вып. 42

труды института биологии

1965.

ГЕОГРАФИЯ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

ГЕОГРАФИЯ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРАЛА

П

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета Уральского филиала АН СССР

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ вып. 42

труды института биологии

1965

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТЬЮ И ВЕРТИКАЛЬНОЙ ПОЯСНОСТЬЮ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ПРИМЕРЕ УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ РАВНИН

При изучении закономерностей распределения ландшафтов и растительного покрова в горных странах исследователи обычно уделяют известное внимание сопоставлению элементов их высотной дифференциации с элементами горизонтального расчленения на равнинах. Если в прошлом эти элементы нередко просто отождествлялись, то в последнее время, по мере накопления знаний о природе и растительности горных стран, исследователи предпочитают говорить лишь об аналогии между ними (Калесник, 1955). Тем не менее, и теперь некоторые авторы продолжают называть зонами (Гвоздецкий, 1963) основные структурные элементы вертикальной дифференциации ландшафта и его важного компонента — растительности. Поэтому уместно прежде всего выяснить соотношение понятий «пояс растительности» и «ботанико-географическая зона».

Некоторое сходство между высотными поясами растительности и теми или иными зонами или подзонами на равнинах общеизвестно. Например, горные тундры по внешнему облику, составу преобладающих растений близки к равнинным, горные темнохвойные леса — к равнинной тайге. Однако отождествление высотных поясов с аналогичными им зональными подразделениями на равнинах в принципе неверно. Режим тепла и влаги при подъеме в горы изменяется значительно быстрее, чем на равнинах при движении с юга на север, и в этом изменении прослеживается ряд специфических особенностей. Кроме того, в горах разнообразнее гидротермические условия в связи с различиями в высоте и ориентировке по странам света отдельных хребтов, а также неравномерным распределением осадков, обусловленным барьерной ролью хребтов. Поэтому вертикальные пояса значительно уже, чем аналогичные им зоны и подзоны, и набор их даже на ограниченной территории нередко очень пестр. В горах на одних и тех же уровнях может быть выражено несколько высотных поясов (например, разные пояса на западном и восточном склонах хребтов). Некоторые компоненты колонок высотной поясности вообще не имеют аналогов на равнинах (например, дубовые криволесья в комплексе с луговыми полями, характерные для увалисто-холмистой полосы западного склона Южного Урала). Сильно отличаются высотные пояса от аналогичных им зон и подзон по рельефу и почвенно-грунтовым условиям, режиму увлажнения, составу и истории формирования современной флоры, по составу, соотношению и динамическим тенденциям растительных сообществ, гидрологической роли и запасам биомассы. В целом эти различия настолько велики, что они определяют, наряду с экономическими условиями, разные приемы эксплуатации растительных ресурсов. Если зоны на равнинах являются основными единицами физико-географического и ботанико-географического районирования, то высотные пояса ими обычно служить не могут, так как здесь даже на ограниченной территории можно встретить несколько поясов (Прокаев, 1959, 1962). Так, в недавно опубликованной работе по ботанико-географическому районированию Большого Кавказа И. И. Тумаджанов (1963) подчеркивает, что границы между крупными единицами районирования, до округа включительно, не могут проводиться по принципу разграничения смежных поясов. Отсюда ясно, что вертикальные пояса не только нельзя отождествлять с соответствующими зонами и подзонами, но даже рассматривать как варианты последних; это самостоятельные категории, которые можно и нужно сопоставлять, но нельзя объединять друг с другом.

Принимая во внимание сказанное, основные элементы дифференциации растительности в горах нецелесообразно называть зонами, хотя бы и с эпитетом «вертикальные» 1, а следует сохранить за ними уже вошедшев в ботанико-географическую литературу название поясов (термин «пояс» в этом смысле стал впервые применять Н. А. Буш, 1898, 1917). Подобно тому, как зоны подразделяются на подзоны, пояса можно расчленять на полосы растительности, которые могут иметь свои аналоги в виде соответствующих подзон на равнинах.

Урал, протянувшийся в меридиональном направлении более чем на 2000 км, пересекает ряд ботанико-географических зон, начиная с тундровой на севере и кончая степной на юге. Горный хребет вносит известные нарушения в «нормальную» картину зональности, характерную для равнинных территорий, поэтому в его пределах более или менее четко выступает вертикальная поясность растительности. Поскольку высота Уральских гор невелика, особенно на отдельных участках (например, на Среднем Урале), резкого перехода между растительностью равнин и низких уровней гор обычно не наблюдается, и здесь можно проследить, как ботанико-географические зоны и подзоны, характерные для равнин, почти незаметно сливаясь на предгорьях со своими горными аналогами, продолжаются в пределах собственно Урала.

Однако на более высоких участках хребта специфичность горной растительности (по сравнению с равнинной) проявляется резче, и здесь в меньшей степени выражено сходство между элементами зональной и поясной дифференциации растительности. Тем не менее, в самой общей форме такую аналогию можно проследить на всем протяжении Уральского хребта.

Зональность, обусловленная неравномерным поступлением солнечного тепла (в связи с сферической формой, вращением Земли и наклоном экватора

¹ Вопрос о формах проявления общих закономерностей зонального расчленения ландшафтов и растительного покрова в горных странах разработан еще далеко не достаточно, о чем на примере Урала можно судить хотя бы по опубликованным в последнее время работам Б. П. Колесникова (1960, 1963) и В. И. Прокаева (1959). В своей схеме лесорастительного районирования Урала (рассматриваемого как специализированный вариант ботанико-географического районирования) Б. П. Колесников просто продолжает в горную область Урала зоны и подзоны, выраженные на равнинах; схема не отражает специфики горной растительности по сравнению с равнинной и особенностей поясной дифференциации растительного покрова на разных по зональному положению участках хребта. В понимании Б. П. Колесникова зоны и подзоны в горах — это, по-видимому, участки горной территории, на которых преобладает какой-либо основной горный аналог того или иного равнинного зонального подразделения растительности. В противоположность этому, В. И. Прокаев при физико-географическом районировании Уральской горной страны рассекает хребет на ряд отрезков, различных по зональному положению, не принимая во внимание смещения в горах основных элементов дифференциации растительного покрова по сравнению с их равниными аналогами. Например, к «степной области Урала» он отнес в основном лесистую горную территорию, где степной тип растительности выражен лишь в юго-восточной части на более низких уровнях.

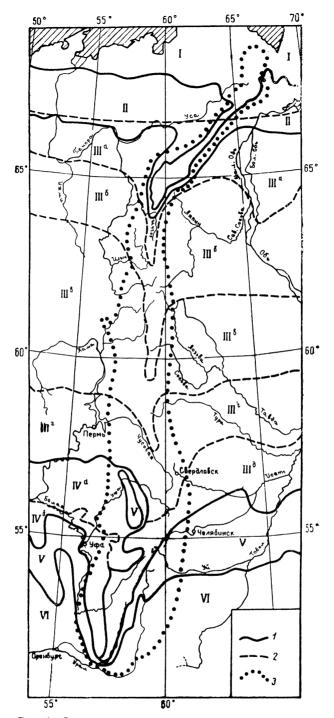


Рис. 1. Основные зональные подразделения растительного покрова на прилегающих к Уралу равнинах и их горные аналоги.

I— границы зон; 2— границы подзон; 3— граница Уральской горной страны; I— тундровая зона; II— зона лесотундры; III— бореально-лесная зона с подзонами: a— предлесотундровых редкостойных лесов, δ — свервной тайги, ϵ — средней тайги, ϵ — средней тайги, ϵ — предлесотепных сосновых и березовых лесов; IV— широколиственно-лесная зона с подзонами: a— смещанных широколи ственно-хвойных лесов и δ — широколиственных лесов и δ — предсегенная зона; δ 0 — степная зона.

к эклиптике), представляет собой наиболее общую закономерность распределения природных явлений на нашей планете. Высотная поясность растительного покрова представляет собой частный случай проявления горизонтальной зональности в областях с развитым горным рельефом, и она подчинена этой общей закономерности. Характер высотной поясности в той или иной горной стране или в какой-либо ее части зависит прежде всего от положения данного массива в системе зонального подразделения растительного покрова, от характера растительности на прилегающих равнинах. С этой точки зрения представляет интерес предпринятая К. В. Станоковичем (1955) попытка выяснения основных типов поясности в горах СССР. Если какой-либо крупный горный массив (например, Уральский хребет) пересекает несколько крупных равнинных зональных подразделений растительного покрова, то каждому такому подразделению обычно соответствует в горах свой вертикальный ряд высотных поясов (Горчаковский, 1960).

Цель настоящей статьи — выяснить самые общие закономерности дифференциации растительного покрова на Урале и прилегающих к нему равнинах, сопоставить элементы вертикальной поясности с элементами горизонтальной зональной растительности и установить основные типы поясности, соответствующие различным по зональному положению участкам Уральского хребта.

ЗОНАЛЬНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ПРИЛЕГАЮЩИХ К УРАЛУ РАВНИНАХ И ИХ ГОРНЫЕ АНАЛОГИ

На прилегающих к Уралу равнинах выражены следующие ботаникогеографические зоны: тундровая, лесотундровая, бореально-лесная, широколиственно-лесная, лесостепная и степная. Распределение этих зон иллюстрирует карта (рис. 1). Чтобы было удобней сопоставить общие закономерности распределения растительности на Урале и сопредельных с ним равнинных территориях, ботанико-географические зоны и подзоны, характерные для равнин, продолжены на рис. 1 в горную часть, где соединены с аналогичными им вертикальными поясами. Нетрудно заметить, что соответствующие зональные подразделения, как только они вступают в горную часть в виде своих аналогов, смещаются на юг, причем смещение тем яснее выражено, чем выше горы на данном участке хребта. Так, растительность тундрового типа довольно далеко заходит на юг по наиболее повышенной части хребта (горные тундры). Горные леса глубоко внедряются на юг по хребту в лесостепную и степную зоны равнин. Такое смещение зональности растительности объясняется тем, что с поднятием в горы уменьшается количество тепла, получаемого земной поверхностью, а количество атмосферных осадков обычно возрастает.

Тундровая зона

Занимает самую северную оконечность Предуралья и Зауралья, характеризуется полным безлесьем. Основу растительного покрова здесь слагают различные типы тундр, комплексирующиеся с болотами. В тундровых сообществах господствуют мхи и лишайники, к которым примешиваются травы и кустарнички. При движении с севера на юг общий облик тундровой растительности претерпевает известные изменения (Игошина, 1961). На побережье Карского моря распространены моховые тундры, комплексирующиеся с редкими зарослями кустарниковых ив (Salix lanata, S. glauca), и гипново-пушицевые болота. Южнее преобладают кустарничково-моховые пятнистые тундры со стелющимися ивами (Salix arctica, S. nummularia, S. reticulata) и изредка со стлаником карликовой березки (Betula nana).

Аналогом зонального типа равнинных тундр в горах являются горные тундры, глубоко продвинувшиеся на юг по наиболее возвышенной части Уральского хребта.

Зона лесотундры

Для растительности этой зоны характерно сочетание лесных и нелесных (тундровых) элементов. Разобщенные массивчики редкостойных низкорослых лесков (гипоарктических редколесий) чередуются здесь с открытыми безлесными тундровыми (преимущественно ерниковыми), а также болотными сообществами. Такие лески на севере этой зоны встречаются только в речных долинах, а южнее поднимаются и на водоразделы. Растительные сообщества тундрового типа всегда связаны с водоразделами. Гипоарктические редколесья очень характерны для лесотундры. Хотя деревья в сложении таких сообществ сохраняют ведущую роль и обычно смыкаются своими корневыми системами, сомкнутость крон древесного яруса очень низка, что обеспечивает возможность вклинивания в них тундровых ярусов. Здесь ярко выражена комплексность и мозаичность растительного покрова, причем тундровые и лесные элементы взаимно проникают и налагаются друг на друга (Норин, 1961, 1962). Лесотундре присущи особые жизненные формы — криволесье, ходылей (многоствольные березы с развитым кустом при основании дерева), «дерево в юбке», древесный стланик и особый комплекс видов — гипоарктический элемент, находящий в этой зоне оптимальные условия для существования. В составе островков редколесий приуральской лесотундры преобладают лиственница Сукачева (Larix Sukaczewii), замещаемая к востоку от Уральского хребта лиственницей сибирской (Larix sibirica), ель сибирская (Picea obovata) и береза извилистая (Betula tortuosa).

Из нелесных сообществ в приуральской лесотундре встречались ерники из карликовой березки с покровом из зеленых мхов, крупно- и плоскобугристые торфяники с багульником (Ledum palustre) и пушицей влагалищной (Eriophorum vaginatum), а в долинках — заросли кустарниковых ив (Salix lapponum, S. phylicifolia, S. glauca, S. lanata).

В предгорьях Урала, кроме того, нередки заросли кустарниковой ольхи (Alnus fruticosa).

Северную границу лесотундры следует проводить по линии, соединяющей крайние северные участки редколесий и лесных островков в речных долинах ¹, а южную — по линии, соединяющей самые южные участки тундры, встречающиеся на плакорных местоположениях.

Лесотундре аналогичны некоторые растительные сообщества подгольцового пояса — самые северные типы подгольцовых лиственничных редколесий и березовых криволесий с развитым мохово-лишайниковым покровом и примесью тундровых растений в травяно-кустарничковом ярусе.

Бореально-лесная зона

Это наиболее широкая из зон на прилегающих к Уралу равнинах (примерно от 54—56° до 66° с. ш.). По характеру растительности она не вполне однородна и может быть подразделена на несколько подзон. Некоторые подзоны в равной мере выражены как в Предуралье, так и в Зауралье, другие характерны только для какой-либо одной из прилегающих к Уралу равнин. Такая асимметричность внутризональной дифференциации растительного покрова объясняется тем, что Уральский хребет, образуя своеобразный

¹ Некоторые авторы понимают лесотундру уже, проводя ее границу по самым северным участкам редколесий, встречающихся на водоразделах.

барьер, влиял и влияет как на расселение растений из Европы и Сибири, так и на распределение воздушных масс; климат прилегающих к нему равнин неодинаков (более мягкий, теплый и влажный — на западе; более континентальный, с меньшим количеством осадков, более жарким летом и более холодной зимой — на востоке).

редкостойных предлесотундровых Подзона лесов. На северной окраине лесной зоны, в условиях относительно сурового континентального климата, интенсивной заболоченности и более или менее широкого распространения вечной и сезонной мерзлоты, выражена полоса предлесотундровых редкостойных лесов. Эти леса образуют более крупные массивы, чем в лесотундре, повсюду выходят на водоразделы, но сочетаются здесь с мерзлыми бугристыми болотами. Редкостойные предлесотундровые леса представляют в этой подзоне зональное, климатически обусловленное явление, характерное для мерзлотных, континентальных районов. Болота же, встречающиеся и в других подзонах лесной зоны, обусловлены эдафически. Растительные сообщества тундрового типа здесь отсутствуют, хотя сюда проникают местами некоторые тундровые виды. В Предуралье редкостойные предлесотундровые леса образованы елью сибирской с примесью березы пушистой (Betula pubescens). Преобладают ассоциации березово-еловых лесов — лишайниковых с покровом из различных кладоний (Cladonia rangiferina, C. alpestris, C. silvatica) и Stereocaulon paschale, зеленомощников с примесью в напочвенном покрове лишайников из рода Cladonia, бруснично-зеленомошных лесов также с большой примесью кладоний, долгомошных с ковром Polytrichum commune и кладониями и сфагновых березово-еловых лесов (Игошина, 1961). Во всех ассоциациях встречается багульник обыкновенный, голубика (Vaccinium myrtillus), водяника черная (Empetrum nigrum), а в некоторых карликовая березка. Для напочвенного покрова очень характерны лишайники, играющие роль доминантов в нижних ярусах наиболее распространенных ассоциаций.

В Зауралье климат более суров и континентален, грунты сильно заболочены, а прогреваемость их недостаточна. Здесь широко распространена вечная мерзлота. Мерзлый горизонт залегает на небольшой глубине в сухих торфяниках и в глинах, покрытых с поверхности толстым слоем мха; в песках мерзлота встречается лишь изредка. В водораздельных бугристых болотах наряду со сфагновыми мхами, развитие которых подавляет мерзлота, встречаются, особенно в северной части подзоны, гипновые мхи. Такие торфяники безлесны, лишены рямовой сосны, лишь по периферии некоторых из них в южных районах встречаются низкорослые экземпляры кедра сибирского (Pinus sibirica). На дренированных местах близ речных долин и на вершинах всхолмлений развиты низкорослые редкостойные (сомкнутость 0,2—0,4) леса из лиственницы, иногда с примесью ели сибирской, реже сосны обыкновенной (Pinus silvestris) и кедра сибирского. В подлеске встречается карликовая березка, багульник обыкновенный, в напочвенном покрове велика роль лишайников (Cladonia rangiferina, C. alpestris, C. silvatica, Stereocaulon paschale) и зеленых блестящих мхов (Pleurozium Schreberi, Hylocomium splendens). Продуктивность лесов крайне низкая — V—Va классы бонитета. В составе нижних ярусов преобладают лесные и болотные виды, примесь тундровых растений незначительна. В Зауралье эта подзона соответствует елово-лиственничной, выделенной Б. Н. Городковым (1916).

Аналогом предлесотундровых редкостойных лесов являются горные леса, развитые в нижней части склонов Приполярного и самой северной оконечности Северного Урала: еловые на западном макросклоне, лиственничные и елово-лиственничные — на восточном.

Подзона северной тайги. Северотаежные леса довольно разрежены (сомкнутость крон 0,3—0,5), низкорослы, производительность их определяется IV—V классами бонитета. Заболоченность в этой подзоне очень велика, особенно в Зауралье, где грунтовые воды находятся на небольшой глубине и леса перемежаются мерзлыми болотами и сфагновыми торфяниками типа аапа. Основной лесообразователь в Предуралье — ель сибирская, уступающая господство на песчаных наносах вдоль рек сосне обыкновенной. В Зауралье преобладают сосновые леса, меньшую плошаль занимают темнохвойные — еловые и елово-кедровые (зеленомошные и лишайниковые). Осина (Populus tremula) встречается редко, лишь в речных долинах. Подлесок развит очень слабо. Травяно-кустарничковый покров беден по видовому составу, в нем во всех лесных ассоциациях встречаются растения — багульник обыкновенный, голубика (Vaccinium uliginosum), морошка (Rubus chamaemorus), водяника черная. В составе напочвенного покрова лесов, наряду с мхами, содержится много лишайников; мертвый слой моховины, вследствие замедленного разложения растительных остатков, довольно толст. Леса представлены всей гаммой ассоциаций от дренированных местоположений до заболоченных участков (группы лесных ассоциаций зеленомошников, долгомошников и сфагновых). По сравнению с Предуральем, подзона северной тайги в Зауралье значительно смещена на юг.

В горных районах Урала леса, аналогичные равнинной северной тайге, заходят на юг по хребту вплоть до Павдинского Камня (несколько южнее Конжаковского горного массива). Горная северная тайга представлена еловыми, пихтовыми, кедровыми, реже сосновыми лесами, преимущественно из групп ассоциаций зеленомошников и каменистых (Горчаковский, 1954, 1959). В отличие от равнинной тайги, дренаж здесь лучше и поэтому почти не выражены крайние звенья эколого-фитоценотического ряда заболачивания — группы ассоциаций долгомошных и сфагновых ельников и кедровников.

Подзона средней тайги. Для нее характерны более сомкнутые леса, продуктивность их в среднем определяется IV, реже III классами бонитета. Заболоченность довольно высока (особенно к востоку от Уральского хребта). В Предуралье в этой подзоне преобладают еловые и сосновые леса, а в Зауралье — сосновые и пихтово-елово-кедровые; более или менее значительную площадь занимают производные от темнохвойных лесов березняки. Осина встречается и вне речных долин. Подлесок слабо развит или средней густоты. Болотные растения (багульник обыкновенный, голубика и др.) входят в состав травяно-кустарничкового покровалишь лесных ассоциаций, занимающих более увлажненные местообитания; в лесах, связанных с более дренированными местоположениями, они отсутствуют. По видовому составу травяно-кустарничковый покров богаче, в нем более значительна роль трав. Моховой покров (преимущественно иззеленых блестящих мхов) развит сильно, местами почти сплошной, но слой неразложившегося отмершего мха значительно тоньше.

Подзона южной тайги. Леса относительно высокой продуктивности (преобладают древостои III, реже II класса бонитета), состав лесообразователей более разнообразен. В Предуралье в этой подзоне преобладают пихтово-еловые леса, меньшую площадь занимают сосняки. В Зауралье, напротив, наиболее распространены сосновые леса, а темно-хвойные (елово-пихтовые, пихтово-еловые, елово-пихтово-кедровые) значительно уступают им по площади. В древостоях темнохвойных лесов имеется устойчивая примесь березы пушистой, реже — березы бородавчатой (Betula verrucosa). Довольно велика здесь роль производных от темнохвойной тайги березняков. В Предуралье на более богатых почвах к ели

сибирской примешиваются широколиственные деревья — липа мелколистная (Tilia cordata), клен остролистный (Acer platanoides), ильм шершавый (Ulmus scabra), вяз гладкий (Ulmus laevis); в Зауралье из них изредка встречается липа мелколистная, а в речных долинах — вяз. Подлесок хорошо выражен, более разнообразен по составу кустарников, травяной покров богат видами, сильнее развит, имеет более высокую сомкнутость. высокорослый; в предуральском секторе подзоны в его составе встречаются характерные растения широколиственно-лесного (неморального) комплекca (Asarum europaeum, Sanicula europaea, Actaea spicata, Dryopteris filixmas, Asperula odorata, Stachys silvatica и др.). Моховой покров развит значительно слабее, так как часто его подавляют травянистые растения. В Зауралье широко распространены сосновые леса, относящиеся к группе ассоциаций разнотравных сосняков. Кроме того, большую площадь занимают вторичные ассоциации сосняков с сильно развитым покровом из вейников (Calamagrostis arundinacea, C. epigeios), возникшие под влиянием низовых пожаров на месте зеленомошных сосняков. В целом для южной тайги наиболее характерны группы ассоциаций сложных, дубравно-широкотравных и разнотравных еловых, сосновых и производных от них березовых лесов.

