

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Н.В. ПЕШКОВА  
СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ  
ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НОВЕЙШЕГО АЛЛЮВИЯ  
СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УРАЛ  
(094 - ботаника)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель -  
доктор биологических наук,  
профессор П.Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

---

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Н.В. ПЕШКОВА  
СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ  
ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НОВЕЙШЕГО АЛЛОВИЯ  
СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УРАЛ  
(094 - ботаника)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель -  
доктор биологических наук,  
профессор П.А. ГОРЧАКОВСКИЙ

Свердловск  
1971

Работа выполнена в лаборатории экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР.

Диссертация включает введение, 4 главы и выводы, изложена на 173 страницах, содержит 49 таблиц в тексте и 3 таблицы в приложении, 26 рисунков. Библиография - 214 наименований.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор В.Д.Александрова; заслуженный деятель науки Казахской ССР, доктор биологических наук, профессор В.В.Иванов.

Ведущее предприятие - Башкирский государственный университет им. 40-летия Октября, кафедра ботаники.

Защита диссертации состоится в Объединенном Ученом Совете по биологическим наукам при Уральском филиале АН СССР

"\_\_\_" \_\_\_\_\_ 1971 г.

Автореферат разослан "\_\_\_" \_\_\_\_\_ 1971 г.

Просим присылать Ваши отзывы по адресу:

г. Свердловск, Л-8,  
ул. 8 Марта, 202,  
Институт экологии растений  
и животных УФАИ СССР,  
ученому секретарю Объединенного  
Ученого Совета, кандидату биоло-  
гических наук М.Г.Нифонтовой

## В В Е Д Е Н И Е

Изучение динамики растительного покрова - одна из основных задач современного этапа развития геоботаники; познание закономерностей формирования и смен растительных сообществ представляется важным в теоретическом и практическом отношении. Одной из главных проблем, связанных с изучением динамики растительного покрова, является установление закономерностей формирования растительных сообществ на первично свободных субстратах - таких, как отложения новейшего аллювия, ледниковые морены, вулканическая лава, промышленные золоотвалы.

Постановка настоящего исследования предполагала разрешение следующих задач: установить и охарактеризовать первичные сукцессионные ряды и стадии травянистой растительности новейшего аллювия среднего течения р. Урал; выявить закономерности изменения состава и структуры исследуемых сообществ в ходе сукцессии; на основании изучения различных признаков растительности в их динамике выделить те из них, которые могут использоваться в качестве критериев степени выработанности сообщества и свидетельствовать о тенденциях его развития. Мы остановились на рассмотрении путей формирования лишь травянистой растительности, т.к. на зарастающем новейшем аллювии в исследуемом районе представлены главным образом травянистые сообщества (всходы древесно-кустарниковых пород включаются в них в качестве ингредиентов) разной степени выработанности, к тому же путь становления древесно-кустарниковых сообществ более длителен и труднее обозрим, а состав и структура их подвергаются обусловленному зональной принадлежностью участка варьированию в меньшей степени, чем состав и структура травянистых сообществ; последние представляются поэтому особенно интересным объектом для исследований сравнительного плана.

Сбор материала производился в Зеленовском и Приуральном районах Уральской области КазССР в июле-августе 1967 года (маршрутные исследования), мае-августе 1968 года и сентябре

1970 года (полустационарные исследования). Основные из использованных методов: при описании растительности – метод экологических профилей (Раменский, 1937) и площадок; при выделении сукцессионных стадий – метод сопоставления экологических и временных рядов (Александрова, 1964) и сравнение сообществ по степени флористической общности на основе расчета значений модифицированного Т.Фреем (Freu, 1966) индекса сходства Чекановского; при изучении структуры сообществ – точечные и площадочные методы учета; проективное покрытие оценивалось с помощью сеточки Раменского 3x7,5 см (Раменский, 1937, 1938); ориентировочный возраст новейших аллювиальных отложений определялся методом дендрохронометрии по подросту осокоря (*Populus nigra* L.). Вследствие недостаточной разработанности методик изучения некоторых признаков структуры сообществ оказалось необходимым провести ряд методических испытаний. Для изучения состава сообществ было заложено и описано 22 профиля 10-метровой ширины и 10 площадок 10x10 и 5x5 метров, структуры – 400 метровых и 2000 дециметровых площадок, продуктивности – 74 метровых и 512 четвертьметровых площадок. Собран гербарий (200 листов), проведено около 2000 взвешиваний, для характеристики условий местообитания сделано 68 разрезов грунта и проанализированы водные вытяжки из 23 образцов субстрата. Количественный материал обработан статистически (Митропольский, 1961; Рокицкий, 1964).

## Г л а в а I

### КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРАЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ КАЗАХСКОЙ ССР

I. Географическое положение и климат. Уральская область расположена в северо-западной части Казахстана, имеет общую площадь более 15 млн. га при максимальной протяженности с севера на юг 350 км.

