %, при 800 и 2000 шагах/м² — 12,2 и 9,3 %). Процент листьев на побегах прошлых лет был восстановлен до контрольного уровня на второй год в опыте 400 и 800 шагов/м² и на третий год — при 2000 шагах/м². В соответствии с этим наблюдали увеличение относительного прироста водяники на второй (при 800 шагах/м²) и третий год (при 2000 шагах/м²) после прекращения антропогенной нагрузки. Биомасса водяники заметно снизилась при 800 шагах/м²; при 2000 шагах/м² она составила 30 % от контроля, еще меньше была величина прироста — около 17 % от контроля.

Следовательно, весовые соотношения структурных частей голубики и водяники восстановились в довольно короткий срок. Для восстановления запасов биомассы кустарничков потребуется более длительный промежуток времени: для голубики — около четырех лет, для водяники — около 20 (если исходить из разности биомассы контроля и участка с нагрузкой 2000 шагов/м², деленной на средний годовой прирост).

Биомасса травянистых растений не превысила 17—29 г/м², причем более чем на 50 % была представлена раковой шейкой. Антропогенные влияния не снизили биомассу травянистых в следующие вегетационные сезоны, наоборот, наблюдали значительное ее увеличение на второй (при 800 шагах/м²) и третий год (визуально при 2000 шагах/м²) за счет числа побегов рако-

Таблица 5

Структура биомассы цветковых растений в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре (воздушно-сухой вес), г/м²

Компоненты	Год	Контроль		Нагрузка, шагов/м²					
				400		800		2000	
		Биомасса	Прирост	Биомасса	Прирост	Биомасса	Прирост	Биомасса	Прирост
Голубика	1979	165,4±20,0	56,7±6,8	152,3±14,6	53,9±5,6	78,5±6,6	29,8±2,4	60,2±7,5	20,4±3,2
	1980	149,4±16,8	57,3±6,4	129,9±11,4	50,8±4,8	120,5±15,4	46,7±5,4	81,4±6,9	30,5±4,0
	1981	168,9±12,3	68,5±4,8	Не опр.		98,7±11,7	39,1±4,8	Не опр.	
Водяника	1979	79,6±16,0	12,8±2,7	52,1±15,8	8,9±3,2	33,9±8,6	3,8±1,3	19,2±5,6	1,8±0,3
	1980	67,0±15,2	14,0±3,4	60,7±19,2	16,7±5,0	37,3±12,5	10,0±3,5	29,5±12,4	3,4±1,7
	1981	85,2±21,3	18,0±4,2	Не опр.		57,2±13,8	13,4±3,5	Не опр.	
Травянистые	1979	17,5±3,5	17,5±3,5	13,9±1,6	13,9±1,6	14,8±4,2	14,8±4,2	13,7±3,2	13,7±3,2
	1980	22,1±3,2	22,1±3,4	22,1±4,5	22,1±4,5	38,8±7,0	38,8±7,0	20,3±3,5	20,3±3,5
	1981	28,9±5,8	28,9±5,8	Не опр.		31,9±6,4	31,9±6,4	Не опр.	
Общий запас	1979	262,5±24,1	87,0±8,2	218,3±16,0	76,7±6,9	128,2±10,2	48,4±4,8	93,1±12,3	35,9±5,8
	1980	238,5±8,8	93,4±6,2	212,7±20,6	89,6±7,5	196,6±22,2	95,5±10,9	131,2±17,1	54,2±5,8
	1981	283,0±16,0	115,4±4,2	Не опр.		187,8±22,4	84,4±9,6	Не опр.	

Таблица 6

Структура надземной биомассы кустарничково-лишайниковой тундры (воздушно-сухой вес), г/м²

Компоненты биомассы	Год	Контроль	Нагрузка, шагов/м²		
			400	800	2000
Цветковые	1979	261,8±24,1	218,3±16,0	128,2±10,2	93,1±12,3
	1980	238,5±8,8	212,7±20,6	196,6±22,6	131,2±17,1
	1981	283,0±16,0	Не опр.	187,8±22,4	Не опр.
Мхи	1979	165,9±40,8	143,1±30,9	85,3±15,2	33,4±11,4
	1980	157,8±41,6	200,2±40,0	153,6±48,3	17,0±6,0
	1981	147,7±36,8	Не опр.	120,7±33,6	Не опр.
Лишайники	1979	301,1±46,9	206,1±35,0	226,6±27,0	62,8±12,3
	1980	288,3±59,4	200,2±29,3	107,0±22,9	20,8±5,6
	1981	274,4±67,2	Не опр.	186,0±38,4	Не опр.
Общий запас	1979	728,8±38,4	567,5±28,5	440,1±19,2	189,3±13,0
	1980	684,6±44,8	613,1±30,4	457,2±33,6	169,0±11,2
	1981	705,1±44,8	Не опр.	494,5±32,0	Не опр.

вой шейки, пушицы влагалищной, мятлика высокогорного, овсяницы приземистой.

Для кустарничково-мохово-лишайниковой тундры характерно полное использование территории мхами, лишайниками и цветковыми растениями. Если уменьшалась биомасса одного из компонентов, то увеличивалась биомасса другого. Так, в 1979 г. на площадке с нагрузкой 800 шагов/м² снижение биомассы цветковых и мхов сопровождалось увеличением биомассы лишайников. Благодаря полной занятости территории растениями и незначительной разногодичной изменчивости их прироста общий запас надземной биомассы во всех вариантах опыта практически не варьировал по годам (табл. 6). Постепенное увеличение антропогенной нагрузки повысило количество площадок с меньшей биомассой, поэтому наблюдали постепенное снижение запасов биомассы. Если биомассу контрольного участка принять за 100 %, то при нагрузке 400 шагов/м² она составит 84 %, 800 шагов/м² — 66 %, 2000 шагов/м² — 25 %, т. е. снижение биомассы пропорционально интенсивности вытаптывания.

Ивняково-разнотравно-моховая тундра. Широко распространена на северо-восточном склоне горы Косьвинский Камень. Участок находится в горнотундровом поясе на одной из террас, на высоте около 1300 м над ур. м. Почва горнотундровая торфянистая.

Так как режим увлажнения обилен и достаточно устойчив, сильно развит моховой покров. Доминируют зеленые мхи:

Структура надземной биомассы ивняково-разнотравно-моховой тундры

Компоненты биомассы	Контроль		Нагрузка, 400	Нагрузка, 800
	1980 г	1981 г.	1980 г.	1980 г.
Цветковые	184,3±14,6	227,8±24,0	140,4±15,4	127,0±10,7
В том числе травянистые	125,1±17,9	117,1±8,0	69,6±8,3	61,6±5,4
Мхи	240,9±19,8	251,7±14,4	168,8±18,2	176,5±17,1
Лишайники*	9,1	12,1	15,2	6,9
Общий запас	434,3±21,4	491,6±20,0	324,4±24,6	310,4±21,3

* Данные по 2—5 площадкам без статистической обработки.

cop.$_1$ — *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, sp.— *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* sp., *Phytidiadelphus triquertus*. Мало обильны sol.— *Ptilidium crista-castrensis*, *Ptilidium ciliare*, *Hypnum* sp., *Bryum* sp., *Mnium* sp. В очень небольшом количестве встречаются лишайники sol.— *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria cucullara*, *C. laevigata*, *C. islandica*.