Горные леса южнотаежного типа, аналогичные равнинной южной тайге, простираются на юг по хребту приблизительно до широты г. Кыштыма.

Подзона предлесостепных сосновых и вы х лесов¹. В условиях более континентального климата сибирского Зауралья на юге лесной зоны ясно отграничена подзона сосновых и березовых лесов, она как бы заменяет на востоке широколиственно-лесную зону. В доагрикультурный период на этой территории на суглинистых почвах были широко распространены темнохвойные (пихтово-еловые) леса, но на песках существовали также и сосняки. Теперь, в результате интенсивных рубок и перевода более плодородных лесных земель под сельскохозяйственное пользование, площадь, занимаемая темнохвойной тайгой, сведена до минимума (участки ее сохранились преимущественно на заболоченных местах). В растительном покрове стали господствовать производные от темнохвойной тайги березовые и в меньшей степени осиновые леса, развитые на суглинистых почвах. Обусловленное сокращением лесной площади некоторое иссущение климата на южной окраине лесной зоны и довольно интенсивное воздействие человека на лесную растительность ослабляет здесь позицию ели и пихты, благоприятствуя удержанию березой и осиной господства в древостоях. Кроме мелколиственных лесов, другим основным компонентом растительности этой подзоны являются сосновые леса, развитые на песчаных наносах вдоль рек. Наиболее крупные сосновые массивы — Припышминские и Притобольские (к северу от 56° с. ш.) боры. Сосняки отличаются здесь высокой производительностью (I и II бонитеты), преобладающими ассоциациями являются сосняки-зеленомошники и сосняки травяные. Флора сосняков в основном бореальная, но по периферии лесных массивов под полог леса заходят некоторые степные растения (например, Filipendula hexapetala).

В подзоне встречаются также вторичные (возникшие на месте лиственных лесов) луга, а кроме того болота — гипновые, осоково-травяные с березой (согры) и сфагновые с сосной (рямы).

Березовые и сосновые леса, характерные для южной окраины лесной зоны в Зауралье, аналогичны сливающимся с ними горным соснякам и березнякам, протянувшимся по восточному склону Южного Урала.

 $^{^{-1}}$ Эта подзона в основном соответствует подзоне лиственных лесов в понимании Б. Н. Городкова (1916).

Широколиственно-лесная (неморальная) зона

В отличие от бореально-лесной, эта зона характеризуется преобладанием не тайги, а широколиственных или смешанных широколиственно-хвойных лесов европейского типа. В виде постепенно суживающегося языка эта зона простирается на восток до предгорий Южного Урала; она подразделяется на две подзоны, сменяющие друг друга при движении с севера на юг.

Подзона смещанных широколиственно-хвойных лесов. Хвойные деревья представлены здесь пихтой и елью, произрастающими совместно в различных сочетаниях; к ним примешиваются деревья широколиственно-лесного комплекса: липа мелколистная, клен остролистный, ильм, иногда дуб обыкновенный, или летний (Quercus robur). В подлеске встречаются характерные для европейских широколиственных лесов кустарники — лещина обыкновенная (Corylus avellana), бересклет бородавчатый (Euonymus verrucosa), а также ряд травянистых растений неморального комплекса. В речных долинах урему образует вяз. Местами встречаются липняки (значительная часть их возникла в результате рубок на месте темнохвойных лесов с липой). Лесная растительность сильно пострадала от воздействия человека, особенно от рубок: на месте смешанных хвойно-широколиственных лесов с относительно высоким плодородием почв возникли пахотные угодья.

Подзона широколиственных лесов. В растительном покрове ее преобладают смешанные леса из дуба, липы мелколистной, клена остролистного, ильма, вяза; эти древесные растения произрастают совместно в разных сочетаниях, но какой-либо вид обычно преобладает над другим (на повышенных местах — дуб или липа, в речных долинах — вяз). Травяной покров густой, содержит много неморальных видов (Asarum europaeum, Actaea spicata, Stachys silvatica, Dryopteris filix-mas, Sanicula europaea, Scutellaria altissima, Festuca silvatica, Bromus Benekeni и др). Естественная растительность этой подзоны еще более пострадала от вырубок и распашки лесных земель. Широколиственные леса сохранились лишь в виде более или менее крупных массивов, перемежающихся с пахотными угодьями. Многократные рубки привели к измельчанию этих лесов, производительность их невысокая. В этой подзоне распространены также вторичные луга, образовавшиеся на месте сведенных лесов.

Горные леса, аналогичные подзонам смешанных широколиственно-хвойных и широколиственных лесов, выражены лишь на западном макросклоне Южного Урала.

В рамках бореально- и широколиственнолесной зон основные различия растительного покрова на приуральских равнинах таковы. В подзоне редкостойных предлесотундровых лесов в Предуралье распространены березово-еловые леса, в то время как в Зауралье — лиственничные и елово-пиственничные. Предуральские северотаежные леса представлены в основном ельниками, в то время как зауральские — сосновыми, реже еловыми и елово-кедровыми. Если к западу от Урала в подзоне средней тайги господствуют еловые леса, а сосняки уступают им по площади, то к востоку от хребта наблюдается обратное соотношение: преобладают по площади сосняки, а еловые и елово-кедровые леса играют подчиненную роль. Для южной тайги Предуралья характерны пихтово-еловые леса, к бореальному флористическому комплексу которых примешиваются некоторые неморальные виды, а сосняки занимают меньшую площадь, в то время как в Зауралье сосняки выходят на первое место по площади, а темнохвойные еловопихтовые, пихтово-еловые и елово-пихтово-кедровые леса, не имеющие примеси неморальных видов, играют второстепенную роль в сложении

растительного покрова. В Зауралье на юге лесной зоны выражена подзона предлесостепных сосновых и березовых лесов. В Предуралье такой подзоны нет, но здесь к югу от бореально-лесной зоны располагается широколиственно-лесная с двумя подзонами: смешанных широколиственно-хвойных и широколиственных лесов. В целом можно заключить, что более мягкому и влажному климату Предуралья в рамках бореально-лесной зоны более соответствуют темнохвойные (преимущественно еловые), а южнее, в границах неморальной зоны — смешанные темнохвойно-широколиственные и широколиственные леса, в то время как более сухому, суровому и континентальному климату Зауралья на севере, в условиях вечной мерзлоты — лиственничные, южнее — сосновые, а еще южнее — сосновые и березовые.

Все подзоны бореально- и широколиственнолесной зон продолжаются в горах в виде аналогичных им элементов высотной дифференциации. Однако горные аналоги лесной растительности в соответствующих подзонах отличаются от равнинных зональных типов. В частности, в горах, в связи с лучшим дренажем, заболоченность территории слабо выражена или совсем отсутствует, поэтому здесь обычно выпадают крайние звенья экологического ряда заболачивания лесных ассоциаций (например, сфагновые ельники, ельники-долгомошники и т. п.); напротив, здесь хорошо представлены свойственные горным районам, но отсутствующие на равнинах лесные ассоциации, связанные с каменистым субстратом, например, кедровник каменистый (Горчаковский, 1956, 1959).

Лесостепная зона

В доагрикультурный период основной фон растительного покрова этой зоны составляли сообщества луговой степи, чередующиеся с участками лиственных лесов (небольшие лесные островки и колки). В лесостепи лески встречаются и на водоразделах. В настоящее время луговая степь почти полностью переведена в пахотные угодья. Лески сильно пострадали от вырубки и пожаров, многие из них полностью сведены, площадь остальных сильно сократилась. Под влиянием многократно повторяющихся рубок и выпаса скота древесные растения в колках нередко представлены молодыми угнетенными экземплярами, сильно искривленными и принимающими кустовидную форму.

В Предуралье на сохранившихся участках луговых степей основу травостоя слагает красочное лугово-лесное разнотравье, к которому, особенно на более сухих и лучше освещенных местах, примешиваются степные злаки Stipa Joannis, St. stenophylla и др.). Островки лесов здесь слагают дуб обыкновенный, липа мелколистная и береза бородавчатая, к ним иногда примешивается клен остролистный и ильм. В некоторых районах лесостепи спорадически встречаются отдельные экземпляры сосны.

В средней части бассейнов рек Юрюзани и Ая, уже в пределах Уральской горной страны, располагается довольно крупный, обособленный от соответствующей ему зоны и обрамленный лесными массивами лесостепной остров, получивший название Месягутовской лесостепи (Крашенинников и Васильев, 1949). Небольшие островки леса встречаются здесь на вершинах и склонах холмов и увалов, особенно вблизи речных долин, где рельеф более расчленен. Основные лесообразующие породы: дуб обыкновенный, сосна обыкновенная и береза бородавчатая; березняки имеют вторичное происхождение, они возникли на месте сведенных дубрав и сосняков. Безлесные участки на карбонатных горных породах покрыты луговыми, кустарниковыми и каменистыми степями. Местами, например, близ пос. Янган-Тау, дубравы на склонах к р. Юрюзани непосредственно контактируют с ковыльно-разнотравной степью. Лучше сохранилась растительность

каменистой степи, так как из-за маломощности почвы и крутизны склонов занятые ею местообитания обычно не пригодны для распашки.

К северу естественным продолжением Месягутовской лесостепи является Красноуфимская лесостепь, к которой тяготеют небольшие островки лесостепной растительности в районе г. Кунгура. Этот своеобразный остров лесостепной растительности, сильно измененной деятельностью человека. расположен в предгорьях Среднего Урала, главным образом в левобережной части бассейна р. Уфы, приблизительно от устья р. Арти до южной границы Свердловской области. Около г. Красноуфимска лесостепь вклинивается в правобережную часть бассейна Уфы в виде языка вдоль восточной окраины Сылвинского кряжа. Поверхность лесостепного острова относительно ровная. Это депрессия, образовавшаяся в палеозое и заполненная нижнепермскими отложениями. Но местами над равниной возвышаются длинные гряды или отдельные невысокие холмы, сложенные обычно известняками. Такие всхолмления представляют собой окраинные участки Уфимского плато, впоследствии отделенные от него эрозией. Лесостепной остров окружен гористой местностью, одетой горной темнохвойной тайгой с примесью широколиственных лесов — липовых, реже дубовых. Растительный покров Красноуфимской лесостепи представляет свое-

образную комбинацию лесных и степных растительных сообществ. На равнинных местах распространены березовые колки, в травяном покрове которых содержится примесь лугово-степных и степных растений. Значительная часть таких березняков вырублена, раскорчевана и превращена в пахотные угодья. Кое-где на месте вырубленных березняков, где не производилась пахота, сформировались остепненные луга; в составе их, наряду с типичными луговыми растениями, встречаются некоторые степные виды, например, василек русский (Centaurea ruthenica), лабазник шестилепестный (Filipendula hexapetala), ковыль Иоанна, вероника колосистая (Veronica incana) и др. Еловых и пихтовых лесов нет, но одиночно ель и пихта иногда встречаются на окраине лесостепного острова на увлажненных почвах. Лучше сохранилась естественная растительность на известняковых грядах и холмах, возвышающихся над равниной. Склоны их лишь в нижней части покрыты березовыми, иногда сосновыми лесами. В верхней части склонов и на вершинах встречаются степные растительные сообщества. Особенно сильно остепнены южные склоны холмов: кайма леса здесь уже, степные ассоциации, связанные с черноземными почвами, занимают большую площадь, насыщенность сообществ типично степными видами наиболее велика. Степная растительность на холмах состоит из типично степных растений — ксерофитов, к которым обычно примешиваются лугово-степные и лугово-лесные виды. Участки хорошо сохранившейся степной растительности на известняковых холмах около дер. Подгорной (Александровские сопки) между дер. Верхним и Нижним Бардымом и около дер. Бугалыша объявлены памятниками природы.

Территория Месягутовской и Красноуфимской лесостепи относительно понижена, а с запада к ним примыкают более повышенные участки — Уфимское плато и Сылвинский кряж. Эти небольшие поднятия перехватывают часть атмосферных осадков, в пределах же лесостепных островов осадков выпадает меньше. Меньшим количеством осадков в сочетании с карбонатностью грунтов и обусловлено наличие здесь лесостепных островов, окруженных лесными массивами. В последнее время обезлесенность Красноуфимской и Кунгурской лесостепи возросла в связи с сельскохозяйственным освоением земель 1.

¹ Это послужило поводом для отрицания лесостепной природы рассматриваемой территории (Красовский и Сергеева, 1932). Однако результаты флористических и геоботанических исследований последних лет убеждают в несостоятельности такого мнения.

Характерная черта лесостепи Зауралья — сильное распространение засоленных почв. Причина засоления кроется в геологических, а отчасти и в климатических условиях. В южной части Зауралья преобладают богатые солями третичные отложения. Они залегают близко к поверхности и перекрыты лишь тонким слоем более поздних отложений, обычно также обогащенных солями. Вследствие сравнительно малого количества атмосферных осадков, интенсивного испарения и недостаточного дренажа вымывание солей из поверхностных слоев коры выветривания происходит медленно. Засоленность почв, особенно ярко выраженная на территории Курганской, отчасти Челябинской и Свердловской (Буткинский, Каменск-Уральский районы) областей, естественно влияет и на характер растительности лесостепного Зауралья.

Заболоченность междуречий, столь типичная для лесной зоны Зауралья, свойственна, хотя и в меньшей степени, зауральской лесостепи. Травяные низинные болота и заболоченные луга располагаются в центральных, наименее дренированных частях обширных плоских междуречий, откуда обычно берут начало ручьи и мелкие речки.

В растительном покрове лесостепи лесные растительные сообщества — березовые и осиновые колки, сосновые боры — сочетаются с элементами северной степной растительности — луговой степью и остепненными лугами. Сосновые боры встречаются на песчаных и супесчаных наносах вдоль рек, а березовые и осиновые колки — в блюдцеобразных понижениях и западинках на суглинистых и глинистых почвах. Широколиственные деревья в лесостепи Зауралья отсутствуют, за исключением реликтового местонахождения липы на полуостровах оз. Медвежьего в Курганской области (Горчаковский, 1964).

На территории Челябинской и Курганской областей по окраинам многочисленных пресных и соленых озер хорошо выражена прибрежно-водная растительность. На глубокоструктурных солонцах распространены солонцеватые луга. В центре незасоленных понижений развиты кочковатые низинные (осоково-травяные) болота грунтово-водного питания. Иногда (особенно на севере зоны) встречаются гипновые болота и сфагновые торфяники с низкорослой сосной.

В горах аналогом равнинной лесостепи является горная лесостепь, развитая на предгорьях Южного Урала, в средней части и на низких уровнях северной части хребта Ирендык, в бассейне верхнего течения р. Сакмары и некоторых ее правых притоков, а также Месягутовско-Красноуфимский лесостепной остров. Ничтожные фрагменты горной лесостепи встречаются среди горных лесов и в других местах, например, на вершинах гор Сугомак и Егозинская близ г. Кыштыма (Сочава, 1945); они связаны, большей частью, с известняковым субстратом.

Степная зона

Для нее характерно отсутствие леса на плакорах, однако небольшие участки лесной растительности встречаются в более увлажненных местах — в долинках, по склонам оврагов и в поймах рек. Восточнее Уральского хребта состав деревьев-лесообразователей в степной зоне очень беден: береза бородавчатая и пушистая, осина, редко сосна обыкновенная, в долинах рек — осокорь (*Populus nigra*), ива белая (*Salix alba*); в Предуралье к ним добавляются широколиственные (дуб обыкновенный, клен остролистный, вяз). В целом лесистость ничтожна.

Собственно степная растительность, связанная с плодородными черноземными, а южнее с каштановыми почвами, почти нацело уничтожена в результате длительного земледельческого освоения территории.

Лишь кое-где случайно сохранились небольшие клочки целинной степи (более или менее измененной под влиянием выпаса скота), по которым можно судить о первоначальном характере естественной растительности этой территории.

В северной части степной зоны, приблизительно до широтного отрезка долины р. Урала на участке от г. Оренбурга до устья р. Губерли, на плакорных местоположениях в растительном покрове преобладают ассоциации разнотравно-дерновинно-злаковых степей (главным образом, разнотравно-ковыльных со Stipa Zalesskii и другими видами). Южнее, на междуречье Урал — Илек основу растительного покрова образуют дерновинно-злаковые степи, травяной покров их более разрежен, доминируют разные виды ковыля (Stipa Lessingiana, S. Korshinskyi, S. sareptana), типчак (Festuca supina), овсец пустынный (Avenastrum desertorum), в то время как позиция разнотравья ослаблена.

К югу от линии, соединяющей города Соль-Илецк и Орск, господство переходит к полынно-дерновинно-злаковым степям.

Более континентальный климат Зауралья и повышенное содержание воднорастворимых солей в поверхностных отложениях обусловливает широкое распространение здесь солонцеватых степей (с доминированием Festuca sulcata, Artemisia nitrosa и др.); они комплексируются с засоленными лугами и солончаками. Значительную роль в сложении растительного покрова здесь играют также типчаково-ковыльные, типчаковые и полынные степи.

Зональный тип степной растительности выражен на прилегающих к Уралу равнинах и на пенеплене восточного склона Южного Урала. Аналогичная этому типу горная растительность на Урале представлена слабо — лишь на самой южной оконечности горной страны (в южной части хребта Ирендык и на низких уровнях его средней части).

ВЫСОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА УРАЛА И ЕЕ ОСОБЕННОСТИ НА РАЗНЫХ ЗОНАЛЬНЫХ УЧАСТКАХ ХРЕБТА

Развивая и детализируя ранее предложенную схему поясности (Горчаковский, 1954а, 1955, 1956а), автор выделяет на Урале следующие пояса растительности, сменяющие друг друга при движении снизу вверх: а) горностепной; б) горнолесостепной; в) горнолесной; г) подгольцовый; д) горнотундровый; е) пояс холодных гольцовых пустынь.

Однако полный набор этих поясов можно видеть только на абстрактной, «идеальной» схеме высотной поясности (рис. 2), характеризующей вероятную вертикальную дифференциацию растительности в том случае, если бы высота гор на южном отрезке хребта значительно превышала их реальную высоту. Поскольку Уральские горы имеют значительную протяженность в меридиональном направлении, а высота их относительно невелика, на отдельных участках хребта выявляется более ограниченный набор высотных поясов (от двух до четырех). Этот набор во многом определяется положением участка хребта в общей системе ботанико-географической зональности, прослеживающейся на равнинах.

Горностепной пояс, аналогичный степной зоне равнин, можно проследить лишь на юго-восточных отрогах Уральского хребта (южная часть и нижние уровни средней части хребта Ирендык). Следующий за ним горнолесостепной пояс — аналог лесостепной зоны — представлен в средней части, а также на низких уровнях северной части хребта Ирендык, в верхней части бассейна р. Сакмары, по правобережью р. Большого Ика (приток Сакмары), в Месягутовско-Красноуфимском лесостепном острове и фрагментарно в ряде мест восточного склона Южного Урала (на север вплоть до сложенных известняками гор Егозинская и Сугомак).

Урал является областью господства лесов, преимущественно тайги; горнолесной пояс, аналогичный бореально-лесной зоне, одевает склоны хребта почти на всем его протяжении (от 52 до 66° с. ш.). Что касается высокогорных поясов (подгольцового, горнотундрового и пояса холодных гольцовых пустынь), то они прослеживаются в тех частях хребта, где имеются относительно крупные горные вершины, возвышающиеся над верхним пределом лесов.

В ранее опубликованных работах (Горчаковский, 1954, 1960) мы подчеркивали, что положение верхней границы леса в горах Урала сильно

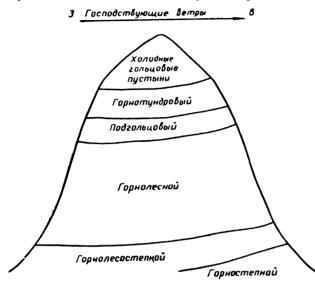


Рис. 2. Обобщенная «идеальная» схема вертикальной поясности растительности в горах Урала.

варьирует в зависимости от географической широты местности, крутизны экспозиции склонов. массивности гор и других условий. При движении к югу верхний предел леса (включая и подгольцовые редкостойные леса) заметно повышается. Например, на хребте Сабля (Приполярный Урал) верхняя граница леса проходит в среднем на высоте 500 м, на Денежкином Камне (Северный Урал) — на высоте 900 м и на горе Яман-Тау (Южный Урал) — на высоте 1250 м над ур. м. Градиент повышения верхнего предела лесов наиболее

велик в северной части Урала (в среднем около $100 \, \text{м}$, а местами до $150 \, \text{м}$ на 1° широты), но к югу от Косьвинского Камня это повышение замедляется, а на отдельных участках даже совсем приостанавливается, так как многие вершины гор далее к югу не достигают линии возможного климатически обусловленного предела лесов.

На небольших одиночных горах верхняя граница леса проходит ниже, чем на крупных горных массивах, где имеются защищенные от ветров, глубоко врезанные речные долины — по ним языки леса взбираются на большую высоту. Западная часть хребта более подвержена действию ветров и богаче атмосферными осадками; здесь накапливается больше снега, замедленное таяние которого вызывает сокращение вегетационного периода. Поэтому на западном макросклоне Урала граница леса понижена по сравнению с восточным. Значительно снижен верхний предел леса на очень крутых склонах, где интенсивно проявляется эрозия.

Для подгольцового пояса характерно интенсивное снегонакопление как за счет обильных осадков, так и за счет перевевания снега ветром с безлесных гольцовых вершин (Горчаковский, 1955а, 1959а). Накапливающаяся здесь мощная снежная толща тает медленно, что вызывает сокращение вегетационного периода. Обильное увлажнение талыми и дождевыми водами, дополнительный приток влаги из лежащих выше высокогорных поясов в сочетании с сокращенным вегетационным периодом ослабляет в этом поясе позицию леса и благоприятствует развитию мезофильно-луговой растительности, успешно с ним конкурирующей.

При движении к югу вдоль Уральского хребта подгольцовый пояс, основу растительности которого образуют низкорослые редкостойные лески в комплексе с мезофильными лугами, появляется впервые в южной части Полярного Урала и прослеживается вплоть до Южного Урала. В южной половине Полярного, на Приполярном и в большей части Северного Урала этот пояс пространственно хорошо выражен, окаймляя на соответствующих уровнях все достаточно высокие горные вершины. На Среднем и Южном Урале он выявляется фрагментарно, на самых высоких горах.