Сухой (среднегодовое количество осадков 300–250 мм – Троицкий, 1948) и континентальный (абсолютная ам-

плитуда температур  $85^{\circ}$  - Котин, 1967) климат ее определяется удаленностью от Атлантики и южных морей, близостью и среднеазиатским пустыням (Пугачев, 1967) и влиянием мощного западного отрога сибирского антициклона в холодное время года (Байдал, 1959).

2. Геологическое строение и рельеф. Поверхность Уральской области закономерно понижается в направлении с северо-востока на юго-запад; территория области подразделяется (Быков, 1941; Луков, 1945; Доскач, 1956 и др.) на 5 крупных геоморфологических регионов. Выделяемая в самостоятельный регион долина р. Урал (имеющая среднюю ширину 8-10 км - Иванов, 1953а) характеризуется сравнительно расчлененным рельефом, который представлен двумя типами: денудационно-увалистой возвышенностью и денудационно-увалистой равниной (Москалева, 1958). Сформировавшийся в миоцене участок долины среднего течения сложен осадочной толщей пород пермской, триасовой, юрской, меловой и третичной эпох (Соколов, 1963) и моложе времени накопления хвалыньских озерно-аллювиальных отложений и времени формирования ступенчатой хвалынской равнины (Москалева, 1958).

3. Гидрография. Основная река области - Урал, имеющая в среднем течении 14 притоков (Соколов, 1963), площадь бассейна  $220000 \text{ км}^2$  и общую протяженность русла 2530 км. Урал - река почти исключительно снегового питания (Ремезов, 1949); водный режим ее зависит не от метеорологических условий окрестных равнин, а целиком определяется запасами в верховьях и крупных притоках - Оре, Сакмаре и др. (Иванов, 1953а). Годовой оток взвешенных наносов превышает 3 млн. тонн (Котин, 1967).

4. Почвы. Принятая в настоящее время классификация почв Уральской области включает 3 ряда, 16 типов, 26 подтипов, 84 рода. Почвы области характеризуются повышенным содержанием бора (Ковальский и др., 1965), но содержанием

прочих микроэлементов они близки к почвам других районов СССР (Ковда и др., 1959). В пойме р. Урал распространены пойменные лесостепные и пойменные луговые почвы (Котин, 1967).

5. Растительность. Основу зональной степной растительности составляют в западной части области ковыльно-типчаковые, а в восточной - типчаково-ковыльные сообщества (Быков, 1955). В северной части области сохранились, в виде сортовых колков и дубрав, участки лесостепи (Иванов, 1956, 1960), в южной распространена полупустынная растительность. Интразональная растительность поймы р. Урал представлена лесными (с доминированием осокора, белого тополя, дуба, вяза) и луговыми (наиболее обычны пырейники, костровники и лисохвостоники - Агелеуов, 1967, 1969) сообществами. Признается, что лесная (Павлов, 1948; Иванов, 1953б; Марков, Фирсова, 1955; Горчаковский, 1968) и луговая (Агелеуов, 1966) флора поймы среднего течения р. Урал носит европейский характер.

## Г л а в а II

### ТИПЫ ЗАРАСТАНИЯ НОВЕЙШЕГО АЛЛЮВИЯ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛ

1. Новейший аллювий, как тип местообитания. Массивы новейших аллювиальных отложений - генетически наиболее молодые участки пойменного ландшафта. Экологические особенности их, как типа местообитания, связаны в первую очередь с воздействием таких факторов, как водная эрозия (обновление свободного субстрата за счет размыва и переотложения аллювия - Лесков, 1940), сильная седиментация, периодическое переувлажнение, неглубокое стояние грунтовых вод. Поемность и аллювиальность относятся к числу наиболее сильно влияющих на растительность факторов (Шенников, 1941; Марков, Фирсова, 1955); в некоторых случаях велика и роль грунтовых вод (Санько, 1960).

### 2. Характеристика типов зарастания и основных ценозоб-

разователей новейшего аллювия среднего течения р.Урал. В пределах каждого обособленного участка пляжевой поймы (новейший аллювий) выделяются 3 "зоны", различающиеся по типу наносов и характеру зарастания: крупнопесчано-галечниковые наносы верхней по течению реки части участка (травянистая растительность отсутствует, единично встречается подрост осокоя); песчаные массивы центральной части участка (наибольшая по площади его часть, зарастающая по псаммоксерофитному типу); илесто-глинисто-мелкопесчаные наносы нижней по течению реки части участка (зарастание происходит по галомезофитному типу). Псаммоксерофитный ряд состоит из 3 стадий: гигромезофитноразнотравные группировки, лисохвостовидноскритуничево-верблюдовые заросли, верблюдовые заросли. В последних доминирует верблюдка Маршалла (*Corispermum marschalli*) вид, имеющий средиземноморско-среднеевропейский ареал и по экологии являющийся псаммофитом-аллювиафилом. Состоящий всего из 2 стадий галомезофитный ряд приводит к смене гигромезофитноразнотравных группировок лисохвостовидноскритуничевыми зарослями с доминированием *Styrax alorescuoides*, вида, характерного для инициальных стадий зарастания новейшего аллювия рек лесной зоны (Шенников, 1938), галофита-аллювиафила, реликта галофильных группировок побережья древнего моря (Быков, 1955). Древесно-кустарничковый тип зарастания не имеет определенной локализации в пределах участка пляжевой поймы.