В травяно-кустарничковом ярусе преобладают: sp.-cop.$_1$ — *Salix glauca*, *Carex bigelowii*, sp.— *Polygonum bistorta*, *Cerastium krylovii*, *Anemone biarmiensis*, *Myosotis asiatica*, *Senecio campester*, *Valeriana capitata*, *Poa alpigena*. Малым обилием характеризуются sol.— *Rhodiola rosea*, *Potentilla crantzii*, *Lagotis uralensis*, *Viola biflora* и др.

В сложении данного сообщества большую роль играют травянистые растения. Травостой разнообразен по составу, причем основу флоры составляют виды аркто-альпийского происхождения. В сообществе произрастают эндемичные для Урала виды, встречается также интенсивно истребляемая человеком родиола розовая.

При антропогенных влияниях на фитоценоз наблюдали недоразвитые приросты, редукцию листовой поверхности, уменьшение размеров травянистых растений, недоразвитые генеративные побеги, втаптывание мохового покрова. Среди цветковых в данном типе тундр преобладали травянистые (табл. 7). Нагрузка от 400 до 2000 шагов/м^2 благодаря хорошо развитой моховой дернине одинаково влияла на их биомассу, величина которой в первый год после вытаптывания составила около 50 % от контроля. Из-за большого размера обследованной площади нельзя сказать, какие виды наиболее чувствительны к вытаптыванию. Реагировало все разнотравье, представленное растениями с нежными надземными побегами (табл. 8). Восстановление биомассы травянистых растений произошло на второй год в основном за счет осоки арктосибирской, раковой шейки, ясколки Крылова, ветреницы пермской.

Таблица 7

(воздушно-сухой вес), г/м²

шагов/м²		
	2000	
1980 г.	1981 г.	
120,2±17,8	195,0±22,4	
50,2±6,7	109,4±11,2	
109,7±20,0	133,1±22,4	
1,8	1,3	
231,7±22,1	329,4±28,8	

При разных антропогенных нагрузках практически не изменилась биомасса ивы ($\overline{X} = 58—70$ г/м²). Увеличение прироста ивы в 1981 г. в контроле и в опыте 2000 шагов/м² связано с теплым весенне-летним периодом.

Заметные нарушения в моховом покрове наблюдали при 2000 шагах/м² (см. табл. 7). При данной нагрузке биомасса мхов, как и травянистых растений, снизилась на 50 %, но в отличие от последних для ее восстановления потребуется более длительный срок (не менее четырех лет, если прирост мхов принять равным 20 % от биомассы).

Таким образом, растительный покров ивняково-разнотравно-моховой тундры чувствителен к антропогенным нагрузкам (даже при 400 шагах/м²). Поскольку снижение биомассы при 2000 шагах/м² не превысило 50 % и восстановление ее протекает в сравнительно короткий промежуток времени, данный тип тундр можно считать устойчивым к вытаптыванию.

В литературе отмечалось [20], что устойчивость сообществ к воздействиям, в том числе антропогенным, зависит от климатических условий, характера субстрата и растительности. В тундровых фитоценозах независимо от действующих факторов наибольшим нарушениям подвержены лишайники, поэтому неслучайна в настоящее время повсеместно наблюдаемая делихенизация тундр [2, 17].

В исследуемой нами кустарничково-мохово-лишайниковой тундре заметное повреждение лишайникового покрова происходило при 100 шагах/м². Нагрузку 800 шагов/м², при которой покрытие лишайников снизилось на 60 %, а биомасса (с учетом отломанных живых кусочков подециев) уменьшилась на 40 %, можно принять за допустимую, так как при дальнейшем вытаптывании повреждалась вся дернина. Кусочки подециев, как известно, могут расти [5], т. е. возможно восстановление биомассы лишайников, но могут и сгнить (в сырые вегетационные сезоны) — в этом случае произойдет обеднение видового состава сообщества за счет лишайников. По литературным данным [7], лишайники во влажном состоянии выдерживают нагрузку до 4000 шагов/м²; в исследуемом горном сообществе из-за частого подсыхания напочвенного покрова порог устойчивости их был намного ниже.

Антропогенные нагрузки заметно снижали продуктивность мохового покрова. Устойчивость дернины зависела от влажности и подстилающего субстрата. В исследуемых сообществах почва горнотундровая торфянистая, подстилающая порода —

Таблица 8

Биомасса некоторых цветковых растений в ивняково-разнотравно-моховой тундре (воздушно-сухой вес), г/м²

Виды	Контроль		Нагрузка, шагов/м²			
			400	800	2000	
	1980 г.	1981 г.	1980 г.	1980 г.	1980 г.	1981 г.
Salix glauca	58,3	109,3	69,0	63,7	70,0	84,7
Carex bigelowii	25,0	37,0	21,7	16,5	17,3	25,0
Polygonum bistorta	23,7	11,5	8,3	11,0	8,5	16,1
Cerastium krylovii	23,4	27,0	11,8	14,2	5,9	11,2
Anemone biarmiensis	22,5	10,8	5,4	7,1	5,1	23,1
Senecio campester	5,0	5,8	3,4	1,0	2,0	2,5
Valeriana capitata	6,1	4,0	2,5	3,9	5,3	6,5
Myosotis asiatica	1,8	6,2	2,9	2,8	3,5	4,1
Lagotis uralensis	3,7	1,6	2,5	1,4	0,3	2,2
Rhodiola rosea	1,5	1,1	0,5	0,8	0,1	2,0
Potentilla crantzii	1,5	1,0	0,1	0,2	0,1	0,6
Viola biflora	1,9	2,3	0,3	0,2	0,8	2,0
Festuca ovina	0,3	0,9	1,8	1,7	0,7	1,5
Poa alpigena	1,7	2,9	2,1	0,6	0,6	2,0

щебень. Но если в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре нередко наблюдали подсыхание мохового покрова и выход щебенки в бурый слой мхов и даже на поверхность, то в ивняково-разнотравно-моховой тундре моховая дернина с постоянным увлажнением ровно покрывала всю площадь участка. Эти различия привели к следующим результатам: при нагрузке 2000 шагов/м² биомасса мхов в первом типе тундр составила 16 %, во втором — 50 % от контроля, т. е. порог устойчивости мохового покрова горнотундровых фитоценозов разный.