Подгольцовый пояс можно рассматривать лишь как очень отдаленный аналог равнинной лесотундры. С лесотундрой его сближает редкостойность лесов, низкорослость деревьев, иногда искривленность их стволов, общность некоторых характерных жизненных форм растений. Некоторое сходство подгольцовых лесков с лесотундрой по видовому составу лесообразователей наблюдается лишь в северной части Уральского хребта, где они сложены березой извилистой, лиственницей Сукачева, лиственницей сибирской и елью сибирской. Южнее состав лесообразователей обогащается видами, отсутствующими в лесотундре прилегающих к Уралу равнин — кедром сибирским и пихтой сибирской. Затем лиственница Сукачева, кедр сибирский и береза извилистая выпадают из состава древостоев, а на верхнем пределе остается лишь ель сибирская с примесью пихты сибирской. Еще южнее, на западном склоне самой южной части хребта, господство в подгольцовых лесках переходит к дубу обыкновенному, экология которого несовместима с представлением о лесотундре.

По составу нелесных элементов растительного покрова подгольцовый пояс еще более отличен от равнинной лесотундры. В этом поясе нет или почти нет болот, столь характерных для лесотундры равнин. Тундровый элемент растительности в нем в сущности не представлен. Лишь в самых северных районах в редкостойных подгольцовых лесах еще велика роль мхов и лишайников, образующих выраженный ярус, а в травяно-кустарничковом покрове к бореально-лесным растениям примешиваются гипоарктические и аркто-высокогорные виды. Несколько южнее гипоарктический и аркто-высокогорный элементы уже нацело выпадают из состава флоры подгольцовых лесов. К югу постепенно возрастает роль лугово-лесных и луговых растений за счет оттеснения таежных кустарничков и трав. а также мхов и лишайников. Продвигаясь к югу, можно проследить, как в подгольцовых лесах исчезает выраженный ярус мхов и лишайников и происходит перестройка травяно-кустарничкового яруса. Вначале таежные травы и кустарнички вместе со связанными с ними клочками мохового покрова еще удерживаются в сообществах под сенью древесных куртин и отдельных деревьев, но затем они полностью оттесняются лугово-лесными травами, среди которых много высокорослых видов, образующих так называемое высокотравье. Мезофильно-луговой элемент растительности в этом поясе успешно конкурирует с лесным, чем и объясняется тот факт. что среди большинства типов редкостойных подгольцовых лесов встречаются луговые поляны. К югу постепенно уменьшается процент криофитов и возрастает мезофитизация растительности подгольцового пояса. Заключительное звено этой цепи пространственных смен растительности дубовые редкостойные лески в комплексе с мезофильными лугами1.

¹ Нельзя согласиться с предложением В. С. Говорухина (1960) называть подгольцовый пояс горной лесотундрой. Автор упускает из виду изменения растительности подгольцового пояса с севера на юг, повсюду, вплоть до Южного Урала, квалифицируя ее как «луго-лесотундровую зону» с преобладанием березовых криволесий. Он преувеличивает роль березовых криволесий на восточном макросклоне, игнорируя известный факт, что в северной части хребта в подгольцовом поясе к востоку от водораздела преобладают лиственничные редколесья, а в южной части — парковые пихтово-еловые леса.

Горнотундровый пояс появляется впервые на самой северной оконечности Уральского хребта, к югу его нижняя граница закономерно повышается. На Полярном и Приполярном Урале он тянется сплошной полосой, но уже на Северном распадается на ряд островов, связанных с более крупными горными вершинами. На Среднем Урале — наиболее пониженной части хребта — встречаются лишь ничтожные фрагменты этого пояса. На Южном Урале он выражен несколько лучше, однако также фрагментарно; здесь господствуют уже не лишайниковые, мохово-кустарничковые и кустарниковые (ерниковые) тундры, свойственные северным районам, а травяно-моховые.

Выше пояса горных тундр простираются обширные поля каменных россыпей и скалистых останцев с очень скудным разреженным растительным покровом. Климатические условия здесь наиболее суровы, вегетационный период сильно сокращен, режим увлажнения неустойчив. Зимой снежный покров со скалистых шапок гор сдувается ветром в лежащие ниже пояса, особенно в подгольцовый, за исключением отрицательных форм рельефа в защищенных от ветра местах, где формируются снежники. Глыбы пироксенита, габбро, дунита, кварцита, перидотита и других горных пород представляют собой крупнообломочный материал в первоначальных стадиях его разрушения в процессе морозного выветривания. В большинстве случаев каменные глыбы имеют диаметр от 0,5 до 2 м, грани их остры. Сформировавшейся почвы здесь нет, но между глыбами и кое-где в расщелинах скапливается небольшое количество мелкозема. На поверхности каменных глыб пестрый узор образуют лишайники — накипные (Rhizocarpon geographicum, R. chionophilum, R. viridiatrum, R. concretum, Lecidea flavocoerulescens, L. cyanea, Pertusaria stalactizoides, Lecanora polytropa, L. cupreo-atra, L. badia, Haematomma ventosum и др.), листоватые (Umbilicaria pennsylvanica, U. pustulata, Gyrophora proboscidea, G. deusta, Parmelia saxatilis, P. molliuscula, P. centrifuga, P. omphalodes, Nephroma articum, Peltigera malacea и др.), а иногда и кустистые (Stereocaulon paschale, S. alpinum, Alectoria ochroleuca, Bryopogon nitidulum, Sphaerophorus fragilis, S. globosus, Cetraria nivalis и др.). Встречаются также некоторые виды мхов, особенно Rhacomitrium lanuginosum, R. microcarpum, виды Grimmia.

В расшелинах между каменными глыбами ютятся немногочисленные виды папоротников (Cystopteris fragilis, Dryopteris fragrans и др.) и цветковых растений (Gypsophila uralensis, Calamagrostis lapponica, Cardamine bellidifolia и др.). Синузии лишайников и мхов неустойчивы и довольно быстро сменяют друг друга по мере разрушения каменных глыб, слущивания поверхностного слоя выветривающейся горной породы. Что касается сосудистых растений, то участки, где они могут произрастать, очень невелики и удалены друг от друга; как надземная, так и подземная сомкнутость ничтожна, ярусность не выражена. Сосудистые растения обитают в этих условиях одиночно или очень небольшими группами, поэтому здесь еще нет устойчивых, сложившихся растительных сообществ. ные взаимоотношения сосудистых растений сведены к минимуму, борьба за существование проявляется в основном в форме борьбы с неблагоприятными условиями внешней среды, растения занимают «экологические ниши», возникающие в ходе разрушения крупноглыбового материала. Средообразующее воздействие растительных сообществ еще очень мало:

В прежних своих работах, главным образом на основании результатов исследований, проведенных на Северном, Среднем и Южном Урале, я объединял эту каменистую область вместе с горнотундровой, называя ее гольцовым поясом. Однако наши последующие экспедиционные исследования в наиболее повышенных северных районах Уральского хребта (в централь-

ной части Приполярного Урала в районе гор Народная, Манарага, Коло-кольня и др.), где ландшафт почти бесплодных каменистых гольцов особенно четко выражен и более ясно отграничен от горнотундрового, убедили меня в целесообразности вычленения в горах Урала самостоятельного пояса холодных гольцовых пустынь. Этому способствовали, кроме того, новые данные о гольцах ряда других районов северной Евразии, особенно Якутии (Куваев, 1961), и работы последних лет, более полно раскрывающие физикогеографические условия и растительный мир арктических (полярных) пустынь (Александрова, 1950, 1957), выделенных в качестве зонального подразделения еще Б. Н. Городковым (1938, 1952).

Пояс холодных гольцовых пустынь аналогичен зоне арктических пустынь, занимающей участки островной суши Северного Ледовитого океана (северная часть северного о-ва Новой Земли, Северная Земля, Земля Франца-Иосифа, о-в Беннета и др.). Территориально пояс холодных гольцовых пустынь наиболее четко выражен на Полярном и Приполярном Урале, где он тянется в виде сплошной полосы по самой приподнятой части хребта. На Северном Урале этот пояс распадается на ряд островов, связанных с более высокими горными вершинами, разобщенными друг от друга лесистыми долинами. На Южном Урале можно обнаружить лишь некоторое подобие холодных гольцовых пустынь в верхней части гор с остроконечными или гребнеобразными вершинами (вершина Круглица на хребте Таганай, верхняя часть гребня Зигальга), в то время как на плосковершинных горах (Иремель, Яман-Тау) горные тундры заходят на самые высокие их уровни. Видимо, на Южном Урале следы былого присутствия пояса холодных гольцовых пустынь сохранились как реликт эпохи максимального плейстоценового оледенения, когда на гольцах Южного Урала морозное выветривание было более интенсивным, а на некоторых более высоких горах (в том числе Таганае и Зигальге — Каменский, 1957; Колоколов и Львов, 1945) существовали миниатюрные леднички. В послеледниковое время, в связи с изменением климата в сторону потепления и смягчения, предел лесов повысился и облесились многие нагорные террасы. Площадь безлесных вершин сократилась, и многие из них оказались изолированными, а поэтому в большей степени подверженными влиянию климата горнолесного пояса. Горные травяно-моховые тундры внедрились в пояс холодных гольцовых пустынь, заняв все пригодные для них местоположения. По расшелинам скал в область каменных россыпей, даже на самых высоких их уровнях, внедрялись глубоко лесные виды: Trientalis europaea, папоротники Dryopteris Linnaeana, D. phegopteris.

Нужно иметь в виду, что каменные россыпи не связаны исключительно с поясом холодных гольцовых пустынь. Они встречаются на крутых склонах в горнотундровом поясе, являясь ранним этапом сукцессий свойственной этому поясу растительности, а кроме того в подгольцовом и даже в горнолесном поясах. Поэтому было бы неверно любую каменную россыпь относить к поясу холодных каменных пустынь; к этому поясу относятся лишь гольцы, возвышающиеся над общим уровнем распространения горных тундр с сомкнутым растительным покровом (лишайниковые, моховые и т. п.). где климат суровый и жесткий, с сильно сокращенным вегетационным периодом.

Растительность Уральского хребта на отдельных его отрезках несет определенный зональный отпечаток. Зональные связи особенно ясно, как это уже упоминалось выше, прослеживаются на предгорьях и низких уровнях гор, растительность которых во многом сходна с растительностью прилегающих равнин. В то же время, в своей относительно повышенной части Урал характеризуется более суровым и влажным климатом, что обусловливает значительное продвижение по горным вершинам и склогам на юг

таких элементов растительного покрова, аналоги которых на прилегающих равнинах встречаются лишь многими сотнями километров к югу. Кроме того, Урал играет роль своеобразного климатического барьера для атлантических воздушных масс, идущих с запада. Поэтому его западный склон отличается более влажным и мягким климатом по сравнению с восточным, относительно сухим и континентальным. Это определяет различие растительности западного и восточного хребтов, прослеживающееся более или менее резко на всех его зональных участках¹.

Для того, чтобы выяснить основные закономерности вертикальной дифференциации растительного покрова на Урале, следует проанализировать продольные профили, характеризующие распределение растительных поясов на западном и восточном макросклонах Уральского хребта (рис. 3), а также схемы, показывающие особенности поясности на отдельных его участках, различных по зональному положению (см. рис. 4—9).

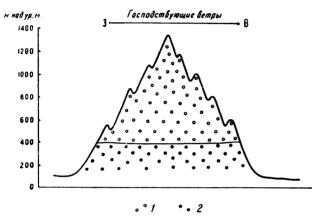


Рис. 4. Поясность растительности в тундровой зоне. 1 — холодные гольцовые пустыни; 2 — горные тундры.

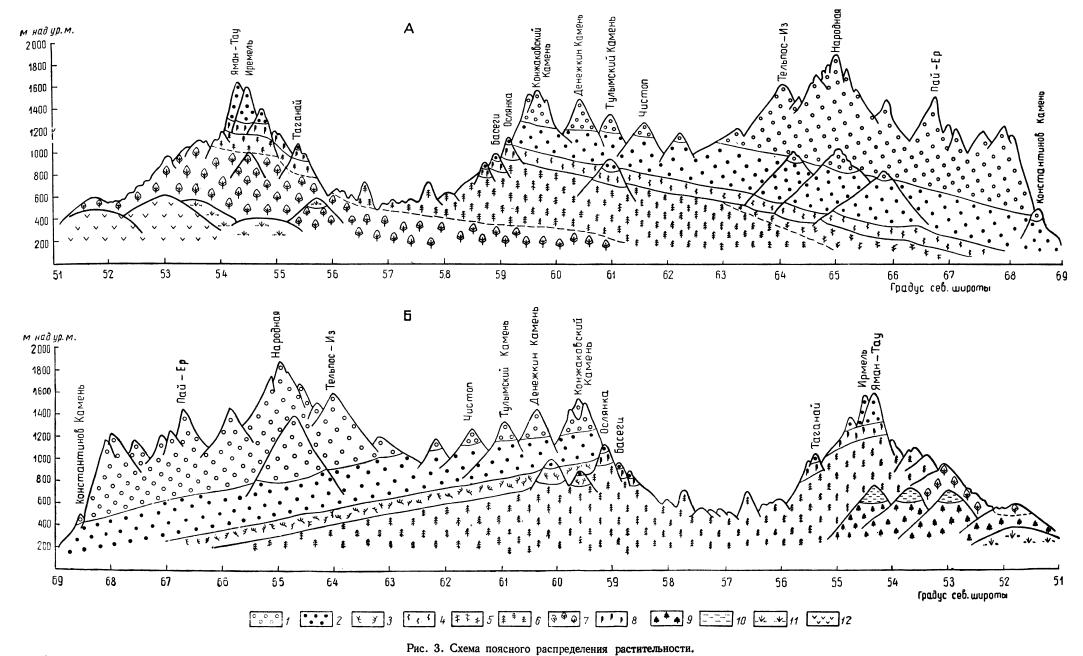
1. Поясность растительности в тундровой зоне (северная часть Полярного Ура-Самый ла). северный отрезок Полярного Урала, располагающийся за северным полярным кругом, простирается на юг до перевала между река-Харутой (бассейн Усы) и Хара-Маталоу (бассейн р. Соби). На этом участке Урал расчленен эрозией ряд хребтов и горных массивов. Средняя высо-

та гор 600—800 м над ур. м., но отдельные вершины значительно больше (Оченырд — 1373 м, Хуута-Саурей — 1356 м, Ханмей — 1324 м над ур. м.). Здесь хорошо сохранились следы древнего оледенения, а также имеется довольно много небольших современных ледников — ледник МГУ, ледник Института географии, ледник Щучий, ледник Обручева и др. (Долгушин, 1960).

Западный склон этого отрезка Уральского хребта, более заболоченный и с более сильно развитой вечной мерзлотой, совершенно безлесен. Восточный склон, более сухой и каменистый, где мерзлота выражена слабее, тоже почти безлесен, но местами (например, в верховьях рек Байдараты и Щучьей) в нижней части гор встречаются небольшие участки лиственничного редколесья.

Растительность нижних уровней гор заполярной части Урала (до 400—500 м над ур. м.) представлена в основном горными тундрами, сливающимися у подножия с тундрой прилегающих равнин. В горнотундровом поясе распространен комплекс каменистых, лишайниковых, пятнистых и кустарниково-моховых тундр. На западном склоне хребта заметно преобладание тундр с развитым моховым покровом (пятнистые, кустарниково-мо-

¹ Если на южных горах, например, в протянуршемся в широтном направлении Тянь-Шане (Быков, 1954), резко выступают различия растительности южных и северных склонов, то на севере, особенно на таком меридионально ориентированном хребте, как Урал, стоящем на пути влажных воздушных масс с запада, более существенны различия в растительности западного и восточного макросклонов.



А — восточный п Б — западный склоны Уральских гор. 1 — холодные гольцовые пустыни; 2 — горные тундры; 3 — березовые криволесья в комплексе с луговыми полянами; 4 — подгольцовые лиственничные редколесья; 5 — горные лиственничные леса предлесотундрового типа; 6 — горные еловые леса; 7 — горные сосновые леса; 8 — подгольцовые парковые пихтово-еловые леса в комплексе с луговыми полянами; 9 — горные широколиственные (дубовые, липовые, кленовые) леса; 10 — подгольцовые дубовые криволесья в комплексе с луговыми полянами; 11 — горная лесостепь; 12 — горная степь.

ховые), тогда как на восточном склоне большую площадь занимают лишайниковые тундры. Выше 400—500 м над ур. м. располагается пояс холодных гольцовых пустынь (рис. 4), в нем широко распространены каменные россыпи и скалистые останцы, покрытые скудной растительностью, пре-имущественно из мхов и лишайников.

2. Поясность растительности в зоне лесотундры и в подзоне редкостойных предлесотундровых лесов (Приполярный Урал и южная часть Полярного Урала). На своем южном отрезке (южнее перевала между реками Харутой и Хара-Маталоу) Полярный Урал сравнительно сужен, склоны его сильно изрезаны древним оледенением и речной эрозией, гребни хребта острые, скалистые. Часто встречаются кары с озерами

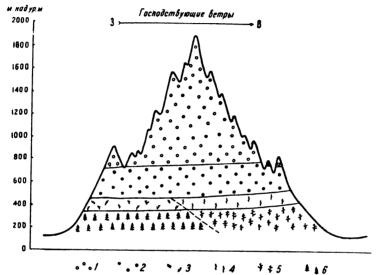


Рис. 5. Поясность растительности в зоне лесотундры и в подзоне редкостойных предлесотундровых лесов.

1 — холодные гольцовые пустыни; 2 — горные тундры; 3 — березовые криволесья в комплексе с луговыми полянами; 4 — подгольцовые лиственничные редколесья; 6 — горные лиственничные леса предлесотундрового типа; 6 — горные еловые леса предлесотундрового типа.

в них. По высоте на этом участке выделяется гора Пай-Ер (1499 м). Южнее истоков р. Хулги, где начинается Приполярный Урал, хребет сильно расширяется. Приполярный Урал — самая повышенная часть хребта. Здесь сосредоточены крупнейшие на Урале горы: Народная (1894 м), Манарага (1820 м), Колокольня (1721 м), имеется также много других сравнительно крупных гор, достигающих высоты 1000—1400 м над ур. м. Рельеф в высокогорьях резко рассеченный: горы увенчаны острыми гребнями, склоны круты, долины глубоко врезаны. Отчетливо видны свежие следы ледниковой деятельности — кары с каровыми озерами, троги, моренные отложения. Есть и современные миниатюрные леднички: ледник Гофмана, ледник Воейкова, ледник Рихтера, ледник Манарага, ледник Манси, ледник Юрга и др. (Долгушин, 1960).

На характеризуемом здесь отрезке хребта в нижней части горных склонов в виде узкой полосы простирается горнолесной пояс (рис. 5). К западу от водораздела в нем преобладают довольно разреженные горные темно-хвойные леса из ели, к которой в более южных районах иногда примешивается пихта сибирская, а к востоку на первый план выступают горные

лиственничники¹. Эти леса аналогичны редкостойным предлесотундровым лесам равнин; на западном склоне хребта они близки по составу к равнинному типу еловых лесов, распространенных в Предуралье, а на восточном — к зауральским предлесотундровым лиственничным лесам.

Выше располагается подгольцовый пояс, в котором распространены низкорослые редкостойные леса — лиственничные редколесья, березовые криволесья (из Betula tortuosa) и реже — пихтово-еловые парковые леса. Хотя они распределены довольно пестро, в целом для западного макросклона с его более мягким климатом характерны березовые криволесья, а для восточного, более континентального — лиственничные редколесья. Близ верхней границы подгольцовых лесов, на крутых склонах глубоко врезанных долин горных рек (главным образом в северных районах) встречаются заросли ольхи кустарниковой. Верхняя граница подгольцового пояса примерно совпадает с пределом таких редкостойных и низкорослых лесов. На южном отрезке Полярного Урала граница редкостойных лесов повышается от 100—200 м на севере до 300—400 м на юге, причем леса поднимаются выше в горы на восточном склоне хребта. На Приполярном Урале усредненная линия верхнего предела лесов повышается от 400 м близ его северной окраины до 600 м на южной. В связи с резкой рассеченностью рельефа положение верхней границы леса на юге Полярного Урала и особенно на Полярном Урале сильно изменчиво: по глубоким долинам она поднимается довольно высоко, но резко снижается на крутых склонах с каменными россыпями. Климатически обусловленного предела лес достигает лишь в немногих местах — в глубоких долинах, обогащенных мелкоземом.

В подгольцовом поясе, главным образом к западу от главного водораздела, довольно широко распространены мезофильные луга, более или менее крупные участки которых чередуются с низкорослыми разреженными лесами.

Большая часть территории Приполярного Урала и примыкающего к нему южного отрезка Полярного Урала совершенно безлесна и относится к гольцам. Горнотундровый пояс, примыкающий сверху к подгольцовому, простирается до 600—700 м над ур. м. в южной половине Приполярного Урала и до 800—900 м на Приполярном Урале. Горные тундры представлены главным образом каменистыми, реже лишайниковыми, а на более ровных местах — моховыми. Обилие летующих снежников в горах, не говоря уже о ледниках, обусловливает пышный расцвет околоснежных лужаек, располагающихся неподалеку от кромки тающего снега по берегам ручейков, вытекающих из снежников. Выше пояса горных тундр простираются холодные гольцовые пустыни.

3. Поясность растительности в подзонах северной и средней тайги (Северный Урал). Эта часть хребта довольно высока: в центральной полосе и на предгорных грядах горы имеют в среднем высоту 800—1000 м над ур. м. Но отдельные горы значительно выше, из них самые крупные — Тельпос-Из (1617 м), Денежкин Камень (1492 м), Конжаковский Камень (1569 м). Для высокогорий Северного Урала по сравнению с Приполярным характерна большая выравненность, сглаженность рельефа (вследствие морозного выветривания и солифлюкции). В гольцовой части гор отчетливо выражен ступенчатый рельеф с плоскими, почти горизонтальными нагорными террасами: плоскую поверхность имеют также седловины, а на некоторых горах и вершины. Однако вершины наиболее крупных гор, сложенные трудноразрушаемыми

¹ При движении на юг вдоль Уральского хребта на восточном макросклоне леса появляются значительно раньше, чем на западном.