3. Ориентировочная оценка длительности стадий. Данные дендрохронометрии по осокоя показали, что смена гигромезофитноразнотравных группировок сообщества последующих стадий происходит на 5-8 году, а те, в свою очередь, на 13-15(18)год сменяются, при переходе занимаемых ими участков вследствие восходящего развития рельефа в зону прирусловья; молодыми разреженными ветляниками и осокояниками.

4. Сравнение состава флоры новейшего аллювия среднего те-



чения рек Волги и Урала. На основе сравнения флористических списков М.И.Фирсовой (1952) для аллювия р. Волги и наших для р. Урал установлено значительное сходство (28 общих и 38 условно общих видов при видовом богатстве около 70 видов) состава травянистых сообществ (однако ценотическая значимость видов не всегда одинакова).

5. Сравнение посемейственного состава травянистой флоры разных участков поймы среднего течения р. Урал. Общими для 3 сравниваемых участков поймы (пляжевого, прируслового, центрального) являются 13 семейств; прирусловая и центральная пойма имеют, кроме того, еще 6 общих семейств. Только для пляжевой поймы характерно присутствие растений из семейств амарантовых, ежеголовковых, сусаковых, рогозовых. В центральной и прирусловой пойме наибольшее флористическое разнообразие демонстрируют сложноцветные и злаки, на пляжевых участках поймы — сложнопетельные, маревые и ивовые, что позволяет сделать вывод о подчинении распределения состава флоры совокупности пойменных местообитаний зональным закономерностям.

## Г л а в а III

### ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НОВЕЙШЕГО АЛЛЮВИЯ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛ В ХОДЕ СУКЦЕССИИ

I. Выделение стадий сукцессионных рядов. Правильность выделения стадий сукцессионных рядов устанавливалась на основе анализа флористической общности по методике, предложенной Т. Фреем (Freu, 1966), как усовершенствование метода Чекамовского. Оказалось, что гигромезофитноразнотравные группировки инципальной стадии настолько неопределенны по составу ингредиентов, что даже наличие четко выраженной доминантной группы (II фаза — сложные группировки) не позволяет отнести их к какой-либо определенной ассоциации. В остальных случаях таксономи-

ческой континуум в сочетании с высоким уровнем варьирования числа видов свидетельствует о флористической неполноценности исследуемых сообществ.

**2. Особенности флористического состава и его изменение в ходе сукцессии.** Количество общих для обоих рядов видов ( 32 ) превышает половину каждого из списков; для галомезофитного ряда специфичны 9 видов из 42, для псаммоксерофитного – 27 из 60. Флористические различия между рядами на инициальной стадии выражены весьма слабо: 28 общих видов при числе видов 34 и 41. Крайне незначительные вначале, они углубляются в ходе сукцессии: 16 общих видов при числе видов 30 и 23 на II стадии, 10 общих видов при числе видов 30 и 26 на "включительной" (II в галомезофитном, III в псаммоксерофитном ряду) стадии. В отличие от I стадии, на последующих различия между рядами касаются состава не только ингредиентов, но и доминантов. Динамика числа видов в ходе двух сукцессионных рядов такова (табл. I).

Таблица I.

Динамика числа видов в ходе сукцессии

Ряды Стадии	Галомезофитный		Псаммоксерофитный		
	I	II	I	II	III
Число оставшихся видов	22		17	13	
Число выпадающих видов	12		24	10	
Число внедряющихся видов	8		6	13	
Число видов в серийных сообществах	34	30	41	23	26

Слабая выраженность флористических различий сообществ I стадии изучаемых рядов объясняется сходством экологического

режима местообитаний: постоянное переувлажнение выступает в роли главного контролирующего отбор и выживаемость видов фактора, сглаживая и отгесняя на задний план различия в характере субстрата, к которым роль главного контролирующего фактора переходит на последующих стадиях вследствие угасания влияния первого фактора по мере развития экотопа.

3. Изменение среднего числа видов. Флористическая насыщенность несколько увеличивается в ходе галомезофитного ряда (с 6,0 до 10,8 видов на 100 м<sup>2</sup>) и практически не изменяется (7,0; 6,8) в ходе псаммоксерофитного ряда; высокий уровень варьирования числа видов в сочетании со слабой флористической насыщенностью серийных сообществ обоих рядов указывает на их флористическую неполночленность.