Благодаря сохранению моховой дернины оставался постоянным видовой состав цветковых растений. Вытаптывание влияло прежде всего на доминирующие группы растений — кустарнички в кустарничково-мохово-лишайниковой тундре и травянистые в ивняково-разнотравно-моховой. Сильнее повреждались надземные побеги водяники и меньше — побеги голубики и травянистых растений.

Снижение продуктивности отдельных компонентов сообщества (мхов, лишайников, цветковых) сопровождалось падением продуктивности всего фитоценоза. При этом наблюдали временное увеличение продукции одних видов (травянистых) при снижении продукции других видов (кустарничков). В данном случае проявилось свойство фитоценоза, определяющее его устойчивость [9].

Как уже отмечалось, допустимая антропогенная нагрузка для кустарничково-мохово-лишайниковой тундры не должна

превышать 800 шагов/м², для ивняково-разнотравно-моховой — 2000 шагов/м². При этих нагрузках наблюдалось уменьшение биомассы сообществ приблизительно наполовину. На примере других сообществ также показано, что способность к самовосстановлению сохраняется при потере биомассы на 50 % [10, 16]. Возможно, что эта величина характерна для всех сообществ. По-видимому, самые устойчивые к вытаптыванию осоково-моховые тундры, что подтверждается материалами по «олуговению» тундровых фитоценозов. Восстановление сообществ обычно идет за счет наиболее активных ценозообразователей — осок, пушиц, злаков [1, 3, 8, 11, 12, 14, 18, 19].

Зная, что травянистая растительность меньше повреждается вытаптыванием, чем тундровые фитоценозы [13], среди которых наиболее уязвимы лишайниковые тундры, проектирование туристских троп следует вести с учетом устойчивости растительного покрова [15].

Необходимость сохранения фитоценозов, в особенности горных с их незаменимыми защитными и средообразующими функциями, набором эндемичных и редких видов, очевидна. Учитывая невозможность перевода всех фитоценозов на заповедный режим, следует стремиться сохранить хотя бы их способность к естественному восстановлению, что практически является единственным способом их охраны.

Таким образом, экспериментальные исследования по однолетнему вытаптыванию горнотундровых фитоценозов показали, что для сообщества важна суммарная нагрузка. Видовой состав сообществ оставался без изменения при нагрузке до 2000 шагов/м². Более изменчивы показатели продукционного процесса. Нарушались весовые соотношения структурных частей кустарничков, но восстановление их проходило довольно в короткий срок. Сильно снижались запасы биомассы и прирост растений. Судя по этим показателям, наиболее устойчива к антропогенным воздействиям ивняково-разнотравно-моховая тундра и менее устойчива — кустарничково-мохово-лишайниковая. Снижение запаса надземной биомассы на 50 % наблюдали при 2000 шагах/м² в первом типе тундр и при 800 шагах/м² — во втором сообществе. Для восстановления первого сообщества потребуется не менее четырех лет, второго — не один десяток лет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В. Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры в связи с общим направлением развития тундрового биома.— В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 173—179.

2. Андреев В. Н. Некоторые данные о делихенизации тундры.— В кн.: Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск: Наука, 1980, с. 201—205.

3. Андреяшкина Н. И., Троценко Г. В. Анализ некоторых антропогенных изменений в структуре и продуктивности тундрового фитоценоза.— В кн.: Биоценотическая роль консументов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 75—79.

4. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 282 с.

5. Игошина К. Н. Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере.— Оленеводство, 1939, сер. 2, вып. 4, с. 7—29.

6. Кувшинова К. В. Климат.— В кн.: Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968, с. 82—117.

7. Малышева Т. В., Полякова Г. А. Запретить рекреационное использование лишайниковых боров.— Лесное хозяйство, 1977, № 10, с. 77—78.

8. Овеснов А. М. Заметки об олуговении горных тундр на Северном Урале.— Изв. Естественно-научного ин-та при Молотовском госуниверситете, 1948, т. 12, вып. 8, с. 313—325.

9. Работнов Т. А. Луга как биогеоценозы.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 189—197.

10. Рогова Т. В. Рекреационная динамика растительности на примере зеленой зоны Казани: Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1977. 231 с.

11. Смирнов В. В., Марахтанов В. П., Ливеровская И. Т. и др. Нарушения природной среды и первые стадии восстановления почвенно-растительного покрова при некоторых видах линейного строительства.— В кн.: Охрана окружающей среды при освоении областей многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980, с. 121—127.

12. Щелкунова Р. П. Влияние техногенных воздействий на растительность пастбищ (тундры Западного Таймыра).— В кн.: 14-й Тихоокеанский научный конгресс (Хабаровск, 1979 г.). М., 1979, с. 106—107.

13. Emanuelson U. Den ekologiska betydelsen av mekanisk paverkan pa vegetation i fjällterräng.— Fauna och flora (Sver.), 1980, v. 75, № 1, p. 37—42.

14. Hernandez Helios. Natural plant recolonization of surficial disturbances, Tuktoyaktuk Peninsula Region, Northwest Territories.— Canad. J. Bot., 1973, v. 51, N 11, p. 2177—2196.

15. Keane P. A., Wild A.E.R., Rogers I. H. Trampling and erosion in Alpine country.— J. Soil Conservaion Service. N.S.W., 1979, v. 35, № 1, p. 7—12.

16. Liddle M. J. A theoretical relationship between the primary productivity of vegetation and its ability to tolerate trampling.— Biol. Conservat., 1975, v. 8, № 4, p. 251—255.

17. Lindsay D. C. Effects of reindeer on plant communities in the Royal Bay area of South Georgia.—British Antarctic Survey Bull., 1973, № 35, p. 101—109.

18. Lippert W. Veränderungen der Pflanzenwelt durch Bergsteigen und Fremdenverkehr im Hochgebierge Kopfstationen der Bergbahnen, Hüttenbereiche, Hochwege USW.— Berichte der Bayer, botanische geschichte, 1972, Bd 43, S. 5—14.

19. Sparrow S. D., Wooding F. J., Whiting E. H. Effects of off-road vehicle traffic on soils and vegetation in the Denali Highway region of Alaska.— J. Soil a. Water Conservat., 1978, v. 33, № 1, p. 20—27.

20. Webber Patrick J., Ives Jack D. Damage and recovery of tundra vegetation.— Environment Conservat., 1978, v. 5, № 3, p. 171—182.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

Н. И. АНДРЕЯШКИНА

ИЗМЕНЕНИЯ В РИТМЕ РАЗВИТИЯ КУСТАРНИЧКОВО-МОХОВО-ЛИШАЙНИКОВОЙ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫТАПТЫВАНИЯ

Для каждого растительного сообщества характерен свой ход сезонных изменений. Различают природную сезонную изменчивость и преобразованную, видоизмененную человеком [4]. Первая естественна для конкретных условий произрастания, причем наблюдаемые отклонения от нормы обычно зависят от погоды. Вторая изменчивость связана с разными антропогенными факторами, в том числе с рекреацией. Фенология тундровых сообществ изучалась многими, но опубликованных данных о влиянии антропогенных факторов на феноритмику горнотундровых сообществ в литературе не найдено.