горными породами, обычно имеют вид скалистых останцев, острых пиков или гребней.

Большая часть горной территории на этом участке лесиста. Для горнолесного пояса (рис. 6) наиболее характерна темнохвойная тайга, в которой обычно преобладает ель сибирская, реже пихта сибирская и кедр сибирский. Нередки березняки (преимущественно из пушистой березы), возникшие на месте темнохвойной тайги после рубок или пожаров. В предгорьях восточного склона встречаются также сосновые леса. Хотя на прилегающих к этому отрезку Урала равнинах распространены леса как северотаежного, так и среднетаежного типа, горная тайга на всем протяжении Северного Урала, вплоть до района горы Конжаковский Камень на юге, сохраняет северотаежный облик.

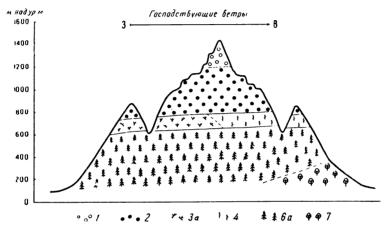


Рис. 6. Поясность растительности в подзонах северной и средней тайги.

1 — холодные гольцовые пустыни; 2 — горные тундры; 3a — березовые криволесья в комплексе с парковыми пихтово-еловыми лесами и луговыми полянами; 4 — подгольцовые лиственничные редколесья; 6a — горные кедрово-пихтовоеловые северотаежные леса; 7 — горные сосновые северотаежные леса.

Низкорослые леса подгольцового пояса на Северном Урале довольно разнообразны по составу образующих их видов деревьев. Преобладающие формации — лиственничные редколесья, особенно характерные для восточного склона, и березовые криволесья, чаще встречающиеся к западу от водораздельной полосы. Местами, особенно западнее водораздельной линии, на верхний предел выходят пихтово-еловые парковые леса и пихтачи, а на крупных каменистых склонах — кедровники. Линия верхней границы леса повышается на этом отрезке хребта с 600 м над ур. м. близ его северной окраины до 900 м в его южной части.

К западу от водораздела (Тулымский Камень, Чувальский Камень, Кваркуш и др.) в подгольцовом поясе довольно значительную площадь занимают мезофильные луга, вкрапленные среди редколесий и криволесий.

Безлесные гольцы тянутся сплошной полосой вдоль водораздела и западной предгорной гряды от Тельпос-Иза и Сумах-Ньера до горы Маньхамбо. Затем, прервавшись на лесистом водоразделе между реками Няысь и Ук-Ю, притоком Илыча, гольцы простираются без значительных перерывов по водоразделу, начиная от хребта Яны-Квот-Ньер до хребта Хоза-Тумп. Южнее имеются лишь обособленные гольцовые вершины, располагающиеся как в водораздельной части, так и на предгорных грядах — западной (Кваркуш) и восточной (Денежкин Камень, Конжаковский Камень); межгорные же понижения покрыты лесом.

Горнотундровый пояс простирается до высоты $1100-1200\ m$ над ур. м., в нем преобладают каменистые, моховые, пятнистые и травяно-моховые тундры, встречаются также долинные лужайки около снеговых ручейков. Вершины, превышающие этот уровень, относятся уже к поясу холодных гольцовых пустынь.

4. Поясность растительности в подзонах южной тайги, березово-сосновых лесовисмешанных хвойно-широколиственных лесов (Средний Урал). Эта часть хребта относительно понижена. Горы здесь невысокие, в среднем 500—600 м, обычно доверху облесенные, но некоторые, более крупные (Ослянка—1122 м,

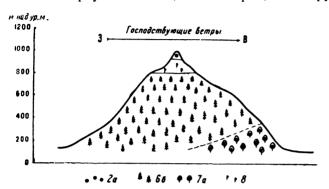


Рис. 7. Поясность растительности в подзонах южной тайги, предлесостепных березово-сосновых и смешанных широколиственно-хвойных лесов.

2a — скалистые останцы и каменные россыпи с фрагментами горных тундр; 66 — пухтово-еловые (иногда с примесью липы) средне- и южнотаежные леса; 7a — горные сосновые средне- и южнотаежные леса; 8 — подгольцовые парковые пихтово-еловые леса в комплексе с луговыми полянами.

Лялинский Камень — 851 м. Басеги — 993 м. Качканар — 883 м и др.) поднимаются выше границы леса. Безлесные вершины, затерянные среди моря находятся лесов, значительной степени (из-за своих небольших размеров) под климатическим воз-**Действием** лежащего ниже горнолесного пояса и отличаются более смягченным климатом по сравнению с крупными гольцами севера.

В горнолесном по-

ясе (рис. 7) господствуют среднетаежные, а в южных районах и на более низких уровнях — южнотаежные темнохвойные леса: пихтово-еловые, реже елово-пихтовые (иногда с примесью липы и некоторых травянистых растений — спутников широколиственного леса). Местами встречаются березовые леса, производные от темнохвойной тайги. К востоку от водораздела в темнохвойную тайгу вкраплены более или менее крупные массивы горных сосняков южнотаежного типа.

Подгольцовый пояс выражен лишь в верхней части более крупных гор. Леса на верхнем пределе, близ скалистых вершин, разреженные, паркового характера, преимущественно еловые, реже елово-пихтовые. Здесь нет ни лиственничных редколесий, ни березовых криволесий, столь характерных для более северных районов. Отсутствуют также и подгольцовые кедровники, хотя отдельные экземпляры лиственницы Сукачева, березы извилистой и кедра сибирского в подгольцовом поясе иногда встречаются.

Верхняя граница леса на большинстве относительно крупных гор Среднего Урала не климатическая, а эдафическая, она сильно снижена (обычно до 800—850 м над ур. м.) из-за отсутствия мелкозема на скалистых вершинах гор.

В парковых подгольцовых лесах сильно развит травяной покров из высоких трав. Местами такие редкостойные леса прерываются более или менее крупными луговыми полянами. Площадь гольцов незначительна. Гольцы представлены скалистыми останцами и каменными россыпями с фрагментами горнотундровой растительности; пояс холодных гольцовых пустынь здесь не выявляется.

5. Поясность растительности в подзоне широколиственных лесов и лесостепной зоне (северная и центральная часть Южного Урала). Южнее сравнительно пониженного среднего отрезка Уральские горы вновь достигают значительных размеров. В северной, а особенно в центральной части Южного Урала многие горы превышают 1000 м. Однако географическое положение этой части Уральского хребта определяет здесь более высокий уровень верхней границы леса, поэтому гольцы хорошо выражены лишь на вершинах наиболее крупных гор и хребтов, например, на Яман-Тау (1638 м), Иремели (1586 м), Зигальге (1425 м), Таганае (1177 м) и др.

Горная растительность здесь довольно разнообразна (рис. 8). На нижних уровнях западного склона хребта (до 600—700 м) произрастают широколиственные (липовые и дубовые) леса, сменяющиеся выше горной темнохвойной (пихтово-еловой, реже елово-пихтовой) тайгой с примесью широколиственных деревьев и их травянистых спутников. Верхний предел

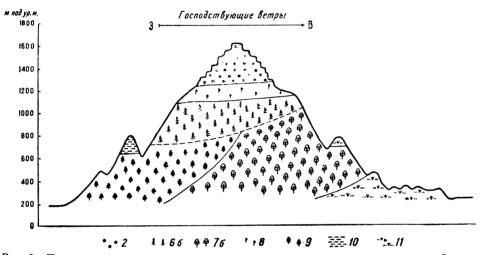


Рис. 8. Поясность растительности в подзоне широколиственных лесов и лесостепной зоне, z — горные тундры; 66 — горные пихтово-ело́вые леса с примесью широколиственных деревьев и их травянистых спутников; 76 — горные сосновые и производные от них березовые остепненные леса; 8 — подгольцовые парковые пихтово-елобые леса в комплексе с луговыми полянами; 9 — горные широколиственные (дубовые, липовые, кленовые) леса; 10 — подгольцовые дубовые криволесья в комплексе с луговыми полянами; 11 — горная лесостепь.

горнолесного пояса в наиболее повышенной части Южного Урала совпадает с изогипсами 1000—1100 м. Предгорья восточного склона, по строению поверхности представляющие собой пенеплен, заняты лесостепью, которая выше сменяется горными сосновыми (с примесью лиственницы Сукачева) и производными от них березовыми лесами. Во флоре этих сосняков и березняков содержится примесь степных видов. В наиболее повышенной части хребта на восточном макросклоне выше полосы горных сосновых лесов выражена узкая, выклинивающаяся к югу и востоку, полоса горной темнохвойной тайги.

Верхняя граница леса в центральной, наиболее повышенной части Южного Урала образована главным образом еловыми и пихтово-еловыми редкостойными лесами паркового типа с сильно развитым травяным покровом. Березовые криволесья встречаются лишь небольшими островками на склонах наиболее высоких гор, они связаны с местами, более подверженными действию ветров. Лиственница Сукачева в подгольцовом поясе встречается крайне редко, отдельными экземплярами, не выступая в роли лесообра-

зователя; кедр сибирский совершенно отсутствует. Более благоприятный термический режим, обилие осадков и повышенная влажность воздуха в подгольцовом поясе, как и в примыкающей к нему верхней части горнолесного пояса, способствуют здесь пышному развитию травянистой растительности. Травяной покров в высокогорных лесах мощно развит, участки леса чередуются с более или менее крупными луговыми полянами. Линия верхнего предела лесов повышается от 1000 м на северной окраине Южного Урала в районе хребта Таганай до 1250 м в районе горы Яман-Тау. Однако на некоторых менее высоких горах граница леса снижена или из-за отсутствия развитой почвы на каменистых вершинах, или вследствие интенсивного снегонакопления на вершинах, приводящего к сокращению вегетационного периода. В увалисто-холмистой полосе западного склона, где господствуют широколиственные леса, на вершинах гор, превышающих 650— 750 м над ур. м., выражен подгольцовый пояс, растительность которого представлена дубовыми криволесьями в комплексе с полянами высокотравных мезофильных лугов (Горчаковский, 1962).

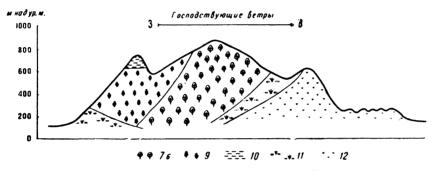


Рис. 9. Поясность растительности в степной зоне.

76— горные сосновые и производные от них березовые остепненные леса; 9— горные широколиственные (дубовые, липовые, кленовые) леса; 10— подгольцовые дубовые криволесья в комплексе с луговыми полянами; 11— горная лесостепь; 12— горная степь.

Гольцы сосредоточены, в основном, в центральной части Южного Урала. Для них характерна большая выравненность поверхности. Многие крупные горы (Иремель, Яман-Тау) имеют столовые плоские вершины, над которыми возвышаются лишь небольшие скалистые останцы. Узкие хребты, сильно разрушаемые эрозией (например, Зигальга, Нары), увенчаны острыми скалистыми гребнями, но и на них отдельные вершины заканчиваются плоскими, более или менее обширными площадками. Ступенчатость рельефа здесь выражена резко, склоны отчетливо террасированы. Для горнотундрового пояса наиболее характерны травяно-моховые тундры.

6. Поясность растительности в степной зоне (южная часть Южного Урала). Горный хребет на этом участке значительно снижен, вершины гор имеют более плавные очертания. В водораздельной части (хребет Урал-Тау) отдельные вершины достигают высоты 650—1000 м над ур. м., вершины отрогов, располагающихся западнее или восточнее водораздела, лишь немного уступают им.

Западный макросклон, получающий больше атмосферных осадков, покрыт у подножия горной лесостепью, затем до высоты 600—700 м над ур. м. идут горные широколиственные леса — дубовые, кленовые, липовые, реже ильмовые (рис. 9). На отдельных вершинах западного макросклона, превышающих этот уровень, распространены низкорослые кривоствольные дубовые леса (дубовое криволесье) в комплексе с полянами мезофильных лугов; в условиях маломощных каменистых почв на известняках дуб обыкновенный иногда принимает форму распростертого кустарника. На восточ-

ном, более сухом макросклоне границы поясов с растительностью ксерофитного типа (степной и лесостепной) значительно приподняты по сравнению с западным макросклоном. Горная степь (это, например, хорошо видно в южной части хребта Ирендык) поднимается в среднем до 600 м над ур.м. Выше в виде узкой полосы простирается горная лесостепь; местами она, вследствие инверсии, вызванной неравномерным распределением влаги, по долинкам спускается в горностепной пояс. Центральная, водораздельная часть Южного Урала на этом зональном отрезке покрыта горными сосновыми (с примесью лиственницы Сукачева) и производными от них березовыми лесами с остепненным травяным покровом.

основные выводы

Высотную поясность растительности в горах следует рассматривать как проявление зональной дифференциации растительного покрова в условиях горных стран, где она осложнена и изменена вследствие воздействия горных поднятий на распределение воздушных масс и климат местности.

Между высотными поясами растительности и горизонтальными зонами (или подзонами) существует некоторая аналогия. Например, горные тундры по ряду признаков близки к зональным тундрам равнин, горная темнохвойная тайга — к равнинной темнохвойной тайге. Однако по комплексу других признаков (пространственная выраженность и соотношение отдельных типов растительных сообществ, их структура и продуктивность, запасы и условия эксплуатации растительных ресурсов) между этими подразделениями наблюдаются очень существенные различия. В целом они настолько велики, что при ботанико-географическом делении территорий единицы поясной дифференциации растительного покрова не только нельзя включать в состав соответствующих зональных подразделений на равнинах, но даже подчинять им на правах вариантов; это самостоятельные категории, которые можно и нужно сопоставлять, но не следует объединять друг с другом.

На прилегающих к Уралу равнинах по мере движения с запада на восток наблюдается постепенное возрастание суровости и континентальности климата. Однако горный хребет, вследствие его барьерного воздействия, несколько снижает градиент нарастания этих факторов при приближении к хребту на его западных предгорьях и примыкающей равнинной территории и резко усиливает этот градиент на восточных предгорьях и в сопредельной части равнинного Зауралья. Поэтому различия в растительном покрове равнин, примыкающих к Уралу с запада (в зоне барьерного подножия) и востока (в зоне барьерной тени) довольно резки. Правда, эти различия мало затрагивают крайние звенья зонального ботанико-географического «спектра» равнин — тундровую и степную зоны, огибающие сниженные оконечности хребта, где его барьерное воздействие ослаблено. Но в центральных звеньях зонального спектра (зоны лесотундры, бореальнолесная, широколиственно-лесная и лесостепная) такие различия очень существенны.

В подзоне редкостойных предлесотундровых лесов в Предуралье распространены березово-еловые леса, в то время как в Зауралье — лиственничные и елово-лиственничные. Предуральские северотаежные леса представлены в основном еловыми, в то время как зауральские — сосновыми, реже еловыми и елово-кедровыми. Если к западу от Урала в подзоне средней тайги господствуют еловые леса, а сосняки уступают им по площади, то к востоку от хребта наблюдается обратное соотношение: преобладают по площади сосняки, а еловые и елово-кедровые леса играют подчиненную роль. Для южной тайги Предуралья характерны пихтово-

еловые леса, к бореальному флористическому комплексу которых примешиваются некоторые неморальные виды, а сосняки занимают меньшую площадь, в то время как в Зауралье сосняки выходят на первое место по площади, а темнохвойные елово-пихтовые, пихтово-еловые и елово-пихтово-кедровые леса, не имеющие примеси неморальных видов, играют второстепеннуюроль в сложении растительного покрова. В Зауралье на юге лесной зоны выражена подзона предлесостепных сосновых и березовых лесов. В Предуралье такой подзоны нет, но здесь к югу от бореально-лесной зоны располагается широколиственно-лесная с двумя подзонами: смешанных широколиственно-хвойных и широколиственных лесов. В целом можно заключить, что более мягкому и влажному климату Предуралья в рамках двух последних зон более соответствуют темнохвойные (преимущественно еловые), а южнее — смешанные темнохвойно-широколиственные и широколиственные леса, в то время как более сухому, суровому и континентальному климату Зауралья на севере, в условиях вечной мерэлоты — лиственничные, южнее — сосновые, а еще южнее — сосновые и березовые.

Лесной элемент растительного покрова предуральской лесостепи представлен островками широколиственных лесов, в то время как в Зауралье — березовыми и осиновыми колками (небольшие массивы сосновых лесов встречаются в этой зоне и к западу и к востоку от Урала).

Горные аналоги соответствующих зональных подразделений растительного покрова смещены по сравнению с ними на Урале (как и в других горных странах северного полушария) к югу, что связано с влиянием горного рельефа на распределение тепла и влаги и находит отражение в конфигурации изотерм, изогиет и т. п.

На Урале нужно различать следующие пояса растительности, сменяющие друг друга снизу вверх: горностепной, горнолесостепной, горнолесной, подгольцовый, горнотундровый и пояс холодных гольцовых пустынь. Поскольку Уральские горы имеют значительную протяженность в меридиональном направлении, а высота их относительно невелика, на отдельных участках хребта выявляется более ограниченный набор высотных поясов (от двух до четырех).

Горностепной пояс, аналогичный степной зоне равнин, выявляется лишь на юго-восточных отрогах Уральского хребта, в южной и на нижних уровнях средней части хребта Ирендык. Горнолесостепной пояс — аналог лесостепной зоны — представлен на хребте Ирендык, в верхней части бассейна р. Сакмары, по правобережью р. Большого Ика, в Месягутовско-Красноуфимском лесостепном острове и фрагментарно в ряде мест восточного склона Южного Урала, на север — вплоть до известняковых гор Егозинская и Сугомак.

Аналогичный бореально-лесной зоне горнолесной пояс одевает склоны хребта почти на всем его протяжении (от 52 до 66° с. ш.); при движении с севера на юг его растительность изменяется, повторяя в общих чертах, но с некоторым запозданием, закономерности распределения лесной растительности на равнинах. Лесная растительность западного макросклона, отличающегося более влажным и мягким климатом, в какой-то степени дублирует закономерности внутризональной ее дифференциации в Предуралье, а восточного макросклона, с его более сухим и континентальным климатом — закономерности внутризональной дифференциации на равнинах Зауралья. Верхняя граница леса постепенно повышается к югу, однако южнее Косьвинского Камня это повышение замедляется, а на отдельных участках совсем приостанавливается, так как многие вершины уже не достигают линии возможного, климатически обусловленного в данных зональных рамках, предела лесов.

Подгольцовый пояс, основу растительности которого образуют низко-

рослые редкостойные лески в комплексе с мезофильными лугами, появляется при движении к югу впервые в южной части Полярного Урала и прослеживается вплоть до Южного Урала. Если в южной половине Полярного, на Приполярном и в большей части Северного Урала этот пояс пространственно хорошо выражен, то на Среднем и Южном Урале он выявляется лишь фрагментарно, в верхних частях самых высоких гор. Подгольцовый пояс можно рассматривать лишь как очень отдаленный аналог горной лесотундры. С лесотундрой его сближает редкостойность лесов, низкорослость деревьев, иногда искривленность их стволов. Некоторое сходство подгольцовых лесов с лесотундрой по составу лесообразователей наблюдается лишь в северной части Уральского хребта. Далее к югу состав лесообразователей обогащается видами, отсутствующими в лесотундре прилегающих к Уралу равнин (пихта сибирская, кедр сибирский). Еще южнее из состава подгольцовых лесов выпадают лиственница Сукачева и кедр сибирский, а березовые криволесья постепенно заменяются парковыми пихтово-еловыми лесами, комплексирующимися с полянами мезофильных лугов. На западном склоне самой южной части хребта господство в подгольцовых лесках переходит к дубу обыкновенному, экология которого несовместима с представлением о лесотундре. В этом поясе нет или почти нет болот, столь характерных для лесотундры равнин. Тундровый элемент растительности выражен слабо и только в северных районах, причем даже на севере его подавляет луговой элемент. Южнее же мезофильнолуговой элемент растительности в этом поясе полностью вытесняет тундровый и успешно конкурирует с лесным. Таким образом, этот пояс является скорее лесолуговым, чем лесотундровым.

Горнотундровый пояс — аналог равнинных тундр — появляется впервые на самой северной оконечности Уральского хребта; к югу его нижняя граница закономерно повышается. На Полярном и Приполярном Урале он тянется сплошной полосой, но уже на Северном Урале распадается на ряд островов, связанных с более крупными горными вершинами. На Среднем Урале, где хребет сильно понижен, встречаются лишь ничтожные фрагменты этого пояса. На Южном Урале горнотундровый пояс выражен несколько лучше, однако также фрагментарно: господство здесь переходит к травяномоховым тундрам.

Пояс холодных гольцовых пустынь аналогичен зоне арктических пустынь, занимающей участки островной суши Северного Ледовитого океана. Для него характерны обширные поля каменных россыпей и скалистых останцев. Климатические условия наиболее суровы, вегетационный период сильно сокращен, режим увлажнения неустойчив. Растительный очень скудный, разреженный, преимущественно из литофильных лишайников, реже мхов; в расщелинах между каменными глыбами изредка встречаются папоротники и некоторые цветковые растения. Синузии лишайников и мхов неустойчивы и довольно быстро сменяют друг друга по мере разрушения каменных глыб, слущивания поверхностного слоя выветривающейся горной породы. Конкурентные взаимоотношения сосудистых растений сведены к минимуму; борьба за существование проявляется в основном в форме борьбы с неблагоприятными условиями внешней среды. Пояс холодных гольцовых пустынь территориально наиболее отчетливо выражен на Полярном и Приполярном Урале, где он тянется в виде сплошной полосы по самой приподнятой части хребта. На Северном Урале этот пояс распадается на ряд островов, связанных с более высокими горными вершинами; на Южном Урале можно обнаружить лишь следы его былого присутствия — отголосок плейстоценового ландшафта.

Характер поясности растительности в том или ином участке Уральского хребта зависит от его положения в общей системе горизонтальной ботанико-

географической зональности, а также и от высоты гор на данном участке (см. таблицу).