4. Изменение степени постоянства флористического состава сообществ в ходе сукцессии. Среди ценозообразователей серийных сообществ выделяются непостоянные (константность 0-49%) и постоянные (50-100%) виды; последняя группа подразделяется на 3 градации в соответствии со шкалой В.С.Ипатова (1960). Соотношение числа постоянных и непостоянных видов изменяется в галомезофитном ряду с 12,1/87,9% до 26,9/73,1% и в псаммоксерофитном ряду таким образом: II,6/88,4% - 34,8/65,2% - II,5/88,5%. На I стадии галомезофитного ряда абсолютное (*Styrax alopescuroidus*, *Chenopodium rubrum*) и умеренное (подрост ветлы и осоко́ря) постоянство показывают в основном представители доминантной группы, на II стадии монодоминант зарослей *Styrax alopescuroidus* является абсолютно постоянным видом и 7 ингредиентов, или 20,7% от общего числа их, постоянными (*Chenopodium rubrum*, *Plantago major*, *Polygonum nodosum* и умеренно постоянными (*Videns tripartita*, *Echinochloa crusgalli*, *Rumex ucranicus* подрост ветлы). На I стадии псаммоксерофитного ряда

нет абсолютно постоянных видов; постоянны и умеренно постоянны виды доминантной группы (*Carysis alopecuroides*, *Chenopodium rubrum*, подрост ветлы) и 2 ингредиента (*Bidens tripartita*, *Atriplex hastata*). На II стадии абсолютно постоянны доминанты (*Carysis alopecuroides*, *Corispermum marschalli*) и умеренно постоянны 6 ингредиентов (*Chenopodium acerifolium*, *Ch. rubrum*, *Eragrostis suaveolens*, *Xanthium strumarium*, подрост ветлы и осока); на III стадии абсолютно постоянны доминанты - *Corispermum marschalli* - и умеренно постоянны 2 ингредиента (*Agrophyllum aenearium*, подрост осока), причем доля постоянных видов невелика и соизмерима с долей постоянных видов на I стадии. Таким образом, псаммоксерофитный ряд не характеризуется увеличением постоянства флористического состава сообществ, а увеличение постоянства флористического состава сообществ в ходе галомезофитного ряда приводит к упорядочению состава ингредиентов.

**5. Изменение соотношения объема групп видов с разной продолжительностью жизни.** Ценозообразующее значение видов с разной продолжительностью жизни в травянистых сообществах новейшего аллювия среднего течения р. Урал неравномерно: представители преобладающей по числу видов (40) группы многолетников - ингредиенты, доминанты же сосредоточены в группе однолетников. Однако большинство видов и этой группы, а так же группы одно-двулетних и двулетних растений является ингредиентами. Гигромезофитноразнотравные группировки I фазы инициальной стадии содержат в галомезофитном ряду многолетников несколько больше, чем однолетников (50,0/45,0%), в псаммоксерофитном ряду - наоборот (42,3/53,8%), II фазы - равный процент видов той и другой группы (48,3/48,3%) в галомезофитном ряду и несколько больший процент видов многолетников по сравнению с однолетниками (47,8/41,2%) в псаммоксерофитном ряду). Заросли II стадии в обоих рядах показывают преобладание однолетни-

ков над многолетниками: 53,3/36,7% в галомезофитном ряду и 65,2/26,1% в псаммоксерофитном ряду. На III стадии псаммоксерофитного ряда за счет сокращения числа видов однолетников при одновременном увеличении числа видов многолетников достигается равный объем этих групп (46,1/46,1%). Доля видов из группы одно-двулетников и двулетников в обоих рядах возрастает: от 5,0% до 10,0% в галомезофитном и от 3,9% до 7,8% в псаммоксерофитном ряду.

**6. Изменение соотношения объемов экологических групп и подгрупп.** В составе исследуемых сообществ представлены 3 экологические группы (с преобладанием по числу видов на всех стадиях обоих рядов мезофитов) и 12 (гигрофиты - 2, мезофиты - 7, ксерофиты - 3) подгрупп. В сообществах галомезофитного ряда преобладают мезофиты, и доля их в ходе сукцессии возрастает с 80,0 до 93,4%. Сукцессионные изменения состава этой основной группы выражаются в уменьшении доли эумезофитов (с 15,0% до 10,0%) и галомезофитов (с 20,0% до 13,2%) и увеличении доли эвримезофитов (с 5,0% до 16,7%) и ксеромезофитов (с 5,0% до 17,0%). Доля ксерофитов крайне мала, а доля гигрофитов уменьшается с 15,0% до 3,3% за счет выпадения подгруппы мезогигрофитов. В сообществах псаммоксерофитного ряда наибольшим числом видов также представлена группа мезофитов, однако она сокращает свой объем в ходе сукцессии с 84,5% до 65,4%. Изменения в составе этой группы связаны как с выпадением одних подгрупп (галомезофитов и галогигромезофитов при переходе к III стадии), так и с увеличением (ксеромезофитов - с 15,4% до 35,4%, эвримезофитов - с 3,9% до 15,4%) или уменьшением (эумезофитов - с 7,7% до 3,9%) доли других подгрупп. В ходе этого ряда четко проявляется тенденция увеличения доли ксерофитов (с 7,7% до 34,6%).