Цель настоящей работы — изучение влияния вытаптывания на ход цветения и полноту прохождения цикла генеративного развития растений горно-тундрового сообщества. В качестве объекта исследования была взята кустарничково-мохово-лишайниковая тундра на плече горы Косьвинский Камень (высота около 800 м над ур. м.). В данном типе тундр среди цветковых растений в образовании органического вещества важна роль гипоарктических кустарничков, доля травянистых невелика, хотя последние представлены десятью видами.

Экспериментальное вытаптывание растительности было проведено в июле — начале августа 1978 г. на пробных площадях 5×5 м. Такой размер площадей включил большинство видов цветковых растений, характерных для данного сообщества. Суммарная нагрузка на фитоценоз составила 400, 800, 2000 шагов/м^2. В течение вегетационного сезона 1979 г. через два-пять дней у всех видов растений отмечали начало и конец цветения [2]. В 1980—1981 гг. наблюдения вели над кустарничками и некоторыми травянистыми.

Влияние рекреации на ритм развития растений становится более наглядным при рассмотрении фенологических спектров и кривых цветения. Фенологические спектры, представленные в виде линий, длина которых соответствует продолжительности

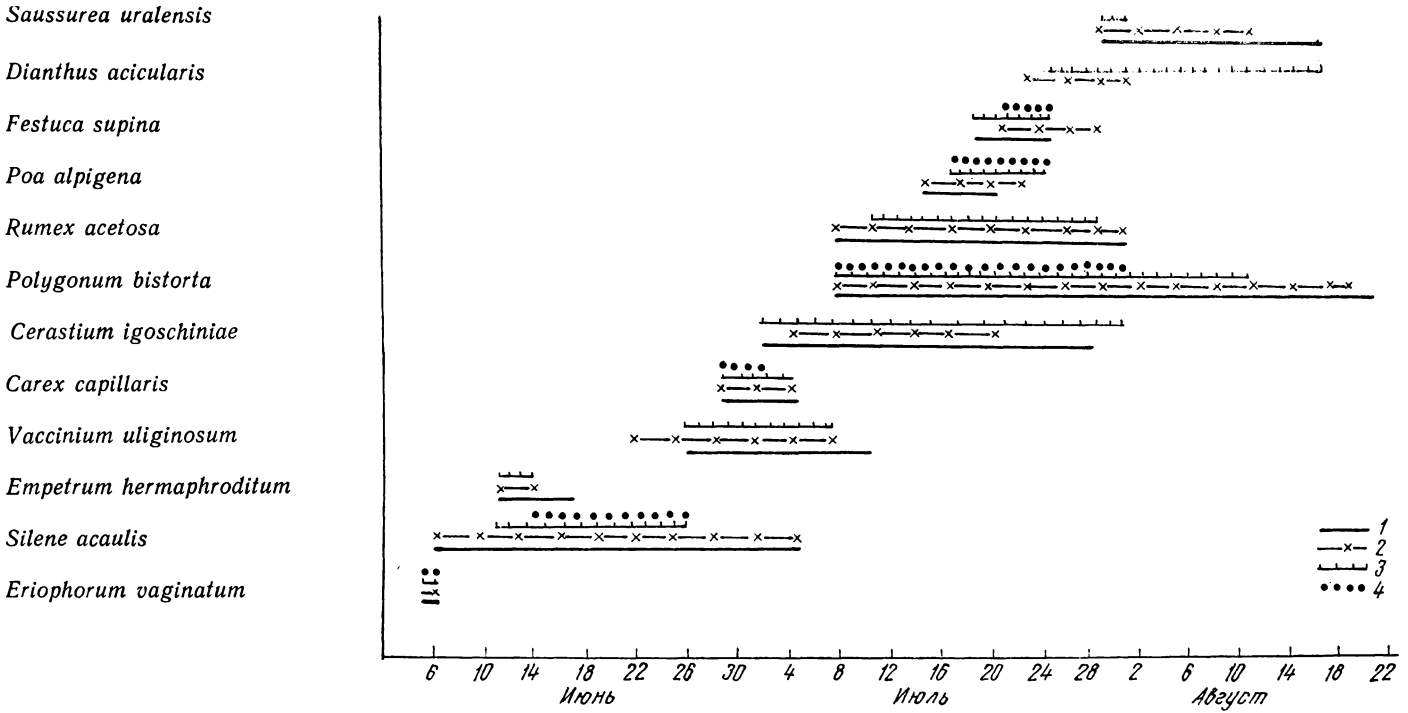

Рис. 1. Спектры цветения растений при разных антропогенных нагрузках (1979 г.).

1 — контроль, *2* — 400 шагов/м², *3* — 800 шагов/м², *4* — 2000 шагов/м².

Максимальная продолжительность фазы цветения (дни) при разной антропогенной нагрузке

Вид	Контроль	Нагрузка, шагов/м²		
		400	800	2000
Silene acaulis	30	30	16	13
Empetrum hermaphroditum	7	4	4	0
Vaccinium uliginosum	16	17	13	0
Carex capillaris	8	8	8	4
Cerastium igoschiniae	28	17	31	0
Polygonum bistorta	44	42	34	24
Rumex acetosa	24	24	19	0
Poa alpigena	7	9	9	9
Festuca supina	7	9	7	5
Всего	171	160	141	55

фазы цветения отдельных видов растений, показаны на рис. 1. В течение сезона наблюдалась последовательная смена цветущих растений. В первых числах июня быстро процвела пушица влагалищная и началось цветение смолевки бесстебельной и водяники. К концу июня зацвели голубика и осока волосовидная. Максимум цветения был в июле: ясколка Игошиной, щавель кислый, мятлик высокогорный, овсяница приземистая, раковая шейка, гвоздика иглистая, соссюрея уральская. В августе продолжалось цветение только последних трех видов. В течение вегетационного сезона (около трех месяцев) наблюдали розовый и бело-розовый аспекты.

При вытаптывании у большинства видов сократился период цветения (см. таблицу). Эта зависимость четко проявилась при суммировании количества дней цветения всех видов (контроль — 171; 400 шагов/м² — 160; 800 шагов/м² — 141; 2000 шагов/м²—55). Следует отметить, что, если у злаков происходил только сдвиг фазы цветения во времени, у остальных видов цветение наступало в тот же день, что в контроле или сдвигалось на несколько дней позже и заканчивалось обычно раньше.