Соотношение между высотными поясами в горах Урала и элементами зональной дифференциации растительного покрова на прилегающих равнинах

	Основные зональные подразделения на равнинах					
Пояса растительности в горах	Тун- дро- вая зона	Зона лесотунд- ры и подзона предлесотунд- ровых редко- стойных лесов	Подзоны северной и средней тайги	Подзоны юж- ной тайги, предлесостеп- ных сосновых и березовых лесов, смещан- ных широко- лиственно- хвойных лесов	Подзоны широ- колиственных лесов и лесо- степная зона	Степ- ная зона
Холодные гольцовые пустыни	+	+	Выражен фрагмен- тарно	_	-	_
Горнотундровый	+	+	+	Выражен фрагментарно	+	
Подгольцовый	<u> </u>	+ Слабо выра- жен в виде узкой полосы	+ +	+ +	+ +	++
Горнолесостепной	· —	_		_	Небольшие островки	+
Горностепной	_	_	_	_		+

Как видно, основные типы поясности в разных частях Уральского хребта в основном совпадают с важнейшими подразделениями горизонтальной ботанико-географической зональности, прослеживающимися на равнинах Предуралья и Зауралья. Абсолютного соответствия колонок высотной поясности каждому зональному подразделению нет и не может быть вследствие асимметричности зональной дифференциации растительного покрова на прилегающих к Уралу равнинах.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности. «Природа», № 9, 1950.
- Александрова В. Д. Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Делегатский съезд Всесоюз. бот. о-ва 9—15 мая 1957 г. Тез.
 докл., вып. 4, секция флоры и растительности, № 2. Л., 1957.
 Буш Н. А. Предварительный отчет о втором путешествии по северо-западному Кавказу
 в 1897 г. Изв. Рус. геогр. о-ва, т. 34, 1898.
- Буш Н. А. Главнейшие термины флористической фитогеографии. Ж. Рус. бот. о-ва, **№** 2, 1917.
- Быков Б. А. О вертикальной поясности в связи с общим законом зональности. Вестн.
- АН Казах. ССР, № 8, 1954. Гвоздецкий Н. А. О высотной зональности как основной закономерности ландшафт-
- ной дифференциации горных стран. В кн.: «Вопросы ландшафтоведения», Материалы к VI Всесоюз. совещанию по вопросам ландшафтоведения. Алма-Ата, 1963.

 Говорухин В. С. Высотная поясность растительности Урала. В сб.: «Вопросы физической географии Урала». Тр. совещания по физ. геогр. Урала 9—10 декабря 1958 г. Изд. МОИП, 1960.
- Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежегодник Тобольского губернского музея, вып. 27, 1916.
- Городков Б. Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР. В кн.: «Растительность СССР», т. 1, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
 Городков Б. Н. Происхождение арктических пустынь и тундр. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия геоботаника, № 8, 1952.

Горчаковский П. Л. Пихтовая тайга Среднего Урала. Зап. Уральского отд. Геогр.

о-ва СССР, вып. 1. Свердловское кн. изд-во, 1954. Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала. Сб. тр.

по лесному х-ву, вып. 2, Свердловское кн. изд-во, 1954а. Горчаковский П. Л. Растительность горных тундр Урала. Зап. Уральского отд. Геогр. о-ва СССР, вып. 2. Свердловское кн. изд-во, 1955.

Горчаковский П. Л. Луга высокогорных районов Урала. Свердловское кн. изд-во, 1955a.

- Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала. Сб. тр. по лесному х-ву, вып. 3. Свердловское кн. изд-во, 1956.
- Горчаковский П. Л. Урал. Растительность. БСЭ, т. 44, 1956а. Горчаковский П. Л. Растительность хребта Сабли на Приполярном Урале. В сб.: «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 3». М. Л., Изд.-во AH CCCP, 1958.
- Горчаковский П. Л. Горные кедровники бассейна реки Сосывы на восточном склоне Урала (верхнее течение рек Турьи, Каквы и Лобвы). Сб. тр. по лесному х-ву, вып. 5. Свердловское кн. изд-во, 1959.
- Горчаковский П. Л. Закономерности снегонакопления в горах Северного Урала и водоохранная роль высокогорных лесов. Тр. Уральского лесотехн. ин-та, вып. 16. Свердловск, 1959а.
- Горчаковский П. Л. Опыт ботанико-географического деления высокогорий Урала. «Проблемы бот.», вып. 5. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960. Горчаковский П. Л. К познанию растительности горных дубовых и кленовых лесов
- на северо-восточном пределе их распространения (Ашинский район Челябинской области). Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. о-ва, вып. 2. Свердловское кн. из-во, 1962.
- Горчаковский П. Л. Реликтовое местонахождение липы мелколистной (Tilia cordata Mill.) в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья и генезис западносибир-
- ского крыла ее ареала. Бот. ж., № 1, 1964. Долгушин Л. Д. Ледники Урала и некоторые особенности их эволюции. В сб.: «Вопросы физической географии Урала». Тр. совещания по физ. геогр. Урала 9——10 декабря 1958 г. М., Изд. МОИП, 1960.
- Игошина К. Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп. І. Бот. ж., т. 46, N 2, 1961. Калесник С. В. Основы общего землеведения. М., Учпедгиз, 1955.
- Каменский А.И. К геоморфологии Южного Урала (о следах древнего оледенения на Южном Урале). Уч. зап. Моск. гор. педагог. ин-та им. В. П. Потемкина, т. 46, Тр. геогр. ф-та, вып. 5. М., 1957.

 Колесников Б. П. Естественноисторическое районирование лесов (на примере Урала). В сб.: «Вопросы лесоведения и лесоводства». Докл. на V мировом лесном конгрессе. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Колесников Б. П. Лесотехнологическое районирование и порайонная специализация лесохозяйственных мероприятий по территории Большого Урала. В сб.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока». Красноярск, 1963 (Сиб. отд.
- АН СССР, Тр. Ин-та леса и древесины). Колоколов А. А. и Львов К. А. О следах оледенения на Южном Урале (геоморфологический очерк хребта Зигальга). Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, № 1—2,
- Красовский П. Н. и Сергеева А. М. Об ошибочности отнесения к лесостепи Красноуфимской и Кунгурской территории Приуралья. Изв. Перм. биол. науч.исслед. ин-та, т. 8. Пермь, 1932.
- Крашенинников И. М. и Кучеровская-Рожанец С. Е. Растительность Башкирской АССР. Природные ресурсы Башкирской АССР, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941 (АН СССР, СОПС).
- К рашенинников И. М. и Васильев Я. Я. О лесостепи западного склона Южного Урала. Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, т. 30. М.—Л., Изд-во-АН СССР, 1949.

 К уваев В. Б. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евра-
- зии. Бот. ж., т. 46, № 3, 1961.
- Норин Б. Н. Что такое лесотундра? Бот. ж., т. 46, № 10, 1961.
- Норин Б. Н. О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. «Проблемы бот.», вып. 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Прокаев В. И. О теоретических основах физико-географического районирования Урала. Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, т. 91, № 2, 1959.
 Прокаев В. И. О высотной поясности и методике учета зональных различий при
- физико-географическом районировании горных стран. Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, т. 94, № 2, 1962.
- Сочава В. Б. Фрагменты горной степи в Среднем Урале. «Сов. бот.», № 3, 1945.

- Станюкович К.В. Основные типы поясности в горах СССР. Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, т. 87, № 3, 1955.
 Тумаджанов И.И.Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1963.

1965

Н. П. РОМАХИНА

О СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ГОРНОСТЕПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ХРЕБТА ИРЕНДЫК (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Горностепная растительность Южного Урала изучена недостаточно. Особенно это касается динамики. Между тем, решение многих вопросов геоботаники требует углубленного изучения различных сторон жизни растительных сообществ, включая динамику их сезонного развития. Сезонный ритм, наряду с другими структурными, экологическими и флорогенетическими особенностями степных сообществ, рядом авторов берется за основу их классификации (Ярошенко, 1961; Ильинский, 1935, 1937).

Изучение сезонной динамики необходимо для познания природы фитоценозов. Большинство степных сообществ хребта Ирендык полидоминантно. Количественная характеотдельных ристика компонентов сообществ колеблется на протяжении вегетационного периода, причем колебания эти назначительны столько и неодновременны у разных видов, что, наблюдая один и тот

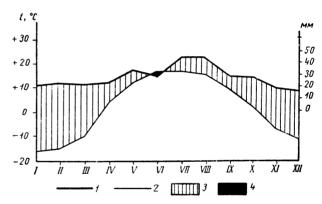


Рис. 1. Климадиаграмма по Госсену — Вальтеру. 1 — количество осадков; 2 — температура воздуха; 3 — влажный период; 4 — засушливый период.

же участок в разные сроки вегетационного периода, можно отнести его к различным ассоциациям. Мы попытались, изучая динамику степных фитоценозов, установить типичные черты ритмики их сезонного развития, выделить признаки, наиболее точно отражающие природу фитоценоза, наметить наиболее приемлемые сроки для проведения геоботанических описаний.

Для наблюдения были избраны два горностепных сообщества на хребте Ирендык. Хребет относится к южному отрезку пояса высоких предгорий восточного склона Южного Урала, сложен эффузивными породами и их туфами, а также подчиненными им метаморфическими осадочными породами (яшмами, кремнистыми сланцами, известняками и др.). Хребет имеет пе-

ресеченный рельеф с чрезвычайно разнообразными формами, среди которых преобладают средневысотный горный рельеф (до 988 м над уровнем моря), грядово-мелкосопочный и мелкосопочный, и является частью водораздела рек Урала и Сакмары. Климат континентальный, характеризуется пониженным, по сравнению с теми же широтами западного склона, количеством осадков, значительной сухостью воздуха, высокими температурами в летнее время, ранними осенними и поздними весенними заморозками.

Приводим климадиаграмму, составленную по методу Госсена и Вальтера на основе данных, полученных на метеостанции г. Баймака за 1949—1960 гг. (рис. 1). Период засухи на климадиаграмме совпадает с временем, когда линия многолетних средних осадков падает ниже линии температур. У нас

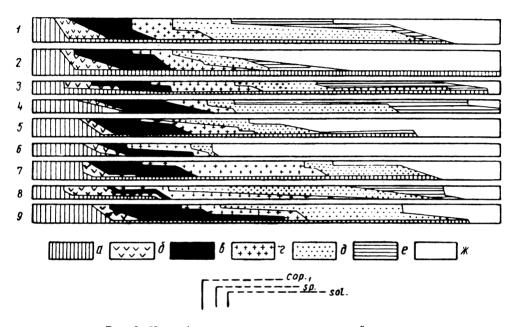


Рис. 2. Часть феноспектра разнотравно-злаковой степи:

a— вегетация; б— бутонизация; в— цветение; г— плодоношение; д— обсеменение; е— вегетация после плодоношения; ж— отмирание ассимилирующих органов: 1— Scorzonera purpurea; 2— Tragopogon orientalis; 3— Seseli Ledebourii; 4— Avenastrum schellianum; 5— Arenaria graminifolia; 6— Clausia aprica; 7— Antitoxicum officinale; 8— Asperula tinctoria; 9— Trufolium montanum.

этот период приходится на июнь. Хребет лежит на широте богатых разнотравьем ковыльных степей, имеет выраженную вертикальную поясность: наиболее возвышенная его часть покрыта лесом, на восточном склоне выражена зона горной лесостепи, южная часть горностепная.

Наблюдения за динамикой травостоя степных сообществ проводились в горнолесостепном районе в 8 км северо-западнее пос. Старого Сибая. Первая площадка была заложена в каменистой злаковоразнотравной степи на высоте примерно 550—600 м на юго-юго-западном склоне с крутизной 17°. Почва горная, черноземовидная, хрящеватая. Общее проективное покрытие травостоя колеблется в течение вегетационного сезона в пределах 20—50%. Представлен травостой 49 видами. Ассоциация полидоминантная. Доминантами являются Festuca sulcata (сор.1-сор.2), Echinops ritro (сор.1), Aster alpinus (сор.1), Centaurea sibirica (сор.1), Dianthus acicularis (сор.1) Thymus sp. (сор.1), Orostachys spinosa (сор.1), Pulsatilla patens (сор.1), Artemisia frigida (sp). Большинство доминантных видов — эвксерофиллы, меньшая часть их относится к эвриксерофиллам и P. patens — ксеро-

мезофилл. Основная масса видов фитоценоза относится к длительновегетирующим травянистым многолетникам.

Вторая площадка была заложена на несколько приподнятой части горного шлейфа, понижающегося к востоку и переходящего в долину ручья, текущего у подножия горы Картамалы, в разнотравно-злаковой степи. Почва — обыкновенный чернозем среднесуглинистого механического состава. Общее проективное покрытие травостоя в вегетационном сезоне колеблется от 30 до 70%. В состав травостоя входит 106 видов, большая часть из них — длительновегетирующие многолетники. Ассоциация также полидоминантна, преобладающими видами являются плотнодерновинные ксерофитные злаки $Stipa\ Zalesskii\ (cop.1-cop.2)$, $S.\ capillata\ (cop.1-cop.2)$, $Avenastrum\ desertorum\ (cop.1)$. Из большого количества видов разнотравья трудно выделить резко преобладающие в травостое. Несколько выделяются по обилию $Tragopogon\ orientalis\ (cop.1)$, $Achyrophorus\ maculatus\ (cop.1)$, $Scorzonera\ purpurea\ (cop.1)$, $Aster\ alpinus\ (sp.)$, $Artemisia\ sericea\ (sp.)$, $Inula\ hirta\ (sp.)$.

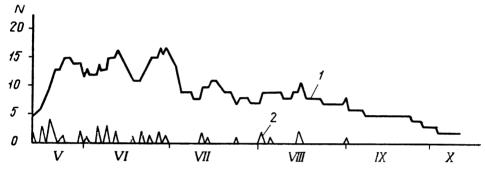


Рис. 3. График зацветания и цветения растений каменистой злаково-разнотравной степи: N — количество видов, I — цветение, 2 — зацветание.

Наблюдения за фенологическим развитием видов травостоя, сменой аспектов и за динамикой надземной массы проводились в течение одного вегетационного периода 1961 г. с середины мая по конец октября.

Возможность судить о типичных чертах ритмики развития растительных сообществ по наблюдениям одного вегетационного периода обоснована рядом авторов, показавших, что характер кривых динамики, количественное их значение, время наступления наиболее характерных моментов сезонного развития колеблются незначительно (Кожевников, 1937; Борисова-Гуленкова, 1960; Балаш, 1948; Ронгинская, 1959 и др.).

Наблюдения за фенологией видов проводились по методике И. Н. Бейдеман (1954). Данные этих наблюдений сведены в феноспектры, составленные по способу А. П. Шенникова (1928) с дополнениями М. С. Шалыта (1946, 1960), И. Н. Бейдеман (1954). В соответствии с этими дополнениями ширина полосы спектра каждого вида зависит от обилия вида в растительном сообществе и при составлении фенологических спектров учитывалось количественное соотношение особей каждого вида, находящихся в различном фенологическом состоянии. Для примера приводим часть феноспектра разнотравно-злаковой степи (рис. 2). Для изучения динамики надземной массы на пробных площадях каждые десять дней производилось скашивание травостоя с площадок в 1 м² в трехкратной повторности. Скошенная масса разбиралась по группам и взвешивалась в сыром и воздушно-сухом состоянии.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КАМЕНИСТОЙ ЗЛАКОВО-РАЗНОТРАВНОЙ СТЕПИ

Поскольку наблюдения за фенологией видов были начаты в середине мая, мы не могли отметить время пробуждения горной степи. Все виды к 10 мая вегетировали и большинство из них к этому времени развило значительную вегетативную массу, а некоторые уже цвели.

Зацветание видов ассоциации идет неравномерно, отдельными вспышками (рис. 3). Основная масса растений зацветает в мае и июне, причем наибольшее для ассоциации количество зацветающих видов (девять) приходится на вторую декаду мая и первую декаду июня (семь). К концу июня количество зацветающих видов падает, но не резко, а к началу июля происходит резкое падение зацветания. Продолжительность зацветания видов колеблется от 10 до 100 дней, а если учитывать вторичное цветение, наблюдающееся у некоторых видов (Asperula petraea, Campanula sibirica), то значительно больше.

Кривая цветения, являющаяся функцией количества зацветающих видов и продолжительности их цветения, характеризуется очень подъемом за весенний период, благодаря большому количеству зацветающих в это время видов. В течение июня продолжается подъем кривой цветения за счет вновь зацветающих летних видов и продолжения цветения старых. Частые падения ее в начале июня и конце второй декады июня определяются в первом случае прекращением цветения весенних быстроцветущих видов Potentilla arenaria, Carex pediformis, Pedicularis uralensis, Pulsatilla patens, Schiwerekia podolica, а во втором случае — отцветанием Cerastium arvense, Aster alpinus, Scorzonera austriaca, Alyssum lenense. Количество же вновь зацветающих видов оказывается в это время меньше числа видов, выходящих из фазы цветения. Общий подъем кривой цветения в течение июня заканчивается кульминационным моментом цветения видов ассоциации 26-28 июня, после чего резко падает. Особенно резко уменьшается количество цветущих видов с 4 по 10 июля. Этот период можно считать некоторой летней депрессией в цветении. С 11 июля намечается некоторое усиление цветения, но увеличение количества цветущих видов небольшое, и очень скоро вновь начинается постепенное, медленное, растянутое до октября, сокращение числа цветущих видов.

Смена аспектов

В непрерывной смене физиономических картин ассоциации выделяются периоды, приуроченные к определенному фенологическому сезону. Периоды в свою очередь подразделяются на фазы по господствующим в аспекте видам.

Весенний период (до 23 мая)

Фаза Pulsatilla patens (до 10 мая). Аспект ассоциации очень яркий, составлен крупными, фиолетовыми цветами *P. patens*, на близком расстоянии заметны желтые соцветия *Carex pediformis*. Остальные виды разнотравья вегетируют, злаки находятся в стадии кущения.

Фаза Schiwerekia podolica, Potentilla arenaria, Alyssum lenense (10—20 мая). К этому времени ясно обозначались зеленые дернины злаков Festuca sulcata и Avenastrum desertorum. Отдельные экземпляры A. desertorum уже перешли к бугонизации. На фоне зеленых дернин злаков этого года и остатков поощлогоднего травостоя четко выделяются белые пятна цветущей Schiwerekia podolica. Цветут Potentilla arenaria и Alyssum lenense, добавляя аспекту желтые тона.

Фаза Pedicularis uralensis (20—23 мая). Большинство видов еще вегетирует. Значительных размеров достигли Centaurea sibirica, Echinops ritro,

которые к зелени дернин злаков прибавили серые краски. Разбросаны в травостое темно-зеленые пятна листьев отцветшей *Pulsatilla patens*. Массового цветения достиг *P. uralensis*. Ярко выделяются его белые крупные соцветия, довольно обильно и равномерно разбросанные по площадке. Кое-где еще видны группы отцветающей *Schiwerekia podolica*. Продолжается цветение *Alyssum lenense*, но цветы его становятся менее заметными. Оживляет аспект зацветающая *Aster alpinus*.

Весенне-раннелетний период (24 мая — 10 июня)

Фаза *А. alpinus* (24 мая — 10 и ю ня). В этот период, наряду с продолжающимся развитием разнотравья, начинается генеративное развитие злаков. Наступает массовое цветение *А. alpinus* и от составной части аспекта она переходит к господству в нем. Заканчивает цветение *Pedicularis uralensis*, резко выделяющийся на фоне ассоциации бурыми плодоносящими кистями. Цветет *Centaurea sibirica*, но прижатые к земле розовато-сиреневые соцветия его не выделяются на общем сиреневом фоне обильно цветущих астр и не придают новых оттенков аспекту, лишь усиливая его основной тон. Кое-где заметны очень редкие белые пятна цветущего *Cerastium arvense* и желтые вкрапления отцветающего *Alyssum lenense*. К концу фазы ярко выделяются очень редкие желтые цветы *Caragana frutex*. На протяжении всего периода цветет *Avenastrum desertorum*, тяжеловатые колосья которого, возвышающиеся над основной массой травостоя, сливаются с зеленовато-желтым фоном ассоциации, но, покачиваясь при ветре, придают ей своеобразный вид.

Период первой половины лета (11 июня — 10 июля)

Этот период характеризуется цветением большинства видов семейства злаков и разнотравья первой половины лета. Часть видов зацветает весной (Poa angustifolia, Avenastrum desertorum, Cerastium arvense), цветение других заканчивается во второй половине лета, но фаза цветения абсолютного большинства видов, относящихся по времени цветения к первой половине лета, начинается и заканчивается на протяжении июня — первой декады июля. На каменистой степи уже в первой половине лета наблюдается заметное выгорание травостоя.

Фаза господства в аспекте злаков (11—13 июня). Аспект теряет краски. Отцветает Cerastium arvense, кое-где остались последние цветы астры. Цветет большое количество злаков Koeleria gracilis, Festuca sulcata. Заканчивает цветение Avenastrum desertorum. Начинают появляться желтые корзинки Tanacetum millefolium и белые цветы Seseli Ledebourii, Dianthus acicularis, но они единичны и не составляют яркого аспекта.

Фаза Dianthus acicularis (14—19 июня). Во время этой фазы из всех цветущих видов на первое место выступает очень быстро зацветающая в массовом количестве D. acicularis, группы белых цветов которой и составляют аспект ассоциации. Заметны в травостое редкие вкрапления желтых корзинок Tanacetum millefolium и белых зонтиков Seseli Ledebourii; коричневыми головками выделяется в массе плодоносящая Aster alpinus. Плодоносит и Potentilla arenaria. Травостой выгорает и желтеет, начинается отмирание видов, закончил свое развитие и выпал из травостоя Phlox sibirica.

 Φ аза бескрасочная летняя (20 июня — 10 июля). Массовое цветение Dianthus acicularis закончилось. Заканчивают цветение и злаки. Единичные желтые корзинки Tenacetum millefolium и голубые цветы Campanula sibirica настолько редки, что совершенно не окрашивают

аспекта ассоциации. Много плодоносящих экземпляров Aster alpinus и Pedicularis uralensis. Усиливается выгорание травостоя. К общему сизозеленому фону ассоциации все больше и больше примешиваются соломенножелтые тона засыхающих листьев и стеблей злаков. Заканчивается эта фаза и вместе с ней период первой половины лета резким уменьшением количества цветущих видов, которое наблюдается с 4 по 10 июля.