**7. Изменение состава и соотношения ценоэлементных групп.** В исследуемых сообществах преобладают по числу видов прибреж-

но-водные, сорно-рудеральные, луговые, аллювиальные растения (по I2-I4 видов в группе); остальные группы ценоэлементов (лесных, степных, пустынных) содержат лишь по 3-7 видов. В ходе галомезофитного ряда уменьшается доля прибрежно-водных (с 25,0% до 13,3%) и лесных (с 20,0% до 6,8%) видов и увеличивается доля луговых видов (с 10,0% до 26,6%). Процент сорно-рудеральных и аллювиальных видов значителен на всех стадиях, так же как и в псаммоксерофитном ряду, в ходе которого отмечается выпадение прибрежно-водных и луговых видов на фоне увеличения доли пустынных (с 3,8% до 15,4%) и степных (с 2,9% до 23,1%) видов.

## Г л а в а IУ

### СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НОВЕЙШЕГО АЛЛЮВИЯ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. УРАЛ

I. Общее проективное покрытие. При смене фаз в пределах инициальной стадии галомезофитного ряда общее проективное покрытие достоверно ( $t = 7,31$ ) увеличивается (с  $12,0 \pm 2,4\%$  до  $50,0 \pm 4,6\%$ ) и при переходе к II стадии уже практически не изменяется ( $45,0 \pm 6,6\%$ ;  $t = 0,67$ ). Подобным образом изменяется величина общего проективного покрытия при смене фаз инициальной стадии псаммоксерофитного ряда (увеличение с  $12,0 \pm 2,2\%$  до  $40,0 \pm 4,3\%$ ;  $t = 5,83$ ). Далее, на II и III стадиях, наблюдается некоторое уменьшение общего проективного покрытия - до величин, достоверно не различающихся ( $25,0 \pm 5,3\%$  и  $35,0 \pm 5,6\%$ ;  $t = 1,29$ ). Такое уменьшение связано в значительной степени с переходом роли доминантов от широколистных (*Chenopodium rubrum*, *Salix alba*) растений к мелколистным (*Cotinus peregrina margschalli*).

2. Численность особей. Результаты предварительных методических испытаний (Пенкова, 1970а) позволили нам произвести оценку численности особей (общую и доминантных видов) на осно-

ве систематических выборок. Детальной оценке численности особей методом прямого пересчета предшествовала предварительная оценка ее более простым косвенным (точечным) методом с целью выявления направленности изменения этого признака в ходе сукцессии. Установлено при этом, что общая численность особей не изменяется в ходе галомезофитного ряда, а в ходе псаммоксерофитного сначала возрастает, а затем снижается. Различия между сравниваемыми сообществами по численности общих доминантных видов во всех случаях, кроме одного (численность особей *Corispermum marschallii* в сообществах II и III стадий псаммоксерофитного ряда) достоверны. На инициальной стадии (сложные гигромезофитноразнотравные группировки) различия между рядами как по общей численности особей, так и по численности особей доминантных видов (эти виды в обоих случаях одни и те же) недостоверны; этот признак в сочетании с некоторыми другими чертами состава и строения указывает на идентичность сообществ I стадии обоих рядов, которые поэтому рассматривать как изогруппировки. Охарактеризованные выше тенденции изменения численности особей в ходе сукцессии подтвердились и при оценке численности особей методом прямого пересчета на 400 систематически расположенных по пробной площади в каждом из исследуемых сообществ круглых дециметровых площадках. Получены следующие результаты. В ходе галомезофитного ряда существенного изменения общей численности особей не происходит ( $I,18 \pm 0,05$  и  $I,06 \pm 0,06$ ;  $t = 1,52$ ), численность особей *Styrax alerescuroides* (кондоминант на I и монодоминант на II стадии) достоверно увеличивается (от  $0,17 \pm 0,02$  до  $0,80 \pm 0,05$ ;  $t = 14,19$ ) и численность особей *Ctenopodium gibbum* (представитель доминантной группы на I стадии, ингредиент II стадии) уменьшается с  $0,45$  до  $0,12$  особей/дм<sup>2</sup>. Значение коэффициента доминантной группы (отношение численности особей видов доминантной группы к численности особей со-