Антропогенная нагрузка снизила жизненное состояние некоторых видов растений. При нагрузке 2000 шагов/м² в связи с сильным повреждением надземных побегов не цвели кустарнички. Ясколка Игошиной, щавель кислый, соссюрея уральская весь сезон вегетировали. У смолевки бесстебельной были встречены единичные цветки, но полностью отсутствовало плодоношение. Таким образом, у перечисленных видов произошло смещение в сторону вегетативного или неполного цикла генеративного развития. В то же время не нарушилось цветение у корневищных растений (раковая шейка, пушица влагалищная, осока волосовидная, мятлик высокогорный, овсяница приземистая).

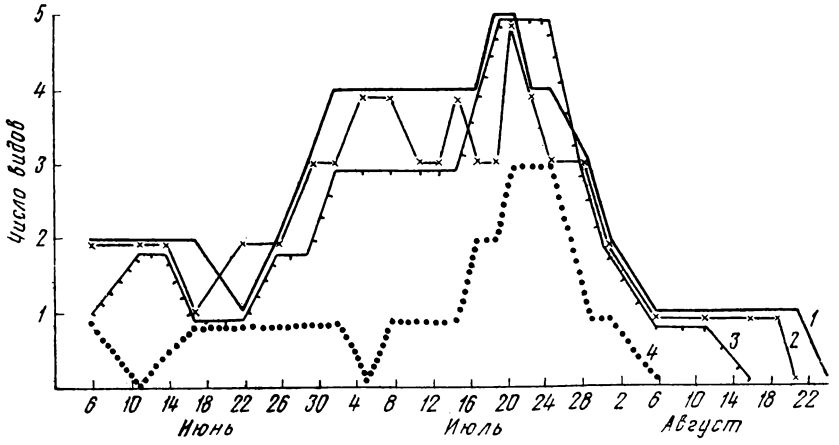

Рис. 2. Кривые цветения растений при разных антропогенных нагрузках (1979 г.).

Не учтены редкие виды: гвоздика иглистая и соссюрея уральская; *1—4* — то же, что на рис. 1.

Из-за неполного цикла генеративного развития некоторых растений уменьшилось количество цветущих видов в течение вегетационного сезона 1979 г. (рис. 2). Кривые цветения растений в контроле и при нагрузке 400 и 800 шагов/м^2 расположены рядом: в июне было один-два цветущих вида, в I—II декаде июля это число увеличилось до трех-четырех, в III декаде июля был достигнут максимум — пять видов, в августе наблюдался спад до одного вида. При нагрузке 2000 шагов/м^2 обычно цвел один вид, только в III декаде июля было три вида, а в начале августа цветение закончилось. Для всех кривых цветения характерно достижение максимума в одно и то же время (III декада июля).

В процессе эксперимента наблюдали также ускорение созревания плодов у осоки волосовидной (контроль — 25 дней; 2000 шагов/м^2 — 14 дней) и уменьшение числа генеративных побегов у раковой шейки (контроль — 60; 2000 шагов/м^2 — 15).

Исследования по имитации влияния антропогенных воздействий (вытаптывания) на ритм развития кустарничково-мохово-лишайниковой тундры позволили сделать следующее заключение. Фенологическое развитие растений находится в тесной связи не только с показателями среды, но и с антропогенными воздействиями. Рекреация ухудшила жизненность некоторых видов растений, показателем которой была неполнота прохождения цикла генеративного развития, что привело к уменьшению числа цветущих видов в ценозе. Сократился период цветения фитоценоза за счет уменьшения длительности цветения отдельных видов. Наблюдали также ускорение созревания плодов (у осоки волосовидной) и уменьшение числа генеративных

побегов (у раковой шейки). Вытаптывание ускорило окончание вегетации — пожелтение и опадение листьев при нагрузке 2000 шагов/м^2 происходило гораздо раньше, чем на контроле.

Наблюдаемые изменения в фенологическом ритме развития растений не проявились на третий год после прекращения вытаптывания. К этому времени у оставшихся побегов кустарничков (благодаря их способности к вегетативному размножению) восстановилась структура биомассы (весовые соотношения между листьями и стеблями); они цвели и плодоносили одновременно с контролем. Исчезли также незначительные нарушения у травянистых. В 1981 г. восстановился ритм развития травянистых растений и отдельных побегов кустарничков, но не сообщества в целом. Для восстановления сообщества, как показали наши исследования по продуктивности, требуется не одно десятилетие. Как и в других сообществах [1, 3], ритм развития растений отражает антропогенные нарушения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Байдерин В. В. Нарушение фенологического ритма развития растений на лыжных склонах.— В кн.: Ландшафты и экономическая география Северного Кавказа. Ставрополь: Ставропольское кн. изд-во, 1977, с. 88—97.

2. Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 153 с.

3. Карписонова Р. А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М.: Наука, 1967. 103 с.

4. Работнов Т. А. Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований.— В кн.: Геоботаническое изучение лугов. Минск: Вышейша школа, 1962, с. 5—17.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА
И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ · 1984

Н. И. ИГОШЕВА

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ РИТМИКА ОКОЛОСНЕЖНЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Данные о сезонности развития растений позволяют выявить общие закономерности накопления растительной массы, структурные и функциональные особенности растительных сообществ, а также разработать научные основы охраны и рационального использования растительного покрова в народном хозяйстве.

Работы по изучению фенологической ритмики ведутся во всех ландшафтных зонах Советского Союза. В последние годы значительное внимание уделяется исследованию высокогорной растительности [3, 4]. Околоснежные высокогорные луга изучены очень слабо по причине труднодоступности районов распространения криофильных лугов. Вместе с тем, занимая значительные пространства, криофильные луга представляют собой резерв неосвоенных пастбищных угодий [7]. На околоснежных высокогорных лугах сосредоточены местонахождения многих редких растений. Здесь обитает часть уральских эндемиков, таких как *Lagotis uralensis, Anemone biarmiensis, Epilobium uralense* и др. Большой интерес представляют связанные с околоснежными лугами местонахождения реликтовых растений. Кроме того, в высокогорьях произрастает немало полезных растений (лекарственных, витаминоносных, пищевых, декоративных).

Изучение фенологической ритмики криофильных лугов было проведено в 1982 г. на горах Сланцевая и Яр-Кеу Полярного Урала, высокогорные пояса которого характеризуются суровым, жестким климатом: продолжительная морозная зима, короткое прохладное лето, довольно обильные атмосферные осадки, сильные ветры, резкие колебания температуры в вегетационный период. В качестве объектов исследования взяты четыре ассоциации криофильных околоснежных лугов (горлецово-вейниковый, фиалково-разнотравный, гераниевый и лаготисово-разнотравный), расположенных в поясе горных тундр в понижениях рельефа, где накапливается много снега. В течение всего теплого времени года снег тает, образуя множество ручейков, обильно

Соотношение цветущих и вегетирующих видов на криофильных лугах

Ассоциация	Число видов (шт/%)		
	Всего	В том числе	
		вступивших в генеративную фазу	только вегетирующих
Горлецово-вейниковая	20/100	19/95	1/5
Фиалково-разнотравная	17/100	17/100	0
Гераниевая	15/100	14/94	1/6
Лаготисово-разнотравная	19/100	17/88	2/12

увлажняющих почву холодной водой. Травостой лугов сложен в основном мелкими травами (высота 10—30 см) криофитов и криопсихрофитов. Почва обычно суглинистая, сильно кислая, не имеющая ясного разделения на генетические горизонты [6].