Период второй половины лета и перехода к осени (11 июля — 25 августа)

На протяжении этого периода наблюдалось некоторое усиление цветения по сравнению с летней депрессией. Основными, преобладающими в это время цветущими видами являются доминантные виды *Echinops ritro*, *Orostachys spinosa*, *Allium rubens*. Продолжается выгорание травостоя, в котором появились и яркие осенние тона коричневато-красных листьев *Pulsatilla patens*.

Фаза Echinops ritro с участием Thymus sp. и Allium rubens (11 июля—13 августа). С самого начала фазы во внешнем облике травостоя на первый план выступает E. ritro, благодаря его обилию, крупным синим головкам и приуроченности к верхнему ярусу. И хотя основное цветение его наступает только к концу июля, он, ярко выделяясь на фоне выгоревшего травостоя, определяет на протяжении всей этой фазы аспект. Цветет Thymus sp., но цветение его растянуто до конца сентября и цветов сравкительно немного. Участвует в аспекте Allium rubens, цветущий на протяжении всей фазы; особенно увеличивается количество его цветущих экземп пяров к 1 августа. К ярким сиренево-синим тонам, которые определяются этими тремя господствующими в травостое видами, только кое-где примещиваются желтые корзинки Hieracium virosum и H. echioides.

Фаза *Ecninops ritro* и *Orostachys spinosa* (14—25 а в г у с т а). С середины августа к ярко-синим головкам *E. ritro* прибавились желтые султаны зацветшего *O. spinosa*. Заметно оживилось цветение *Asperula petraea*. Вблизи видны сиреневые цветы *Thymus* sp. Все эти цветущие виды создают довольно красочную, яркую картину, которая, однако, не может заглушить уже довлеющих серых и желтых осенних тонов основной массы травостоя, подчеркнутых краснеющими листьями *Pulsatilla patens*.

Осенний период (26 августа — октябрь)

Фаза цветения полыней (26 августа— конец сентя бря). Осенний период каменистой степи бескрасочный. Цветут в это время полыни и, кроме них, только единичные виды, заканчивающие цветение. Огличительной чертой этого периода является некоторое оживление травостоя в сентябре, после дождей, проявляющееся в усилении роста вегетативных органов и в оживлении цветения Asperula petraea и Thymus sp., а также во вторичном цветении изредка встречающегося в травостое Campanula sibirica. На первый план снова выдвигается Pulsatilla patens с красновато-желтыми листьями и снова становятся заметными черные султаны отмирающего Pedicularis uralensis, придающего господствующим блеклым тонам ассоциации еще более мрачный вид.

Фаза прекращения цветения и массового отмирания видов (октябрь). К началу октября цветение прекращается, только для самого начала месяца можно отметить последние цветы *Тhymus* sp. Отмирает абсолютное большинство видов. В травостое преобладают соломенно-бурые и сизые тона. Почерневшие после выпадения снега и сильных заморозков отмершие *Pulsatilla patens*, *Pedicularis uralensis*, *Asperula petraea*, *Thymus* sp. придают ассоциации мрачный вид. Во второй половине октября зелеными остаются только основания дернин и молодые листья злаков, некоторые листья *Cerastium arvense*, *Aster*

alpinus, Echinops ritro, Schiwerekia podolica и прижимающиеся к земле всходы и молодые экземпляры начинающих развитие осенью S. podolica, E. ritro, Seseli Ledebourii, Gypsophila altissima, Onosma simplicissimum, Pulsatilla patens, Cerastium arvense, Campanula sibirica, Veronica spicata. Таким травостой ассоциации уходит под снег.

Фенологическое развитие ассоциации характеризуется следующими особенностями.

- 1. В смене аспектов выделяется пять периодов: а) красочный весенний—вегетативное развитие злаков и летнего разнотравья, цветение весеннего разнотравья; б) весенне-раннелетний начало генеративного развития основной массы злаков и разнотравья первой половины лета; в) первая половина лета массовое цветение злаков и разнотравья первой половины лета; г) вторая половина лета, переход к осени массовое цветение разнотравья второй половины лета, господство в аспектах сложноцветных, высыхание травостоя; д) осенний период в начале его некоторое оживление травостоя, цветение полыней, в конце массовое отмирание видов.
- 2. Абсолютное большинство видов ассоциации проходит генеративное развитие и дает семена.
- 3. Количество долгоцветущих видов (цветение продолжается больше двух недель) увеличивается от весны к осени и большинство видов является долгоцветущими.
- 4. Наиболее насыщен зацветающими и цветущими видами весеннераннелетний период с конца мая до начала июля. Кульминации цветение достигает 25—28 июня. 4—11 июля количество цветущих видов резко уменьшается и некоторое возрастание числа цветущих видов намечается во второй декаде июля.
- 5. Сезонное развитие ассоциации отличается яркой выраженностью и четкой сменой аспектов.
- 6. Аспективные виды ассоциации принадлежат к 13 семействам; по количеству видов, господствующих в аспектах, несколько выделяется семейство сложноцветных, по яркости же создаваемых аспектов, их продолжительности и устойчивости виды семейства сложноцветных стоят на первом месте.
- 7. Яркие весенние аспекты составлены в основном видами семейства лютиковых, розоцветных, норичниковых, а облик травостоя в первой половине лета определяется, главным образом, цветущими злаками, которые разделяют свое господство в аспекте только с единственным ярким аспективным видом Dianthus acicularis из семейства гвоздичных. Во второй половине лета и осенью господство в аспекте переходит к сложноцветным с господством на переходе к осени Orostachys spinosa из семейства толстянковых.

Динамика нарастания массы травостоя

Ассоциация каменистой злаково-разнотравной степи характеризуется невысокой биологической продуктивностью травостоя, которая в момент наибольшего развития надземной массы достигает $13.5~\mu$ сырой массы и $8~\mu$ сухой массы с $1~\epsilon a$. Накопление надземной массы ассоциации резко возрастает в конце мая — начале июня, давая в этот период наивысшую для весны урожайность — $13.5~\mu$ на $1~\epsilon a$ (рис. 4). Увеличение массы травостоя в это время идет главным образом за счет роста весеннего разнотравья, преимущественно таких видов, как Pulsatilla~patens, Pedicularis~uralensis, Aster~alpinus, Cerastium~arvense, имеющих к этому времени высокие оценки обилия. Прирост массы злаков и полукустарничков идет значительно медленнее. В период весеннего максимума разнотравье со-

ставляет 65% общей сырой массы травостоя, злаки — 16%, полукустарнички — 15%. С начала июня продуктивность травостоя заметно падает и падение продолжается до последней декады июля, когда урожайность ассоциации равна 6 ц сырой массы на 1 га. Совершенно очевидно, что определяется это главным образом уменьшением массы разнотравья, вызванным отмиранием ряда весенних видов, уменьшается также масса злаков, хотя и в меньшей степени, и несколько уменьшается масса полукустарничков, т. е. наблюдается ослабление продуктивности всех групп видов ассоциации. В конце июля биологическая продуктивность травостоя снова резко повышается, достигая 13 ц сырой массы на 1 га. Увеличение массы травостоя в этот период идет также преимущественно за счет разнотравья,

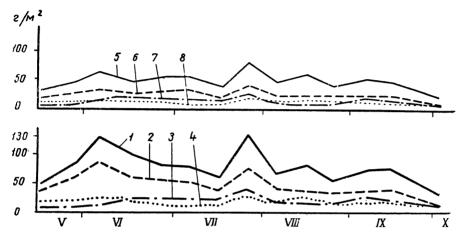


Рис. 4. Динамика надземной массы травостоя каменистой злаково-разнотравной степи.

Вес сырой массы: 1 — общий; 2 — разнотравье; 3 — полукустарнички; 4 — злаки. Вес сухой массы: 5 — общий; 6 — разнотравье; 7 — полукустарнички; 8 — злаки.

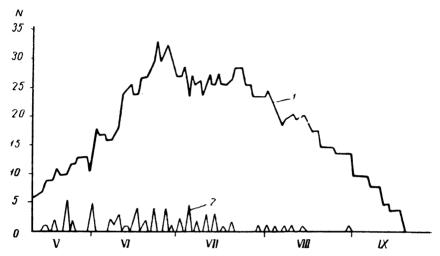
в котором преобладают летние виды. В отличие от первого максимума, большое участие в увеличении общей массы травостоя принимают полукустарнички (26%) и злаки (19%), участие разнотравья падает до 55%. В конце июля — начале августа нарастание массы резко уменьшается, и это уменьшение продолжается у злаков и разнотравья до конца вегетационного периода, а у полукустарничков в сентябре наблюдается некоторое оживление развития, что дает в этот период и некоторое повышение общей массы травостоя.

В нарастании сырой массы травостоя ясно выражены два максимума в начале и в конце июля и небольшое увеличение массы травостоя в сентябре.

В нарастании сухой массы травостоя наиболее выражен максимум второй половины лета, тогда как июньский только намечается. Следовательно, наиболее характерным для ассоциации, общим и для сухой, и для сырой массы травостоя, является максимум второй половины лета. В накоплении надземной массы ассоциация имеет ясно выраженный период замирания, падающий на июнь — первую половину июля.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗНОТРАВНО-ЗЛАКОВОЙ СТЕПИ

Кривые зацветания и цветения разнотравно-злаковой степи характеризуются двувершинностью, что отражают два максимума в количестве зацветающих и цветущих видов травостоя (рис. 5). Наступление максимума цветения на 7—10 дней запаздывает по сравнению с наступлением максимумов зацветания, что вполне естественно. Таким образом, в отношении сроков наиболее интенсивного зацветания и цветения видов наблюдается полное соответствие; что касается характера пиков кривых зацветания и цветения, то пики первой половины лета имеют одинаковый ход — быстрое нарастание и быстрое падение, а пики второй половины лета несколько не соответствуют друг другу. Нарастание количества зацветающих и цветущих видов идет примерно одинаково, а падение цветения происходит значительно медленнее, чем зацветание. Более ярко выражен максимум первой половины лета. Начиная с конца мая и особенно в первой половине июня



 $P_{\rm HC}$. 5. График зацветания и цветения растений в разнотравно-злаковой степи: N — количество видов, I — цветение, 2 — зацветание.

количество цветущих видов резко возрастает, достигая к 23 июня максимальной для данного сезона величины — 34. В это время зацветает и цветет большое количество видов злаков и разнотравья первой половины лета. Одной из особенностей фенологии этих видов является то, что большинство из них относится к быстроцветущим, проходя фазу цветения за 10—15 дней. Количество же вновь зацветающих видов в это время незначительно. В итоге количество цветущих видов к 4 июля падает до 25, отмечая момент некоторой летней депрессии в цветении. С 10 июля кривая цветения вновь идет вверх, так как зацветает разнотравье второй половины лета. Дальнейший ход кривой цветения показывает, что количество цветущих видов до начала августа колеблется очень незначительно.

Второй максимум цветения оказывается более растянутым по сравнению с первым, так как большинство видов второй половины лета является долгоцветущими, а меньшее количество зацветающих после летней депрессии видов обусловливает и меньшую, по сравнению с первым, его интенсивность. Самое большое количество цветущих видов во второй половине лета равно 29, что соответствует 20—23 июля. После 14 августа зацветает только один вид — Galatella punctata и к этому времени отцветает значительное число видов второй половины лета. Кривая цветения заметно идет вниз, особенно резко падая с 11 сентября, а к 19 сентября цветение прекращается совсем.

Смена аспектов

В непрерывно меняющемся на протяжении всего вегетационного периода внешнем облике ассоциации выделяются следующие периоды и фазы.

Весенний период до 26 мая

Фаза Pulsatilla patens (до 14 мая). К середине мая все виды в степи уже начали свое развитие. Сквозь бурую массу прошлогодних остатков травостоя пробиваются молодые щетинки дернин злаков, бурное развитие которых уже через несколько дней меняет общий фон ассоциации, делая его все более и более зеленым. Большое количество видов разнотравья, начавших развиваться еще осенью, уже образовали значительную вегетативную массу. Свежей зеленью выделяются Gypsophila altissima, Galium verum, Pimpinella saxifraga, пробивается через мертвые остатки травостоя Gentiana cruciata, стелются по земле розетки листьев Verbascum phoeniceum. Значительное количество видов перешло к генеративному развитию, а Pulsatilla patens уже заканчивает цветение, отмечая конец первой фазы, которую можно назвать фазой P. patens, не очень обильные, но яркие цветки которой, четко выделяющиеся на фоне прошлогодних мертвых остатков, и составляли аспект степи в первую половину мая.

Фаза многовидовая разнотравная (15—19 мая). В середине мая цветет значительное количество весенних быстроцветущих видов: Carex pediformis, Viola sp., Adonis vernalis, Potentilla humifusa, Androsace septentrionalis, но степь не имеет яркого аспекта, так как обилие цветущих видов невысокое и их пестрый, не бросающийся в глаза ковер, в котором даже нельзя выделить преобладающих красок, заметен из-за обилия прошлогодних дернин злаков и остатков разнотравья только вблизи.

Фаза Pedicularis uralensis (20—26 мая). В середине мая начинает зацветать P. uralensis, который к 20 мая, достигая массового цветения, безраздельно господствует в аспекте, резко выделяясь на общем фоне ценоза крупными равномерно разбросанными в травостое белыми кистями. Продолжается цветение Carex pedifomis, Androsace septentrionalis, отдельные экземпляры зацветающего Taraxacum officinale не заглушают его господства. Цветет Avenastrum desertorum, но невзрачные цветки его не придают новых красок аспекту. Только к концу фазы, когда цветение P. uralensis идет на убыль, но он еще явно преобладает в аспекте, привлекают внимание немногочисленные изящные цветки Anemone silvestris, становятся заметными синие штрихи соцветий Polygala comosa и сиреневые корзинки зацветающей Aster alpinus, а белые тона аспекта усиливаются цветущим Cerastium arvense.

Отцветанием *Pedicularis uralensis* заканчивается весенний период в развитии травостоя, который можно назвать периодом развития весеннего разнотравья и переходом от вегетации к генеративному развитию основной массы злаков.

Период перехода к лету — начала лета (27 мая — 4 июня)

Фаза Aster alpinus. Переход к лету характеризуется тем, что бурно развивающиеся дернины злаков и побеги разнотравья все больше и больше заглушают соломенно-желтые тона общего фона ассоциации, а на зеленом поле травостоя живописно выделяются сиреневые соцветия A. alpinus, массовое цветение которой и образует характерный для перехода к лету и начала лета аспект. Заканчивают цветение весенние виды, редкие цветы которых несколько разнообразят аспект. Еще заметны единичные цветы

Anemone silvestris, отцветают Carex pediformis и Avenastrum desertoru m Редкими вкраплениями выделяются продолжающие цветение весенне-летние долгоцветущие виды Polygala comosa и Cerastium arvense. К концу фазы, 1—2 июня, появляются перья единичных плодоносящих в этом году экземпляров перистых ковылей и начинается цветение видов первой половины лета Scorzonera purpurea, Tragopogon orientalis.

Период первой половины лета (5-30 июня)

Фаза Scorzonera purpurea (5—10 июня). С начала лета начинают цвести летние виды более высоких ярусов. Ведущая роль в составлении аспектов переходит к сложноцветным. К 5 июня цветет S. purpurea, бледно-сиреневые цветы которого, возвышаясь над травостоем, создают очень живописную картину. Группами выделяются более темные соцветия Polygala comosa. В это же время зацветает Tragopogon orientalis, но переход его к массовому цветению более медленный, чем у S. purpurea, и поэтому до 11 июня среди господствующих в аспекте соцветий S. purpurea выделяются только единичные ярко-желтые корзинки T. orientalis.

Фаза Scorzonera purpurea и Tragopogon orientalis (11—14 июня). К 11 июня зацветает основная масса T. orientalis, и, по-прежнему, в большом количестве цветет S. purpurea, что создает очень яркий красочный аспект с преобладанием желтых и сиреневых красок, дополняющийся белыми тонами цветущего Antitoxicum officinale и кремовыми — Onosma simplicissimum. Продолжает цвести Polygala comosa. К 14 июня быстроцветущие Scorzonera purpurea и Tragopogon orientalis переходят к плодоношению. Зацветающие экземпляры Trifolium montanum и Achyrophorus тасиlatus еще единичны, редкие соцветия Salvia stepposa плохо заметны в травостое. Краски аспекта гаснут, но всего лишь на несколько дней.

Фаза Achyrophorus maculatus (17—25 июня). К 17 июня, с массовым цветением A. maculatus, аспект вновь становится ярким от множества его желтых корзинок. Довольно много цветущего Trifolium montanum, к 20 июня в массе цветет Arenaria graminifolia, но сероватые головки T. montanum и невзрачные цветы A. graminifolia теряются среди ярких соцветий паздника.

Фаза Inula hirta и Achyrophorus maculatus (26—30 июня). Массовое цветение паздника продолжается около недели, к концу июня остаются только единичные, но яркие и очень заметные в аспекте, цветущие экземпляры его, а к 26 июня в большом количестве зацветает I. hirta, который в самом конце июня с отцветанием паздника дает аспект I. hirta. Цветение его продолжается и в самых первых числах июля.

Период второй половины лета (1 июля — 14 августа)

Для второй половины лета характерно уже заметное выгорание травостоя, выпадание из него ряда весенних и раннелетних видов (Androsace septentrionalis, Campanula wolgensis, Anemone silvestris) и участие в аспекте видов 1-го яруса. Ведущая роль в составлении аспектов принадлежит сложноцветным, которые разделяют ее только с одним представителем семейства зонтичных — Pimpinella saxifraga.

 Φ а з а *Pimpinella saxifraga* (1—7 и ю л я). В середине лета основная роль в составлении аспекта переходит к *P. saxifraga*, которая заглушает находящийся в более низком ярусе *Inula hirta*. Аспективное господство *P. saxifraga* продолжается до 25 июля, но с 8 июля наряду с ней большое участие в аспекте принимают сложноцветные.

Фаза Pimpinella saxifraga и Centaurea ruthenica (8—19 июля). С 8 июля аспект расцвечивается желтоватыми корзинками Centaurea ruthenica, очень хорошо заметными на серо-зеленом фоне. И хотя основу

аспекта до 25 июля продолжает составлять P. saxifraga, с зацветанием C. ruthenica участие сложноцветных становится все более и более заметным, и скоро они оказываются единственными аспективными видами. Во время этой фазы появляются уже единичные корзинки C. scabiosa. В нижнем ярусе среди выгорающего в основном злакового травостоя желтеют золотистые соцветия Genista tinctoria и Hypericum elegans. Meteлки Gypsophila altissima, перья ковылей и Asparagus officinalis придают травостою лег-кость и ажурность.

Фаза *Centaurea scabiosa* и *Pimpinella saxifraga* (20—25 июля). К 20 июля разгара цветения достигает *C. scabiosa*, фиолетовые корзинки которого ярко выделяются на фоне травостоя. Большинство экземпляров *P. saxifraga* уже плодоносит, но белые зонтики ее еще участвуют в аспекте.

Количество цветущих Centaurea ruthenica резко уменьшается.

Фаза Hieracium virosum, H. echioides и Centaurea scabiosa (26 июля—14 августа). К 26 июля полностью отцветает Pimpinella saxifraga, а к началу августа С. ruthenica и С. scabiosa. Вновь зацветающих видов нет. С отцветанием видов 1-го яруса становятся заметными начавшие цвести в июле бобовые Onobrychis arenaria, Medicago falcata и Genista tinctoria, но господствует в аспекте снова группа видов из семейства сложноцветных, характерных для второй половины лета. Равномерно разбросаны по площадке желтые соцветия H. virosum, еще встречаются редкие синие корзинки С. scabiosa. Аспект не имеет ярких красок, желтые тона цветущих видов нечетко выделяются на фоне выгорающего травостоя, над которым возвышаются серые зонтики плодоносящей Pimpinella saxifraga.

Осенний период (15 августа — конец октября)

полыней (15 августа — конец сентября). Конец лета — начало осени характеризуется цветением полыней. к середине августа заметную роль в аспекте играют Artemisia frigida и A. campestris, 19 августа зацветает A. sericea, и до конца сентября они остаются почти единственными цветущими видами. Кроме них цветут только позднелетне-осенние виды, представленные Galatella punctata и G. Hauрtii, но очень редко встречающиеся экземпляры их скрываются в травостое. Кое-где заметен в конце августа плодоносящий Stipa capillata. В этот период отмирают многие летние виды. Травостой приобретает ярко выраженные осенние тона. К желтеющим злакам, составляющим его основу, прибавляются желтые тона отмирающих листьев Antitoxicum officinale и красные — Inula hirta. К концу сентября осенние краски усиливаются отмирающим Asparagus officinalis и краснеющими листьями Pulsatilla patens и Centaurea scabiosa. В течение второй половины августа и сентября заканчивается плодоношение и обсеменение абсолютного большинства видов.

Фаза массового отмирания видов (октябрь). В течение октября продолжается отмирание видов, особенно усиливающееся после сильных заморозков, приблизительно с 5 октября. К 16 октября степь представляет довольно унылую картину. В общем облике травостоя преобладают буровато-желтые отмирающие злаки. Мрачные оттенки ему придают черные пятна отмерших листьев Pulsatilla patens, Inula hirta и Hieracium virosum. Но степь и в это время не безжизненна. Через массу злаков сизыми штрихами проглядывает Artemisia frigida. Близко к поверхности почвы зеленеют всходы и молодые экземпляры многих видов разнотравья. К ним относятся Carex pediformis, Gypsophila altissima, Pimpinella saxifraga, Pulsatilla patens, Potentilla humifusa, Hieracium virosum, Viola sp., Onosma simplicissimum, Filipendula hexapetala, Fragaria viridis, Scutellaria oxyphylla. Остаются зелеными основания дернин злаков с множеством щетинок молодых листьев. В таком состоянии травостой ассоциации уходит под снег.

Таким образом, фенологическое развитие разнотравно-злаковой ассоциации характеризуется следующими особенностями.