вокупности остальных ценозообразователей) возрастает с I,68 до 6,57. Для псаммоксерофитного ряда характерно достоверное увеличение общей численности особей при переходе от I к II стадии ( $1,18 \pm 0,05$  и  $2,02 \pm 0,21$ ;  $t = 7,67$ ). При переходе от II к III стадии общая численность особей достоверно ( $t = 2,43$ ) уменьшается до  $1,62 \pm 0,10$  особи/дм<sup>2</sup>. Что касается общих для последовательных стадий доминантных видов, то *Styrax alorsecuroides* (кондоминант на I и II стадиях) показывает существенное увеличение численности особей (с  $0,17 \pm 0,02$  до  $0,30 \pm 0,03$ ;  $t = 17,50$ ) при переходе от I к II стадии, после чего совершенно выпадает из состава сообществ, а *Corispermum marschalli* (кондоминант на II и монодоминант на III стадии), внедряясь в сообщества на II стадии, сохраняет исходный уровень численности особей ( $1,56 \pm 0,12$  и  $1,34 \pm 0,11$ ). Коэффициент доминантной группы принимает в сообществах последовательных стадий этого сукцессионного ряда все возрастающие значения: I,68-4,78-II,62. Таким образом, сравнение численностей особей выявляет преобладание исследуемых сообществ, т.е. доказывает, что выделенные ряды - не только экологические, но и временные.

3. Межвидовые сопряженности. Для выявления межвидовых сопряженностей были использованы данные по тем же площадкам, что и для оценки численности особей; расчеты проводились с помощью таблицы сопряженности 2x2 (Грейг-Смит, 1967). Для обработки были отобраны виды, присутствующие в сообществах последовательных стадий каждого ряда или в сообществах, относящихся к разным рядам, всего 19 пар. Для большинства из них при данном размере площадки (1 дм<sup>2</sup>) и числе наблюдений (400) выявить наличие сопряженности не удалось и, по-видимому, следует признать справедливой гипотезу независимого распределения. Положительная сопряженность выявлена у следующих пар видов: *Styrax alorsecuroides* и *Corispermum marschalli* в лисохвостовиднокрытницево-верблюдковых зарослях (II стадия



псаммоксерофитного ряда); *Chenopodium allrifolium* и *Atriplex hastata* в лисохвостовидноскрытницевых зарослях (II стадия галомезофитного ряда); *Eragrostis suaveolens* и *Agriophyllum agelarium* в верблюдовых зарослях (III стадия псаммоксерофитного ряда). Отрицательная сопряженность - всходов и подроста *Salix alba* с *Styrax alopesúgoides* и *Chenopodium rubrum* - обнаружена только в сложных гигромезофитноразнотравных группировках, причем названные виды составляют их доминантную группу. Эти данные интересны в связи с обсуждением роли разных типов отбора - экотопического и фитоценотического - в сообществах последовательных стадий сукцессии. Наличием отрицательных межвидовых сопряженностей в сложных гигромезофитноразнотравных группировках в данном случае, возможно, подтверждается предположение, что на самой ранней стадии сукцессии набор входящих в группировку видов обусловлен в основном экотопическим отбором. Положительные сопряженности в сообществах последующих стадий сукцессии объясняются преимущественным влиянием фитоценотического отбора и следствием его являются. В общем же, небольшое количество сопряженных пар видов и характерное для большинства составляющих исследуемые сообщества видов независимое распределение мы считаем находящимся в связи со слабой фитоценотической выработанностью этих сообществ.

**4. Изменение характера размещения особей доминантных видов в ходе сукцессии.** Предварительные методические испытания привели нас к выводу, что если площадь, с которой отбираются образцы для анализа характера размещения особей какого-либо вида, не меньше минимума-ареала ассоциации, достаточно на исследуемом участке ограничиться одной выборкой (безусловно, необходимого объема), взятой с одной пробной площади в пределах этого участка. В качестве основного метода обработки материала был избран расчет критерия  $D'$  по Муру (Грейг-Синт, 1967),

т.к. в полученных выборках (по 135 и в одном случае 150 круглых дециметровых площадок в каждом сообществе, заложенных в ограниченно-случайном порядке) преобладали первые 3 класса частот. Метод расчета относительной дисперсии был взят в качестве контрольного; в тех случаях, где это было возможно (т.е. при наличии минимального числа степеней свободы после наложения ограничений на теоретический ряд), производились и расчеты по методике хи-квадрат. Подтвердилось предположение, что закономерности изменения характера размещения особей доминантных видов в ходе сукцессии непосредственно связаны с историей развития неотического положения вида при смене стадий и фаз. Выявлено, что виды, уже в состоянии эвезиса входящие в состав доминантной группы, показывают групповое размещение особей (*Styrax aloriscuroides* в сложных гигромезофитноразнотравных группировках, *Corispermum marschalli* в лисохвостовидноскрытницеево-верблюдовых зарослях). В последующей после их внедрения в сукцессионный ряд фазе или стадии виды доминантной группы характеризуются случайным или незначительно отличающимся от него размещением особей (*Chenopodium rubrum* и подрост *Salix alba* в сложных гигромезофитноразнотравных группировках, причем *Chenopodium rubrum* достигает этого за счет увеличения численности особей, а *Salix alba* - путем уменьшения ее по сравнению с пионерными гигромезофитноразнотравными группировками; *Styrax aloriscuroides* в лисохвостовидноскрытничеевых зарослях, где переход этого вида от группового к случайному размещению связан с увеличением численности особей).