Горлецово-вейниковый луг. Занимает небольшую площадь — около 10 м². Характерный облик травянистого яруса (покрытие 50 %) создают: cop.$_2$ — *Polygonum bistorta, Calamagrostis langsdorffii*, sp.— *Poa alpina, Solidago virgaurea, Deschampsia glauca.* Кроме того, здесь встречаются sol.— *Pachypleurum alpinum, Anthoxanthum alpinum, Polygonum viviparum, Linnaea borealis* и др.

Фиалково-разнотравный луг. Образует площадь около 20 м². Травяной покров в нем состоит из cop.$_1$ — *Viola biflora*, sp.— *Veratrum lobelianum, Poa alpina, Pedicularis oederi*, sol.— *Ranunculus borealis, Sibbaldia procumbens, Carex glacialis* и др. Здесь также встречается кустарничек *Salix reticulata.* Проективное покрытие 60 %.

Гераниевый луг. Площадь составляет около 20 м². Характерный облик лугу придают белые или бледно-лиловые цветы cop.$_2$ — *Geranium albiflorum.* Наряду с ней встречаются: sp.— *Deschampsia glauca, Tanacetum bipinnatum, Hieracium alpinum*, sol.— *Rhodiola rosea, Rumex arifolius, Polygonum bistorta, Phyllodoce coerulea, Trollius europaeus* и др. Проективное покрытие около 70 %.

Лаготисово-разнотравный луг. Площадь около 20 м². На лугу доминирует cop.$_1$ — *Lagotis uralensis.* Произрастают также sp.— *Geranium albiflorum, Ranunculus borealis*, sol.— *Potentilla* sp., *Pedicularis oederi, Hedysarum arctium, Cassiope hypnoides, Saussurea alpina, Achillea millefolium* и др. Проективное покрытие 70 %.

Фенологические наблюдения выполнены по методике

И. Н. Бейдеман [2]. В течение всего вегетационного сезона прослежено развитие каждого вида, начиная с момента появления первых ростков до полного отмирания органов. При этом выделялись шесть фенофаз: вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение, диссеминация и отмирание. В начале вегетации, когда развитие растений идет бурно, и в период массового цветения фенологические наблюдения проводили через 2—3 дня, а в остальное время — через 4—5 дней. При определении фенофазы все взрослые особи ценопопуляции оценивали в пять баллов [1], затем производили глазомерную оценку (в баллах) каждой группы особей, находящихся в той или иной фазе развития.

О флористическом богатстве изученных околоснежных лугов и количестве видов, вступивших в генеративную фазу или только вегетирующих в течение сезона роста, можно судить по данным таблицы. Максимальное число видов встречено на горлецово-вейниковом лугу (20), минимальное — на гераниевом (15). В год наблюдений все виды, входящие в состав травостоя фиалково-разнотравного луга, прошли полный цикл генеративного развития. На трех других лугах от 5 до 12 % видов цветковых растений, встречающихся на пробных площадках, только вегетировали.

Наблюдения показали, что на участках, где только что стаял снег, сразу же начинается вегетация трав (рис. 1—4). Так, на горлецово-вейниковом лугу первые проростки горлеца змеиного появляются в конце III декады июня, на фиалково-разнотравном, гераниевом и лаготисово-разнотравном лугах растения начинают вегетировать в конце I декады июля. Бутонизация и цветение проходят очень бурно, у многих видов фаза бутонизации идет одновременно с цветением. В популяциях некоторых видов на пробных площадках отмечалось цветение 60—70 % особей. Максимальное число цветущих видов растений горлецово-вейникового луга (9) отмечено (рис. 5) в I декаде июля. На трех других лугах максимум цветения видов (10—12) наблюдался в конце II и начале III декады июля. Вследствие того, что часть цветков гибнет от заморозков или не опыляется, в фазу плодоношения вступает значительно меньшее количество особей. Период плодоношения на лугах несколько растянут в сравнении с предшествующими фазами. Диссеминация большинства видов начинается в самом конце вегетационного сезона (II—III декады августа). Отмирание растений, начинающееся в конце августа, полностью заканчивается в первой декаде сентября. Таким образом, вегетационный сезон изученных криофильных лугов продолжается 60—70 дней.

В фенологической ритмике околоснежных криофильных лугов можно выделить три аспекта: весенне-раннелетний (25.VI — 5.VII), среднелетний (5—25.VII) и позднелетне-осенний (1—15.VIII). Для каждого аспекта характерен свой набор