- 1. В смене аспектов наблюдается пять периодов: а) весенний период цветение весеннего разнотравья; б) период перехода к лету начала лета бурное вегетативное развитие злаков, отцветание видов весеннего разнотравья, цветение Aster alpinus; в) период первой половины лета генеративное развитие летнего разнотравья, преимущественно видов 2-го яруса, цветение и плодоношение основной массы злаков; г) период второй половины лета цветение разнотравья второй половины лета, преимущественно видов 1-го яруса, послегенеративная вегетация злаков; д) период перехода к осени, осень цветение полыней, массовое отмирание видов. Аспекты и границы между ними выражены довольно четко.
- 2. Возрастает количество долгоцветущих и уменьшается количество быстроцветущих видов от весны к осени.
- 3. В количестве зацветающих и цветущих видов наблюдается два максимума в первой половине лета (конец июня) и во второй половине лета (конец июля). Наиболее выраженным из них является первый максимум, когда количество цветущих видов достигает 34. В начале июля наблюдается некоторая депрессия в цветении.
- 4. Наиболее быстрая смена аспектов отмечена в весенний период и в первую половину лета. Во второй половине лета смена аспектов замедляется, особенно к осени.
- 5. Красочными аспектами травостой характеризуется весной и в первую половину лета. С конца лета (с 25 июля) наступает бескрасочный этап развития степи.
- 6. Наибольшее количество аспективных видов принадлежит к семейству сложноцветных. Из других семейств единичными аспективными видами представлены зонтичные, розоцветные, лютиковые, норичниковые, первоцветные. Из злаков в 1961 г. в аспекте участвовал только Avenastrum desertorum.
- 7. Весной аспекты составлены видами весеннего разнотравья, относящимися к семейству лютиковых, розоцветных, норичниковых, первоцветных. Летом и осенью господствуют сложноцветные, разделяя эту роль в середине лета только с представителем семейства зонтичных *Pimpinella saxifraga*.

Динамика нарастания массы травостоя

Продуктивность травостоя разнотравно-злаковой степи резко различается в первой и второй половине лета (рис. 6). До середины мая травостой имеет продуктивность $5~\mu$ на $1~\epsilon a$ сырой массы. Во второй половине мая и первой декаде июня масса травостоя резко увеличивается и к 15~июня достигает максимальной для ассоциации величины — $36~\mu$ сырой массы с 1~ ϵa . Во второй половине июня и первой половине июля продуктивность травостоя резко снижается до $17~\mu$ сырой массы с 1~ ϵa , τ . е. отмечается некоторая непродолжительная депрессия в нарастании массы. К концу июля продуктивность травостоя снова несколько повышается, но сразу же начинается постепенное уменьшение надземной массы ассоциации, которое и продолжается до конца вегетационного периода.

Изменение урожайности по группам травостоя идет не всегда согласованно. В период июньского максимума сырая масса злаков и разнотравья нарастает параллельно, причем урожайность сырой массы разнотравья, в котором преобладают в это время весенние виды, значительно выше, чем

злаков. Урожайность разнотравья достигает к 15 июня 21 μ на 1 ϵa , а злаков — всего лишь 12 μ на 1 ϵa . Уменьшается же сырая масса разнотравья значительно быстрее, чем злаков, и к 15 июля эти группы травостоя дают почти одинаковую массу. После летней депрессии масса разнотравья несколько увеличивается в конце июля, но уже с 25 июля снова начинается ее дальнейшее уменьшение. Злаки же в это время быстро нарастают и достигают урожайности июньского максимума, а уменьшение их массы начинается только во второй половине августа.

Наивысшая продуктивность ассоциации по сухой массе наблюдается в июньский максимум и равна 18,5 μ с 1 ϵa . По сухой массе злаки преобладают над разнотравьем на протяжении всего наблюдаемого периода

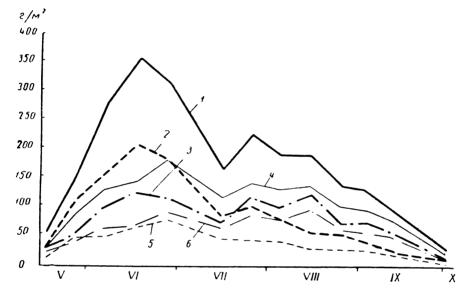


Рис. 6. Динамика надземной массы травостоя разнотравно-злаковой степи. Вес сырой массы: 1 — общий; 2 — разнотравье; 3 — злаки. Вес сухой массы: 4 — общий; 5 — разнотравье; 6 — злаки.

с 16 мая по 3 октября, исключая только дату 25 мая, когда разнотравье по сухой массе несколько превысило злаки. Таким образом, в накоплении общей надземной массы травостоя ассоциации ясно выражен июньский максимум, когда продуктивность ассоциации достигает 36 ц с 1 га. Довольно четко намечается увеличение массы травостоя во второй половине июля, и на первом месте стоят в это время злаки.

В середине июля наблюдается некоторая депрессия в накоплении живой массы травостоя. Эдификаторные виды — ковыли, овсец, — преобладая по сухой массе в течение всего вегетационного периода, по сырой массе преобладают во второй половине лета, таким образом, по развитию массы доминантных видов наиболее характерен для ассоциации максимум второй половины лета. Максимум же первой половины определяется, главным образом, развитием весенне-раннелетнего лугового разнотравья.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Смена аспектов является одной из самых ярких сторон динамики растительных сообществ. Каждая ассоциация характеризуется «наличием ряда неизменно повторяющихся константных аспектов, обусловленных фазами

развития видов, ежегодно представленных в ценозе в значительном количестве» (Кожевников, 1937). Интересно сравнить аспекты степных ассоциаций хребта Ирендык с аспектами степей Сибири и европейской части СССР. Но для этого необходимо установить константные аспекты наших ассоциаций, для чего нужно провести наблюдения в течение ряда лет, так как периодичность развития некоторых видов, погодные условия, влияющие в какой-то мере на обилие видов и интенсивность их цветения, определяют некоторые колебания в аспективных картинах. Так, в нашей разнотравнозлаковой ассоциации аспективным видом является Stipa Zalesskii, который в 1961 г. плодоносил единичными экземплярами, и S. capillata, который в 1962 г. плодоносил в гораздо большем, чем в 1961 г., количестве. Кроме того, для сравнения аспектов нашей территории с аспектами растительности других районов необходимо иметь сведения об аспектах большего числа ассоциаций, хотя бы основных, типичных. Сравнения затрудняются также и тем, что наблюдения ряда авторов за аспективными картинами касаются не отдельных ассоциаций, а обширных участков, включающих, очевидно, несколько ассоциаций (Алехин, 1909; Покровская, 1940; Балаш, 1948). О смене аспектов отдельных ассоциаций в литературе встречаются довольно немногочисленные отрывочные сведения (Камышев, 1958; Каден. 1940). Знакомство с работами по изучению аспектов степей других районов позволяет установить только некоторые общие с нашими степями аспективные виды. Для европейских (Покровская, 1940; Алехин, 1909; Балаш, 1948) и сибирских (Голубев, 1960) степей и наблюдаемой нами разнотравно-злаковой ассоциации общими весенними аспективными видами являются Adonis vernalis, Pulsatilla patens. В европейских и наших степях аспектируют Trifolium montanum, Galium verum, Onobrychis arenaria, Centaurea scabiosa.

Кривые цветения наших ассоциаций показывают, что максимум цветущих видов выявляется в июне, так же как и в Стрелецких, Аксайских, Центрально-Казахстанских степях (Покровская, 1940; Борисова-Гуленкова, 1960; Балаш, 1948; Борисова и Попова, 1959; Бузулукова, Буркова, Горшкова, 1959 и др.). В отличие же от этих авторов, отмечающих один максимум в количестве цветущих видов, мы склонны считать, что в начале июля намечается некоторая депрессия в цветении, после чего несколько повышается количество цветущих видов во второй половине лета.

Динамика массы наших ассоциаций также фиксирует период вегетационной депрессии в середине июля, что отмечается многими авторами для настоящих степей.

Сравнение динамики развития травостоя наших степных сообществ показывает, что общей чертой их ритмики является некоторая в развитии, наступающая в середине июля. Черта эта, свойственная всем степям умеренного сухого климата и отличающая их от других типов степей (Ярошенко, 1961), проявляется, однако, в разнотравно-злаковой и каменистой степях по-разному. В разнотравно-злаковой степи вегетационная депрессия выражена значительно слабее. Несмотря на то, что июньский и позднелетний максимумы массы эдификаторов по своему абсолютному значению одинаковы, максимум общей надземной массы травостоя в июне значительно больше, чем во второй половине лета, а вегетационная депрессия очень непродолжительна. Это приближает кривую продуктивности травостоя данного сообщества к одновершинной кривой продуктивности лугов, что указывает на характерную черту природы разнотравно-дерновинно-злаковых степей хребта Ирендык. Разнотравно-дерновинно-злаковые степи благодаря особенностям физико-географических условий горной страны с ее пересеченным рельефом, большим, по сравнению с равнинными условиями прилегающих районов, количеством осадков, большой пестротой растительного покрова на небольших территориях, близким соседством луговых и лесных сообществ, обогащаются значительным количеством лугово-степных, луговых и лесных видов, достигающих иногда довольно высокого обилия (sp.—cop.,). Это и придает разнотравно-дерновинно-злаковым степям хребта некоторые «луговые» черты. Указанная специфика природы разнотравнодерновинно-злаковых степей хребта Ирендык и находит выражение в особенностях динамики их сезонного развития.

В каменистой же степи летняя депрессия более глубокая, хорошо выражено возрастание массы травостоя во второй половине лета и в сентябре. Следовательно, каменистая злаково-разнотравная степь в ритмике сезонного развития проявляет чисто «степные» черты, что обусловлено особенностями экологического режима каменистых склонов южных экспозиций. Указанная особенность сезонной динамики каменистой злаково-разнотравной степи наводит на мысль о том, правильно ли отнесение каменистых степей к луговым, не следует ли их выделять, наряду с луговыми степями, в качестве самостоятельной таксономической единицы.

Установленное нами наличие разных черт в динамике сезонного развития горной разнотравно-дерновинно-злаковой и горной каменистой злаково-разнотравной степи, отражающих специфику их природы, позволяет сделать следующий вывод: особенности ритмики сезонного развития степных растительных сообществ, как один из показателей природы растительных сообществ в их динамике, должны быть использованы при классификации степной растительности, причем не только при выделении подтипов степей, как это делает П. Д. Ярошенко (1961), но и при подразделении подтипов на более мелкие таксономические единицы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь» под Курском. Спб., 1909.
- Алехин В. В. Методика геоботанических исследований. Сб. статей. М.—Л., Изд-во
- «Пучина», 1925. Балаш А. П. Смена аспектов и фенологический спектр Аксайской степи. Ростовский
- Балаш А. П. Смена аспектов и фенологическии спектр Аксаиской степи. Ростовскии гос. пед. ин-т, Уч. зап. ф-та естеств., вып. 1. Ростов-на-Дону, 1948. Башенина Н. В. Происхождение рельефа Южного Урала. М., Географгиз, 1948. Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954. Борисова И. В. и Попова Т. А. Изучение ритма сезонного развития степных рас-
- тений Центрального Казахстана. Материалы первой сессии научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Борисова-Гуленкова М. А. Ритм сезонного развития растений дуговой степи. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 14 (6), 1960.
 Бузулукова Е. И., Буркова В. М., Горшкова А. А. Итоги первого года стационарных работ в степной зоне Приаргунья. Материалы первой сессии научно-
- го совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
 Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, Изд-во АН Казах. ССР, 1957.
 Вагина Т. А. Динамика нарастания травяной массы на пастбищах Южной Барабы. Тр. Бот. сада АН СССР, Зап. Сиб. фил. АН СССР, вып. 1. Новосибирск, 1956. Голубев В. Н. Аспективные картины растительности лесостепи Западной Сибири.
- Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника, вып. 6. Курск, 1960.
- Голубев В. Н. К познанию растительности луговых степей. Бот. ж., № 1, 1962. Ильинский А. П. Высшие таксономические единицы в геоботанике. «Сов. бот.», № 5,
- Ильинский А. П. Растительность земного шара. М. Л., Изд-во АН СССР, 1937. Каден Н. Н. Очерк растительности Казацкой степи под Курском. Тр. Центрально-
- Черноземного гос. заповедника, вып. 1. Курск, 1940. Камышев Н. С. Фазы развития каменной степи и проблема происхождения аспектов дерновинно-луговых степей. Тр. Воронежского гос. ун-та, т. 28. Воронеж, 1958.
- Кожевников А. В. Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Ун. Зап. Моск. гос. ун-та, вып. 11, «Биология». М., 1937.

Лавренко Е. М. Методика геоботанических исследований степей. В кн.: «Методика полевых геоботанических исследований». М.-Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Лавренко Е. М. Степи СССР. В кн.: «Растительность СССР», т. 2. М.—Л., Изд-во

АН СССР, 1940.
Морозова О. И. Изучение сезонных явлений у растительности пастбищ. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, вып. 15. Душанбэ, 1949.
Овчиников П. Н. Основные моменты происхождения горных степей. Сообщ. Тадж.

фил. АН СССР, вып. 3. Душанбэ, 1948.

Покровская В. М. Стрелецкая степь в аспективных картинах. Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника, вып. 1. Курск, 1940.

Полевая геоботаника. М.—Л.,Изд-во АН СССР, т. 1. 1959; т. 2, 1960. Прозоровский Н. А. К познанию динамики северных степей в пределах Средне-Русской возвышенности. М., 1949 (МГУ).

Ронгинская А.В. Наблюдения над сезонной изменчивостью фитоценозов на лесо-степном стационаре в Западной Сибири. Материалы первой сессии научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Семенова-Тян-Шанская В. М. и Никольская Н. И. Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземной зоны. Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника, вып. 6. Курск, 1960.

Сукачев В. Н. Стационарное изучение растительности. «Землеведение», т. 3 (43),

Шалыт М. С. О фитофенологических спектрах. «Сов. бот.», № 1, 1946. Шалыт М. С. Стационарные и фенологические наблюдения над растительностью и построение фитофенологических спектров. Тр. фенологического совещания. Л., 1960.

Шенников А. П. Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодской обл. с.-х. опыт. ст., вып. 2. Вологда, 1928.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.

ВЫП. 42 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1965

M. M. CTOPOXEBA

СОГРЫ ДОЛИНЫ РЕКИ КАМЫ И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Термин «согра» употребляется населением Урала и Сибири для обозначения заболоченных лесов с резко выраженным кочковатым микрорельефом. Впервые в литературу этот термин введен в 1897 г. И. И. Гуторовичем, и, почти в это же время, А. В. Фоминым (1898). Позже он встречается в опубликованных статьях П. П. Серебренникова (1904, 1913), А. Молотилова (1912), Б. Н. Городкова (1916), Э. Э. Керн (1919). После двадцатых годов текущего столетия он появляется постоянно в лесоводственных, геоботанических, болотоведческих и других работах. Таким образом, этот термин прочно вошел в литературу, означая заболоченные леса с кочковатым микрорельефом, реже обезлесенные осоково-травянистые кочкарники, но, тем не менее, до сих пор он не имеет четкого объема содержания.

В предлагаемой статье под сограми подразумеваются заболоченные леса речных долин и водораздельных понижений со скоплением значительного запаса перегнойных веществ в почве и образованием торфяной толщи различной мощности, с кочковато-ямчатым микрорельефом, несущим пестрый травяной покров, сложенный по буграм и кочкам из обычных представителей таежных лесов, а по мочажинам — из различных гидрофильных растений с зелеными и сфагновыми мхами. Древесный ярус состоит из характерных для данной ботанико-географической подзоны пород, выносящих переувлажнение. Древостой в сограх, в основном V, реже IV бонитета. Деревья обильно покрыты лишайниками. Гниющий колодник дополняет довольно мрачный колорит согр.

Мы склонны рассматривать согры как длительный этап эволюции некоторых заболоченных лесов, в процессе которого они проходят минеральную (бесторфяную) и торфяную (эутрофную и мезотрофную) стадии болот.. Естественно, что в группу согр не могут быть включены, например, сплавины зарастающих водоемов и различных заболоченных территорий, микрорельеф которых не получил кочковатости (согровости), а в связи с этим не произошла и дифференциация растительного покрова, характерного для согр, хотя по почвенно-гидрологическому режиму они могут стоять в параллельном ряду с сограми и при соответствующих условиях перейти в таковые. Не включаются сюда также и травяно-осоковые кочкарники, лишенные древесной растительности. Согры часто включаются в комплекс «бросовых земель». Однако путем мелиорации их можно превратить в высококачественные сенокосно-пастбищные и другие сельскохозяйственные угодья. По выражению Р. А. Еленевского (1924), заболоченные леса, в том числе, следовательно, и согры, есть неисчерпаемый богатейший потенциальный кормовой фонд.

ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Отрезок долины р. Камы в ее среднем течении (рис. 1), в пределах которого изучались согры, лежит между 58 и 59°35′с. ш., в подзоне южной тайги (пихтово-еловой, с примесью широколиственных пород) Западного

∠1 **□**32

Рис. 1. Отрезок среднего течения р. Камы между городами Усолье — Пермь.

1 — граница долины р. Қамы; 2 — участки наибольшего развития согр.

Предуралья, холмисто-увалистый материк которого рассечен сетью речек, логов и оврагов, нередко с выходами ключей.

По многолетним данным метеорологических станций (Климатологический справочник, 1946, 1954, 1955, 1956), средняя годовая температура этого района равна 1,4°. Климат умеренный. Характерной особенностью его является малая продолжительность солнечного освещения, выражающаяся за год в 1679 ч, что составляет лишь около 30% от полного солнечного освещения, которое могло бы быть при условии ясного неба от восхода и до захода солния.

Самый теплый месяц — июль, со средней температурой 18,0° и самый холодный — январь, с температурой —15,4°. Теплый период равен в среднем 152 дням (первый мороз 19 сентября, последний — 23 мая). Снежный покров появляется во второй декаде октября. Наибольшей высоты он достигает в третьей декаде февраля, давая максимум 100, а минимум 20 см, затем в марте постепенно уменьшается и в апреле быстро исчезает. Годовое количество осадков превышает 500 мм и, несомненно, является одним из важнейших факторов заболачивания долины, которое усугубляется характером рельефа и значительной высотой стояния грунтовых вод. Водный режим в значительной степени зависит от механического состава аллювиев, обусловливающего их различную фильтрационную способность.

В химическом отношении воды долины р. Камы в описываемом участке разнообразны, что определяется пестротой подстилающих пород. В основном здесь наблюдаются два типа вод — карбонатный, связанный с наличием карбонатных пород (мергелей, известняков), и сульфатный, связанный с гипсами, ангидридами и т. п. По данным О. А. Алекина (1948), в верховьях р. Камы, в районе г. Березников, наравне с сульфидами и карбонатами, значительный процент падает и на хлориды (СІ'),

так как в этой части (от устья р. Пильвы до впадения в нее р. Чусовой) р. Кама протекает среди отложений Казанского и Кунгурского ярусов, богатых химическими осадками в виде каменной соли, гипсов и ангидри-

дов. Особенно мощные месторождения галогенов известны в районе бассейнов рек Глухой, Вильвы и Яйвы (г. Березники — г. Соликамск).

Таблица 1

еоды притоков О. А. Алекина	рек Камы и Чусовой, (1948), мг/л

Река	Пункт	Дата взятня пребы	рН	Общая жест- кость, ме/эка	Ca"	Mg··	K' + Na'	нсо₃′	SO ₄ "	CI'
Колва Вишера Яйва Кондас Иньва Косьва Обва Чусовая		6/VIII 1941 3/VII 1926 6/VIII 1926 7/VIII 1926 10/VIII 1926 10/VIII 1926 10/VIII 1926 11/VIII 1926	7,5 7,45 7,5 8,05 7,5 8,2	2,07	15,5 21,3 30,6 36,2 27,7 47,6	3,6 2,7 6,4 10,5 4,1 15,0	11,6 11,5 13,3	61,0 61,0 109,8 183,0 64,0 244,0	9,0 11,1 10,5 4,1 23,9 3,4	32,0 11,0 17,3 3,0 3,1 31,1 4,1 9,2

Вода р. Камы до впадения р. Чусовой мягкая (табл. 1). Химический состав воды р. Камы и грунтовых вод ее долины, несомненно, влияет на растительность, а также на степень и быстроту разложения растительных остатков в сограх и качество торфяных залежей.

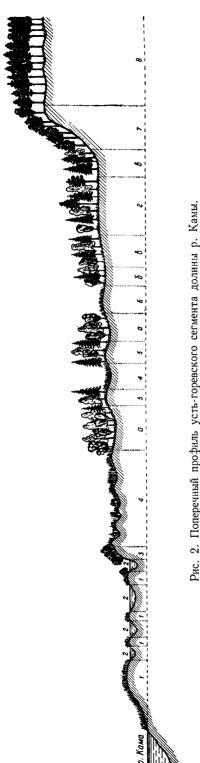
В долине реки наблюдаются расширения, образовавшиеся, возможно, вследствие пластичности развитых в этой полосе песчано-глинистых толщ пермского возраста (Краснопольский, 1889), легко поддающихся размыву. На наличие аналогичных расширений в долине р. Оки указывает, например, Р. А. Еленевский (1924), а в долине рек Днепра и Припяти — Б. Л. Личков (1928). Эти расширения, по их описанию, приурочены к песчано-глинистым ледниковым наносам. Некоторые геоморфологи (Личков, 1928 и др.) склонны считать их древнеозерными расширениями, образовавшимися в зандровой полосе, непосредственно примыкавшей к краю ледника.

Русло реки делает значительные излучины (меандры), особенно в пределах расширений. Меандры расчленяют аллювии долины на сегменты, называемые местным населением хоботами и мысами в зависимости от крутизны излучин.

Верхняя часть (по течению реки) аллювиальных сегментов, как правило, наиболее возвышенна и обычно медленно разрушается рекой, а нижняя — значительно снижена, при этом все время происходит ее наращивание в высоту и в ширь за счет осаждения и причленения свежих аллювиев. Таким образом, аллювиальные сегменты постепенно сползают вниз по течению реки.