5. Динамика основных компонентов серийных сообществ. Общей закономерностью смены доминантов в исследуемых сукцессионных рядах следует признать переход в новодоминантности (от переходного состояния - трехкомпонентной доминантной группы): в одном случае (газомезофитный ряд) непосредственный, в другом

(псаммоксерофитный ряд) - через доминантную группу меньшего объема. Анализ обилия и численности особей общих для разных рядов и стадий доминантных видов показывает неодинаковый характер их динамики при смене стадий. Так, компоненты доминантной группы сообществ инициальной стадии *Chenopodium rubrum* и подрост *Salix alba* обнаруживают при переходе от сложных гигромезофитноразнотравных группировок к лисохвостовидноскрытницевым (галомезофитный ряд) и к лисохвостовидноскрытницево-верблюжковым (псаммоксерофитный ряд) зарослям векторизованный поступательно регрессирующий тип динамики<sup>х/</sup>, тогда как *Styrax alopesucroides* в этих случаях показывает, наоборот, векторизованный поступательно прогрессирующий тип динамики. На II стадии псаммоксерофитного ряда происходит эффективная инвазия *Corynephorus marschallii* которая образует, вместе с имеющей связь с предшествующей стадией *Styrax alopesucroides* доминантную группу лисохвостовидноскрытницево-верблюжковых зарослей. Таким образом, *Corynephorus marschallii* выступает здесь как вид с "взрывным" типом динамики; при переходе к III стадии (верблюжковые заросли) тип динамики меняется на нейтральнонаправленный. *Styrax alopesucroides* в этом ряду характеризуется при переходе от II к III стадии "катастрофическим" типом динамики. Итак, реализация общей тенденции - перехода к монодоминантности (в первую очередь, как следствие флористически обедняющего сообщества сурового экотопического отбора) - в двух рядах протекает по-разному.

Суцессионные ряды травянистой растительности новейшего аллювия среднего течения р. Урал имеют отчасти сходные, отчасти различные тенденции развития структуры сообществ; структурные различия, так же как и различия состава, в значительной мере определяются особенностями развития экотопов.

---

х/ Названия и характеристики типов динамики основных компонентов приняты по К.А.Куркину (1968).

## ВЫВОДЫ

1. Маршрутные геоботанические исследования, проведенные нами летом 1967 г., позволили установить, что зарастание отложений новейшего аллювия травянистой растительностью в районе среднего течения р. Урал протекает по двум, экологически обусловленным, путям.

Несмотря на различие участков пляжевой поймы по площади и обособленность их один от другого, в пределах каждого из них выделяется – по характеру субстрата, степени увлажнения и типу зарастания – 3 "зоны", причем это явление закономерно повторяется от участка к участку. Так, в нижней (по течению реки) части участка, сложенной илесто-глинисто-мелкопесчаными наносами и характеризующейся не только близким залеганием грунтовых вод, но и плавным понижением их уровня по профилю, приурочен галомезофитный ряд зарастания. Этот ряд состоит из 2 стадий: первая – гигромезофитноразнотравные группировки (пионерные – I фаза, сложные – II фаза), вторая – лисохвостовидно-скрытнпиевые заросли.

Зарастание песчаных массивов центральной части участка с довольно резким понижением уровня грунтовых вод по профилю осуществляется по псаммоксерофитному типу. Псаммоксерофитный ряд состоит из 3 стадий: гигромезофитноразнотравные (пионерные – I фаза, сложные – II фаза) группировки – лисохвостовидно-скрытнпиево-верблюдовые заросли – верблюдовые заросли.

Процесс зарастания нижней части участка травянистой растительностью протекает в течение 5-8 лет, центральной – 13-15 лет (данные дендрохронометрии), в верхней – не выражен совсем.

2. Анализ флористического, экологического и ценоэлементного состава исследуемых серийных сообществ приводит к заключению, что ограниченный набор видов, способных к эффективному инвазиям на новейший аллювий с прилегающих к долине р. Урал участков в сочетании с преимущественным действием на первых

этапах формирования растительности одного и того же контролирующего распространения видов фактора - избыточного увлажнения - обуславливает значительное сходство по флористическому составу и по составу экологических и ценологических групп сообществ I стадии обоих рядов. Различия между сообществами последующих стадий двух рядов и самостоятельный характер эволюции экологического, флористического и ценологического состава их связаны с ослаблением нивелирующего влияния на растительность фактора увлажнения при переходе участков, по мере роста толщи наносов, из разряда постоянно переувлажняемых в разряд временно (только в период наводки) переувлажняемых и переходом роли главного контролирующего фактора к характеру субстрата (его химический и механический состав, с которым определенным образом связан и его водный режим). Именно различиями характера субстрата в нижней и центральной частях участков обусловлены различия в составе сообществ следующих после инципиальной стадий сукцессионных рядов. Эти различия касаются среднего числа видов, флористического, экологического и ценологического состава сообществ.