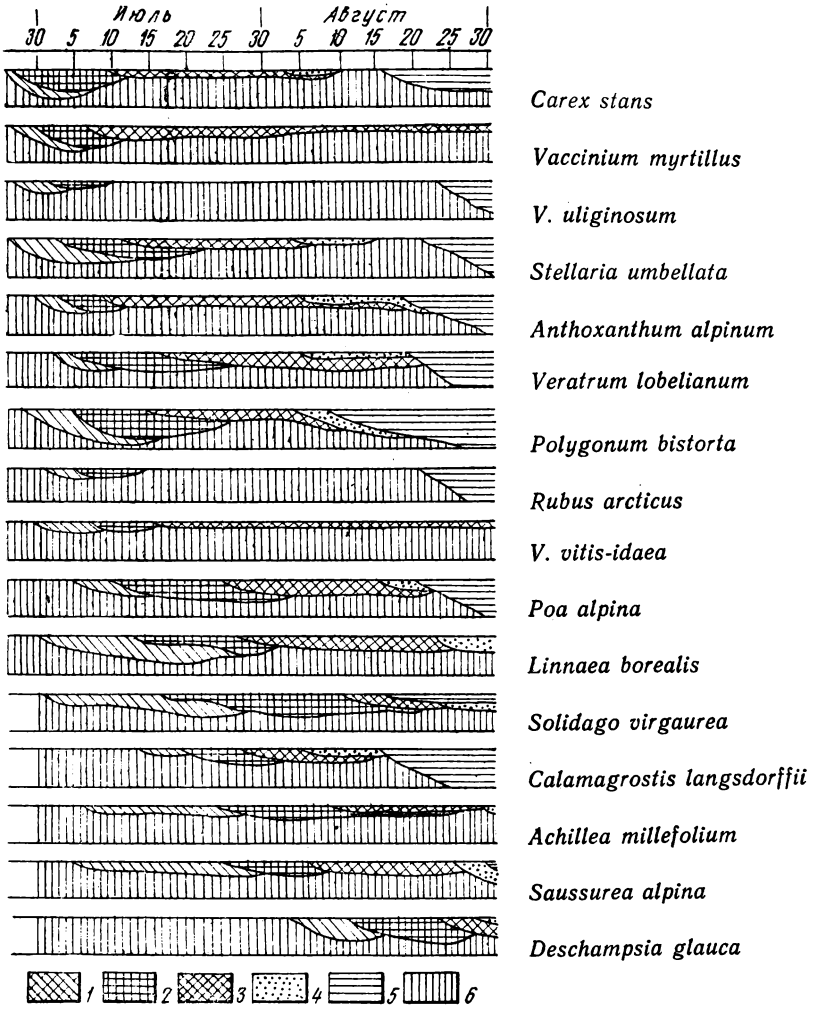

Рис. 1. Фенологический спектр горлецово-вейникового луга.
1 — бутонизация; *2* — цветение; *3* — плодоношение; *4* — диссеминация; *5* — отмирание; *6* — вегетация.

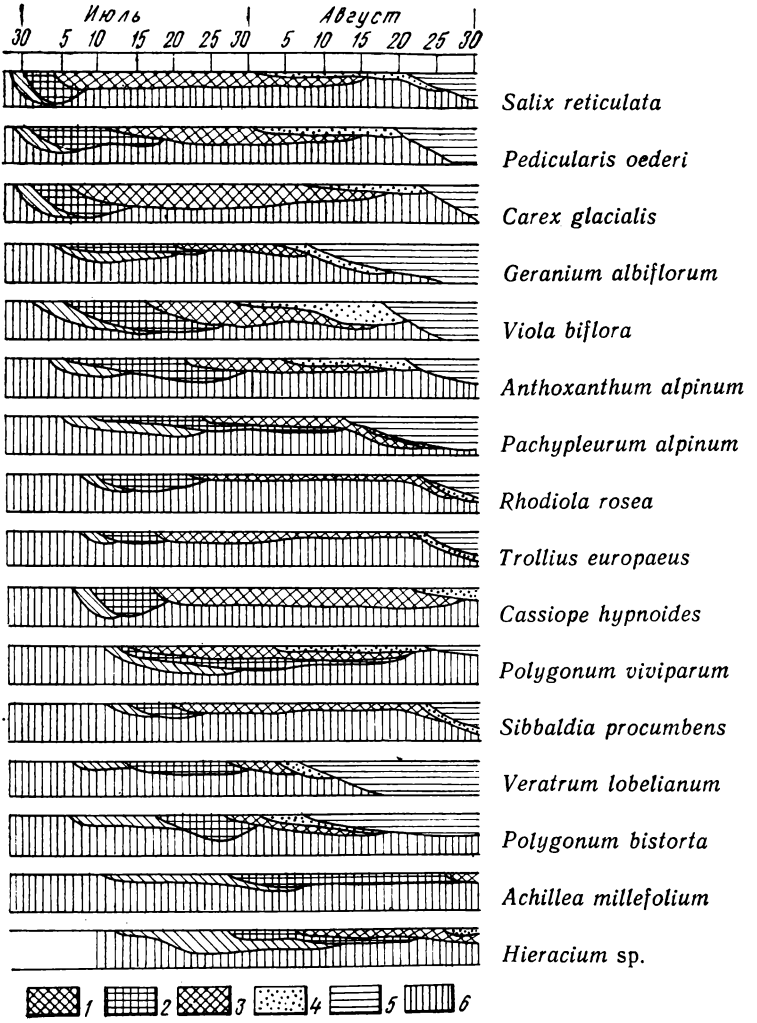

Рис. 2. Фенологический спектр фиалково-разнотравного луга.
1—6 — то же, что на рис. 1.

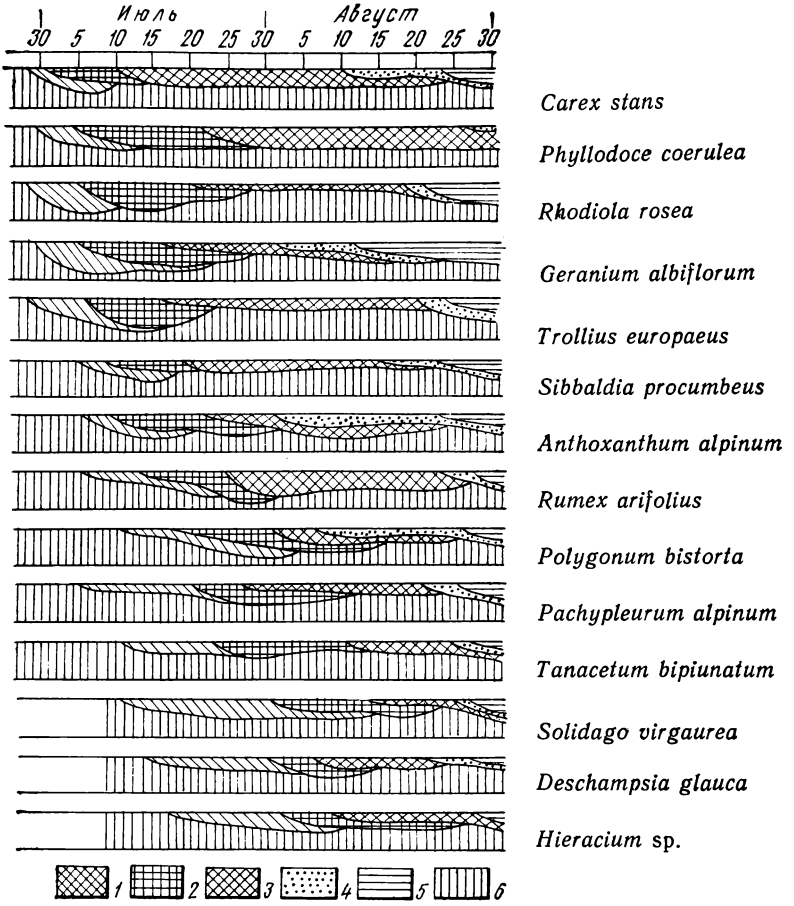

Рис. 3. Фенологический спектр гераниевого луга.
1—6 — то же, что на рис. 1.

цветущих видов, определенная преобладающая окраска.

Весенне-раннелетний аспект образован лишь одним цветущим видом — *Carex stans*. Этот аспект выражен слабо, имеет бедный видовой состав, преобладающая окраска — тусклая, желтовато-зеленовато-бурая.

В состав видов (27), формирующих среднелетний аспект, входят *Polygonum bistorta, Calamagrostis langsdorffii, Veratrum lobelianum, Linnaea borealis, Carex glacialis, Anthoxanthum alpinum, Poa alpina, Rubus arcticus, Stellaria umbellata, Geranium albiflorum, Rhodiola rosea, Potentilla* sp., *Trollius europaeus, Viola biflora, Pedicularis oederi, Ranunculus borealis, Lagotis uralensis, Hedysarum arcticum, Pachypleurum alpinum,*

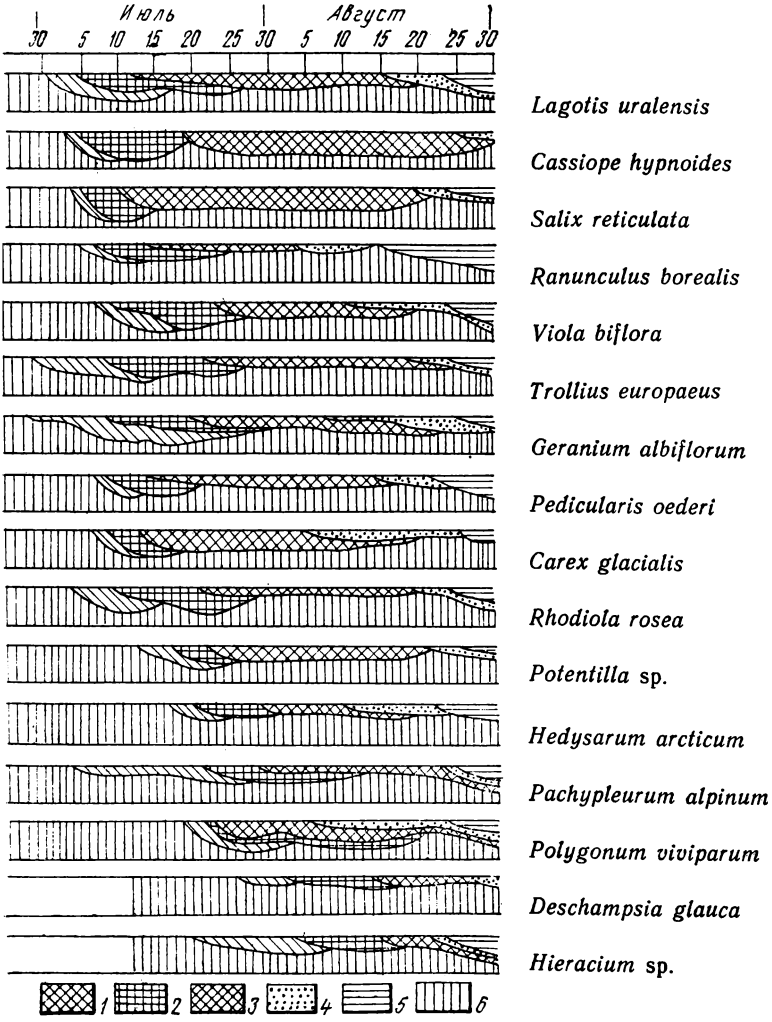

Рис. 4. Фенологический спектр лаготисово-разнотравного луга.
1—6 — то же, что на рис. 1.

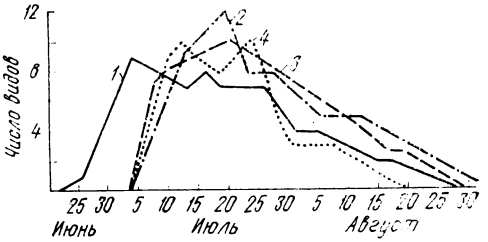

Рис. 5. Кривые цветения криофильных лугов.
1—4 — луга: *1* — горлецово-вейниковый; *2* — фиалково-разнотравный; *3* — гераниевый; *4* — лаготисово-разнотравный.

Sibbaldia procumbens, *Rumex arifolius*, *Phyllodoce coerulea*, *Cassiope hypnoides*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*, *Salix reticulata*.

Среднелетний аспект характеризуется большим видовым богатством, яркой и разнообразной (розовой, белой, желтой) окраской цветов.

Позднелетне-осенний аспект образуют всего шесть видов: *Deschampsia glauca*, *Polygonum viviparum*, *Solidago virgaurea*, *Achillea millefolium*, *Saussurea alpina*, *Hierasium* sp. Аспект представлен значительно меньшим числом видов, но в окраске цветов преобладают яркие желтые, розовые тона.

Растения криофильных околоснежных лугов обладают ускоренным ритмом сезонного развития, проявляющимся в быстром прохождении всех фенофаз. Циклы вегетации, цветения и плодоношения здесь значительно короче, чем у растений мезофильных лугов подгольцового пояса и даже горных тундр [7]. Быстрый темп развития растений обеспечивается главным образом предварительной закладкой в зимующих почках зачатков цветков [5].

По длительности цветения большинство растений криофильных лугов относится к кратковременно цветущим, фазу цветения они проходят в течение 10—20 дней (эухронный тип). Представителями этого типа являются *Lagotis uralensis*, *Pedicularis oederi*, *Ranunculus borealis*, *Sibbaldia procumbens*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 97—139.

2. Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 138 с.

3. Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 5—94.

4. Булатова И. К. О сезонной ритмике растений горных тундр Северного Урала.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976, с. 36—37.

5. Гаврилюк В. А. Биология растений юго-востока Чукотского полуострова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1962.

6. Горчаковский П. Л., Булатова И. К. Запасы фитомассы в горных тундрах Северного Урала и их изменения в ходе сукцессий.— Экология, 1974, № 6, с. 29—36.

7. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.; Л.: Наука, 1975, с. 197—200.

СОДЕРЖАНИЕ

П. Л. Горчаковский, З. Н. Рябинина. Степи южной части Оренбургской области (Урало-Илекское междуречье) 3

Г. В. Троценко. Листостебельные мхи горы Косьвинский Камень 65

М. А. Магомедова. Лишайниковый покров высокогорий Северного Урала 91

В. П. Коробейникова. Рекреационные изменения некоторых горных лугов на Северном Урале 102

Н. И. Андреяшкина. Антропотолерантность горнотундровых фитоценозов Северного Урала 110

Н. И. Андреяшкина. Изменения в ритме развития кустарничково-мохово-лишайниковой горной тундры под влиянием вытаптывания 123

Н. И. Игошева. Фенологическая ритмика околоснежных высокогорных лугов Полярного Урала 128

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА УРАЛА И ИХ АНТРОПОГЕННАЯ ДЕГРАДАЦИЯ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и РИСО Уральского научного центра
АН СССР

Редакторы **К. И. Ушакова, И. Ф. Сахновский**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Техн. редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **В. С. Симакова, О. П. Естишина**

Сдано в набор 11.07.83. Подписано в печать 13.06.84. НС 14181. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8,5. Уч.-изд. л. 9,5. Тираж 600. Заказ 434. Цена 1 р. 40 к.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169,
ул. Первомайская, 91
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
Свердловск, пр. Ленина, 49.