Увеличение флористической насыщенности сообществ и доли луговых видов, а также мезофитизация сообществ характерны для галомезофитного ряда, а увеличение доли степных и пустынных видов на фоне исерофитизации в сочетании с неизменяющейся флористической насыщенностью - для несамоксерофитного ряда.

3. Флористическая неопределенность сообществ, поддерживаемая на всех стадиях обоих сукцессионных рядов неустойчивым характером местообитания, на более поздних стадиях формирования растительного покрова пляжевой поймы сочетается с чертами более или менее развитой (в отличие от группировок инципиальной фазы) фитоценологической структуры, а именно: с разделением совокупности ценозообразователей на группы разной ценологической значимости - доминанты и ингрэденты, с возникновением положительно сопряженных пар видов, а в галомезофитном ряду -

- и с выработкой пространственной однородности сообществ (случайное размещение особей доминирующего вида).

4. Сравнительная характеристика структуры последующих сообществ, составленная на основе материалов подустационарных исследований лета 1968 г., раскрывает направленность сукцессионных изменений ряда признаков. Выявлено, что особую ценность при такого рода анализе представляет оценка признаков не в абсолютном, а в относительном выражении.

5. Установленные закономерности смен последующих сообществ привели нас к обоснованию комплекса признаков, позволяющего оценивать степень организованности травянистых сообществ и их сукцессионные тенденции. В этот комплекс правомерно включение следующих признаков: соотношение количества зональных и азональных ценоэлементов; уровень варьирования числа видов; процент доминантных видов; соотношение численностей особей доминантных видов и остальных мезозообразователей, выраженное в виде коэффициента доминантной группы; преобладающий тип межвидовой сопряженности; тип размещения особей доминантных видов по площади, занятой сообществом. Первые 3 признака характеризуют состав сообщества, а последующие - его структуру. Изменение в ходе сукцессии признаков, характеризующих состав сообщества, в сторону увеличения доли зональных ценоэлементов и процента доминантных видов в сочетании с уменьшением уровня варьирования числа видов и значений, принимаемых показателями видовой подвижности и изменения скорости выявления видового состава ассоциации, свидетельствует о прогрессивной направленности развития сукцессионного ряда и показывает повышение степени однородности и определенности флористического состава сообществ. Изменение в ходе сукцессии структурных признаков сообщества в сторону увеличения показываемых коэффициентом доминантной группы значений (полидоминантность), преобладания положительных межвидовых сопряженностей, более равно-

мерного распределения обилия и покрытия (случайное размещение особей доминантных видов по занятой сообществом площади) также свидетельствует о прогрессивной направленности сукцессии.

6. Непелесообразность дополнения этого комплекса рядом других признаков, которые были также учтены в нашей работе, мы видим в следующем: среднее число видов, средняя численность особей, среднее проективное покрытие, продуктивность, экологические тенденции сукцессионного ряда – это в основном строго экотопически обусловленные признаки, имеющие ограниченное сукцессионное значение; сравнение типов динамики основных компонентов (по Куркину, 1968) способно характеризовать не направленность сукцессионного процесса, а лишь его скорость.

7. Есть основания полагать, что апробированный нами комплекс признаков может быть рекомендован к использованию при изучении структуры травянистых сообществ, однако с необходимыми добавлениями или изъятием некоторых признаков в зависимости от особенностей исследуемых сообществ.

#### ПУБЛИКАЦИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. О формировании травянистых растительных сообществ на аллювии р. Урала. "Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных за 1967 год. Ботаника". Свердловск, 1968.

2. О значении межвидовой сопряженности в сообществах разных стадий сукцессии. "Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных за 1968 год. Экология растений и геоботаника". Свердловск, 1970.

3. Сукцессионные изменения структуры травянистых сообществ аллювия р. Урал. "Материалы отчетной сессии Института экологии растений и животных за 1968 год. Экология растений и геоботаника". Свердловск, 1970.

4. О методике характеристики сукцессионных тенденций травянистых сообществ. "Третья Свердловская конференция молодых научных работников по сельскому хозяйству" (Тезисы докладов). Свердловск, 1970.

5. Сравнение результатов определения плотности растительных популяций на основе систематических и ограниченно-случайных выборок. "Экология", № 2, 1970.

6. Ранние стадии сукцессий растительности на новейшем аллювии в среднем течении р. Урал (в соавторстве с П.Л.Горчаковским). "Экология", № 5, 1970.

7. Сукцессионные изменения характера размещения особей доминантных видов в травянистых сообществах новейшего аллювия среднего течения р. Урал (в печати).