Независимо от ширины и величины аллювиальных сегментов на всем протяжении долины хорошо прослеживается ряд ступеней, или так называемых террас, как речного, так и озерного происхождения. Самая молодая терраса, находящаяся в стадии активной аккумуляции, называемая некоторыми геоморфологами «нулевой», или бечевником, высотою 1—1,5 м, сложена песком и галечником, с невыраженным процессом почвообразования. Бечевник не имеет сомкнутого растительного покрова. Из случайно заносимых ветром и водой растений здесь укореняются те из них, которые хорошо переносят длительное затопление и бурные натиски вод, например, Petasites spurius, Potentilla anserina, Equisetum arvense, некоторые виды Salix и др.

За бечевником идет так называемая первая терраса (современная пойма)



; corpы вто-glutinosa и — вырубка ОЛЬХИ t-луговые ценэзы, 5-смешанный дэлгомэшники, сфагнэвые и т. π .) дк COCHE сфагновые и т. прямесью - зарэсли лес на ск , б — берез ..., повые ценовы, 2— озера, 3— нного леса: третья терраса: 7— сосновый, а— березово-ольховая с Alnus glutinosa; с месте смешанного леса; третья терраса: Тервая терраса: I —

высотою 4—6 м (Корчагин, 1934: Краснов. 1948), ежегодно заливаемая на продолжительное время (до 30 дней и более) и находящаяся в стадии аккумуляции. Сложена она молодыми слоистыми песчано-глинистыми аллювиями. Последние представляют собой ряд причленных друг к другу крутых узких грив, вытянутых параллельно течению реки. В низовьях аллювиального сегмента первая терраса чаше незаметно переходит бечевник, а в верховьях, окаймленная береговым валом (приподнятой крайней гривой), круто обрывается к воде. С другой стороны она граничит с более высокой второй террасой, переход к которой то резко, то едва выражен. Особенно слабо заметен переход от первой ко второй террасе в низовьях сеггде межгривия второй террасы незаметно переходят в аллювии первой, по которым весной во время паводка заходит вода с низовий в область второй террасы.

После спада паводковой воды на месте глубоких межгривных понижений первой террасы, или так называемых бороздин (Игошина, 1927), остаются озерки различной стадии зарастания. Расположенные ближе к реке, в условиях более молодых аллювиев, обычно окаймлены неширокой полосой осок. За полосой осок, зонально располагаясь, следуют полупогруженные, погруженные и свободно плаваюшие водные растения. Озера, лежащие в более древних аллювиях первой террасы, преимущественно в притеррасной части, уже окаймлены зарослями ивняков, а в прибрежной полосе их вод нередко наблюдаются большие сплавины.

Первая терраса покрыта в основном лугами и кустарниками. По береговому валу ее и первой за ним гриве, реже и по

второй, сложенным рыхлыми песчаными аллювиями с слабо задерненными почвами, распространены злаковые (костровые, лисохвостовые, канареечниковые, белополевичные) и злаково-разнотравно-крупнотравные луга. В составе последних, наравне с рыхлокустовыми и корневищными злаками, принимают участие зонтичные Heracleum sibiricum, Archangelica officinalis, Cenolophium Fischeri и т. п.

Удаленные от реки участки первой террасы лучше задернены, а травостой разнообразнее и богаче. В связи с уплотнением аллювиев, рыхлокустовые и корневищные злаки постепенно выпадают, взамен их внедряются в травостой плотнокустовые, что ведет к снижению аэрации и дренажа.

Вторая терраса высотой 7—9 м (Краснов, 1948; Корчагин, 1934), называемая первой надпойменной (старая пойма), с затухающим аллювиальным процессом, сложена песчано-глинистыми и глинистыми аллювиями. Наиболее высокие ее гривы, особенно в верхней части сегмента, почти совсем вышли из-под затопления и покрыты фрагментарного типа смешанными лесами или различными злаково-разнотравными лугами. Наиболее древние элементы этой террасы, вдвинутые в глубь сегментов, снивеллированы и сильно заболочены, особенно там, где долина имеет значительные расширения, являющиеся широкой ареной развития согр. Иногда в этой полосе встречаются также и луговые ассоциации — осоковые, щучковые, осоковощучковые (типичные синантропные луга), образовавшиеся на месте сведенных согр (рис. 2).

Там, где вторая терраса подходит к реке (главным образом в верховьях сегментов), на разрезе подмываемых и разрушаемых берегов, на протяжении всего изучаемого отрезка долины, мы неоднократно наблюдали слои и линзы (нередко мощностью до 2—3 м) погребенных торфяников. Ботанический анализ их торфов показывает, что они являются производными различных согр (березово-еловых, березово-елово-сосновых и т. п.). На наличие погребенных трофяников в слоях этой террасы указывают в своей работе также А. А. Генкель и А. П. Лебедева (1940).

Третья терраса, или так называемая вторая надпойменная (боровая), высотою 15—20 м, сложенная флювиогляциальными отложениями, нередко имеет дюнный характер рельефа. Песчаные и супесчаные почвы ее по буграм и южным склонам покрыты сосновыми борами, а сухие западинки и северные склоны — пихтово-еловыми и смешанными лесами. Переувлажненные депрессии и выравненные участки несут громадные площади верховых болот с узкой полосой согр по периферии.

Четвертая терраса высотою 30—40 м, сложенная галечниково-глинистыми образованиями с включением валунчиков, по мнению некоторых геоморфологов, не речного, а озерного происхождения, образовавшаяся в период наибольшего подпора ледниковых вод. Небольшие остатки ее сохранились на всем протяжении участка долины. Покрытая пихтово-еловыми лесами, мало чем отличающимися от лесов прилегающих водоразделов, эта терраса (вернее, небольшие остатки ее) слабо выражена. В ее пределах согры не развились, поэтому ее растительный покров мы не изучали.

Геоморфологическая сложность долины р. Камы и неравноценность отдельных элементов ее поперечного профиля определяют, в основном, расположение растительных ассоциаций, в том числе и согр. Обращает на себя внимание пестрота растительности, характерная для долин крупных рек. Частая смена одних фитоценозов другими по линии поперечного профиля долины, зависящая от состояния подстилающих аллювиев (высоты, возраста, механического состава, гидрологического режима, степени удаленности от реки и материковых поднятий и т. п.), создает в растительном покрове ярко выраженную мозаичность, которая связана с фрагментарностью сменяющих друг друга ассоциаций и особенно характерна для раститель-

ности первой и второй террас, находящихся все еще в стадии становления. При этом более энергичная смена растительности идет на молодых аллювиях. В связи с нивелировкой более старых аллювиев, приуроченные к ним фитоценозы начинают занимать большие площади, теряют фрагментарность и становятся относительно более стабильными.

Следует отметить, что нередко нормальный процесс формирования аллювиальных сегментов допрерывается, вследствие, например, перемещения русла реки, и начинается переформировка части аллювиев. Это ведет к резкому изменению почвенно-гидрологического режима, что, в свою очередь, вызывает изменения в растительности. Поэтому растительный покров долин рек, больше чем в других местах, несет следы вторичных изменений.

В расположении фитоценозов в речных долинах наблюдается определенная закономерность. К свежим аллювиям, как правило, приурочены молодые и простые по сложению фитоценозы, а к более древним аллювиям, удаленным от реки,— наиболее сложные растительные группировки.

При нарушениях нормального генезиса самих аллювиев наблюдаются случаи приостановки развития растительного покрова и даже их некоторое омолаживание, или, наоборот, происходит быстрый процесс старения ценозов, в случае внезапного удаления несущих их аллювиев из активной аккумулятивной зоны в зону неактивную. Например, при прорыве рекой перемычки в суженной части меандра и последующем спрямлении русла реки происходит омолаживание более старых аллювиев, оказавшихся вблизи нового русла, и наоборот, в глубине сегмента аллювиальный процесс затихает.

Значительные нарушения и изменения в растительный покров вносит также хозяйственная деятельность человека.

В пределах долины р. Камы согры получили исключительно большое развитие на второй террасе (старой пойме). В условиях первой террасы (современной поймы) мы находим местообитания, аналогичные тем, которые на второй террасе послужили отправными очагами образования согр (зарастающие водоемы, переувлажненные бороздины, зарастающие ивами кочкарники и т. п.). На третьей террасе, где развиты, главным образом, верховые болота, согры отступили на второй план и встречаются исключительно по закраинкам болотных массивов и в условиях приматериковых депрессий.

типы согр и их эволюция

Типы согр изучены слабо. А. А. Генкель и П. Н. Красовский (1934), обследовавшие древнюю террасу долины р. Камы ниже г. Перми, отмечают наличие елово-ольховых и ольхово-еловых согр, которые в известных случаях переходят в березово-осоковые с ольхой согры. На данной террасе согры встречаются в виде узких полос по закраинкам болот и в приматериковых депрессиях, поэтому авторы не имели возможности отметить то большое типологическое разнообразие, которое присуще сограм долины Камы. Также мало уделено внимания сограм средних и малых рек Предуралья в работе А. А. Вахрушевой, А. А. Генкеля, М. М. Даниловой и П. Н. Красовского (1934).

В процессе геоботанической съемки в долине р. Камы автором собран значительный материал по типологии согр. Изучение современного растительного покрова, бурение подстилающих торфяных залежей, анализ образцов торфа позволили уловить переходы от одних согр к другим. В итоге мы имеем возможность дать характеристику основных в долине р. Камы типов согр и в общих чертах наметить их эволюцию. Типы согр по объему равны группам ассоциаций. Наиболее распространенные из них следую-

щие: ивово-березовые; березово-ольховые с $Alnus\ glutinosa$; березово-елово-ольховые с $A.\ glutinosa$; березово-еловые с сосной, $A.\ glutinosa$ и $A.\ incana$; елово-березово-сосновые; березово-сосновые; елово-ольховые с $A.\ incana$; березовые.

В основу типологии согр были взяты возрастные различия, территориальное расположение их в долине, характер растительных ярусов и почвенно-грунтовые условия их местообитаний, т. е. все то, что в общей сложности создает характерный облик того или иного типа растительности.

Ивово-березовые согры

Ивово-березовые согры располагаются в виде узких полос по периферии березово-ольховых согр и по глубоким бороздинам в зоне молодых аллювиев на переувлажненной иловато-болотной почве. Древостой их сложен березой пушистой (Betula pubescens) высотою 7—8 м и ивами (Salix cinerea, S. pentandra, S. viminalis). Изредка присутствует ольха черная (Alnus glutinosa). Березы располагаются группами, кроны не смыкаются. Микрорельеф бугристо-кочковатый. Между буграми и кочками все лето стоит вода. На кочках и буграх довольно обильны Filipendula ulmaria, Calamagrostis lanceolata, C. Langsdorffii, Carex gracilis, Chrysosplenium alternifolium, Myosotis palustris. По слабо обводненным межкочьям произрастают Carex vesicaria, C. aquatilis; по обводненным ямам — заросли Comarum palustre, Caltha palustris, Calla palustris, Menyanthes trifoliata и другие растениявлаголюбы.

Переувлажненная почва, беспорядочное переплетение корней и корневищ древесных пород и травянистых растений делают ивово-березовые согры трудно проходимыми.

Образуются ивово-березовые заросли на месте бывших травянисто-осоковых кочкарников. Процесс их формирования не трудно проследить, так как он совершается и в настоящее время, особенно в зоне молодых аллювиев.

Березово-ольховые согры с ольхой черной (Alnus glutinosa)

Данный тип согр распространен в долине р. Камы, особенно в пределах расширений, где наиболее развита вторая терраса (старая пойма). Располагаясь преимущественно в нижних частях сегментов, они приурочены к ежегодно заливаемым межгривным понижениям (бороздинам) вторых террас, получающих богатое минеральное питание за счет паводковых вод.

По линии поперечного профиля долины березово-ольховые согры чередуются со смешанными травянистыми лесами грив, с осиной, березой, елью и сосной в древостое и липой в подлеске. В продольном направлении они тянутся узкими полосами (шириною 25—100 м), постепенно выклиниваясь или переходя из одного понижения в другое, нередко через ряд озер, богато представленных в этой зоне аллювиального сегмента. При этом березово-ольховые древостои с узким фронтом ив впереди подступают к самой воде.

Приуроченные к аккумулятивной зоне вторых террас, березово-ольховые согры являются самым молодым типом согр в их генетическом ряду, уступая в этом отношении только ивово-березовым зарослям.

Несмотря на общность древесного яруса, в группе березово-ольховых согр выделяется несколько ассоциаций, из которых наибольшее распространение получили следующие.

Осоково-березово-ольховая согра— наиболее молодая стадия березово-ольховых согр, встречается в периферической части вторых террас, в увлажненных бороздинах на торфянисто-глеевых почвах. Примером может служить согра в Усть-Горевском сегменте, на левом берегу р. Камы, в периферической части второй террасы. Мезорельеф здесь гривный. Гривы ориентированы параллельно реке. Одна из первых облесенных бороздин шириною 20—25 м покрыта осоково-березово-ольховой согрой. Со стороны реки она окаймлена узкой полосой зарослей ив и березы (фрагмент ивово-березовой согры, граничащей с луговыми насаждениями примыкающей гривы).

Береза пушистая (Betula pubescens) и ольха черная (Alnus glutinosa), высотою 18—20 м (диаметр стволов ольхи 15—25, березы — 20 см), формируют древесный ярус. Соотношение пород 901Б. Деревья расположены группами, образуя прогалины, сомкнутость крон колеблется в пределах 0,3—0,6. Расстояние между деревьями 2—10 м. В подлеске в небольшом количестве ива пепельная (Salix cinerea), крушина ломкая (Frangula alnus),

смородина черная (Ribes nigrum).

Мезорельеф бугристо-кочковатый. Бугры высотою 60—65 *см* и диаметром до 1—2 м сформированы корнями деревьев (приствольные бугры). Среди них разбросаны кочки высотою 20—40 *см*, занятые, главным образом, осоками. По межкочьям очень долго задерживается заходящая весною паводковая вода. Высыхая к концу лета, она оставляет полужидкую буроватую массу перегнойных частиц, подстилаемую на глубине 40—50 *см* глеевым горизонтом. Мощность перегноя достигает 80—100 *см*. Еще глубже обнаруживаются песчаные слои аллювия.

Только в конце июня в межкочьях начинают развиваться растения, преимущественно различные виды гидрофильных мхов Stereodon arcuatus, Calliergon cordifolium, C. giganteum, Climacium dendroides, Drepanocladus aduncus. Травостой, покрывая почву до 50%, сложен следующими видами растений: Carex vesicaria sp., C. elongata sol.-sp., C. aquatilis sol.-sp., C. caespitosa sol.-sp., C. pallescens sol., Menyanthes trifoliata sp. (gr.), Calla palustris sp. (gr.), Cicuta virosa sol., Alisma plantago-aquatica sp. (gr.), Comarum palustre sol., Polygonum amphibium sol., Filipendula ulmaria sol., Ranunculus repens sol., Scutellaria galericulata sol., Lysimachia vulgaris sol., Poa palustris sol., Lycopus europaeus sol.

Осоково-лабазниково-березово-ольховая согра располагается преимущественно около озер в затопляемой части вторых террас на торфяных переувлажненных почвах. Торфяные залежи достигают мощности 2—3, иногда даже 4—5 м. Сложены они обычно на всю глубину хорошо разложившимися древесными торфами.

Подстилающий субстрат, богатый органическими и минеральными веществами, создает оптимальные условия для развития здесь черной ольхи (Alnus glutinosa). Примером может служить осоково-лабазниково-березово-ольховая согра, расположенная в нижней части висимского сегмента на левом берегу р. Камы около верхнего конца озера в плоском заторфсванном межгривии. Почва торфяная. Мощность торфяного слоя 5 м, при этом на глубине 4 м при бурении обнаружена прослойка воды.

Микрорельеф бугристо-кочковатый. Ямы между буграми заполнены коричнево-бурой жижей, на поверхности которой в некоторых местах плавают растеньица *Hydrocharis morsus ranae*, вероятно, занесенные паводковыми водами из ближайшего озера.

Древостой сформирован черной ольхой (Alnus glutinosa), к которой в небольшом количестве примешивается береза пушистая (Betula pubescens). Высота деревьев 18—20 м, расстояние между стволами 2—10 м. Расположение ольхи преимущественно групповое, по 3—4 экземпляра вместе. Формула древостоя 901Б. В подлеске в небольшом количестве черемуха и черная смородина.

Травостой пестр, хорошо развит. Преобладающие в нем осоки и лабазних придают ему довольно красочный аспект. Остальные компоненты скрыты в гуще этих растений. Проэктивное покрытие почвы травостоем 80%. Видовой состав мохово-травяного яруса следующий: Carex aquatilis sp.-sol., C. vesicaria sol.-sp., C. elongata sol., Filipendula ulmaria cop₃., Athyrium filix femina sol., Lysimachia vulgaris sol., Lycopus europaeus sol., Solanum dulcamara sol., Stachys palustris sol., Cicuta virosa sol., Equisetum palustre sol., Mentha arvensis sol., Galium palustre sol., Ranunculus repens sol., Polygonum amphibium sol., Alisma plantago-aquatica sol., Comarum palustre sol., Calla palustris sp., Calliergon cordifolium cop₃., Climacium dendroides sol.

Т р а в я н о-б е р е з о в о-о л ь х о в а я с о г р а точно так же располагается по заторфованным бороздинам вторых террас. Подстилающие торфяные залежи достигают мощности 1, реже 3—4 м и даже более. Микрорельеф выражен более резко, отсюда — еще большая дифференциация в растительном покрове. В древостое, кроме ольхи и березы, появляются и другие древесные породы, например, ель, поселяющаяся на аэрируемых буграх. Примером может служить ассоциация нижней части висимского сегмента в центре лесного массива, сложенного перемежающимися лентами согр по заторфованным бороздинам и смешанных лесов (ель, береза, сосна, липа, осина) — по гривам второй террасы.

Описываемая березово-ольховая согра расположена в заторфованном межгривии шириною 65—70 м. Древесный ярус сформирован березой пушистой (Betula pubescens) и ольхой черной (Alnus glutinosa) высотою до 20 м с диаметром стволов до 20, реже до 25 см. Преобладает ольха 703Б. Деревья располагаются группами по 3—4, реже 5—6 экземпляров вместе. В подлеске встречается рябина и молодые елли. В кустарниковом ярусе

смородина черная (Ribes nigrum) и свидина (Thelycrania alba).

Микрорельеф бугристо-кочковатый. Кочки тумбообразной формы высотою 30—35 cм, диаметром 20—25 cм. Бугры нередко имеют площадь в несколько квадратных метров; межкочия — от нескольких квадратных сантиметров до 6—10 m2. Ассоциация травяно-березово-ольховой согры сравнительно сухая, только в некоторых межбугорных ямах грунтовая вода выступает на поверхность, особенно после спада паводковых вод.

Деревья сильно поражены трутовиками Piptoporus betulinus, Fomes fomentarius, Phellinus igniarius. В травостое много Filipendula ulmaria, Calla palustris, Caltha palustris, среди которых ютятся гидрофильные зеленые мхи Calliergon cordifolium, Stereodon arcuatus, Climacium dendroides. Покрытие почвы травостоем — 50%. Последний сложен следующими видами растений: Filipendula ulmaria cop_1 ., Carex caespitosa cop_3 ., C. vesicaria sol., Cicuta virosa sol., Stachys palustris sol., Calamagrostis lanceolata sol., Polygonum amphibium sol., Lycopus europaeus sol., Galium palustre sol., Mentha arvensis sol., Ranunculus repens sol., Caltha palustris cop. (gr.), Calla palustris cop. (gr.), Scutellaria galericulata sol.

Березово-елово-ольховые согры с черной ольхой (Alnus glutinosa)

По мере старения и поднятия в высоту аллювиев второй террасы сила паводковой воды значительно падает, так как затопление этих участков происходит за счет медленно поднимающихся с низовьев сегмента подпертых рекой вод. Кроме того, сокращается период их затопления. Бывшие здесь березово-ольховые согры по мере старения несущих их аллювиев вступают в следующий этап развития. Происходит перестройка как в древесном, так и в травянистом ярусе. При достаточном количестве минераль-

ных и органических веществ и ежегодном освежении субстрата паводковыми водами, ольха черная, хотя несколько и вытесняется породами, но пока не чувствует угнетения и продолжает занимать в древостое значительное место. Наряду с этим возрастает роль ели. Постепенно она занимает все более и более видное место в древостое, тесня другие породы. Несколько изменяется к этому времени и состав травяного яруса и мохового покрова. Бугристо-кочковатый микрорельеф, с одной стороны, как бы консервирует (задерживает) по межбугорным впадинам гидрофильные элементы травостоя (Calla palustris, Caltha palustris, Comarum palustre), с другой стороны, стимулирует поселение и развитие мезофитов из числа типичных лесных компонентов (Rubus arcticus, Dryopteris Linnaeana, Valeriana officinalis, D. cristata, Majanthemum bifolium).

Таким образом, березово-ольховые согры переходят в стадию березовоелово-ольховых. В соответствии с этим, березово-елово-ольховые согры расположены на второй террасе в наиболее снивелированной верхней и в более удаленной от реки средней частях аллювиального сегмента. Почвы в этих сограх торфянистые. Торфяные толщи сложены преимущественно древесными лесными торфами.

Для иллюстрации березово-елово-ольховых согр приводим описание верхней части висимского сегмента. Березово-елово-ольховая согра, шириною 100—150 м, вытянута в продольном направлении сегмента. С одной стороны, окаймленная узкой полосой ивово-березовой согры, она граничит с лугами периферической части второй террасы; с другой стороны, по мере удаления от русла, она сменяется березово-еловой согрой с примесью сосны и ольхи. Торфяная почва согры переувлажнена вплоть до выхода грунтовых вод по некоторым межкочьям на дневную поверхность.

Первый ярус древостоя сформирован ольхой черной (Alnus glutinosa) и березой пушистой (Betula pubescens) высотой до 20 м, с диаметром стволов 20—25 см. Ель (Picea obovata) высотою 15—17 м находится во втором ярусе. Изредка наблюдаются единичные экземпляры пихты. Соотношение пород примерно 5ОЗЕ2Б. В подлеске в небольшом количестве крушина ломкая (Frangula alnus), смородина черная (Ribes nigrum), жимолость синяя (Lonicera coerulea) и малина (Rubus idaeus). Много поваленных ветром деревьев, значительный процент которых падает на ель. Вывороченные с корнями деревья образуют большие ямы, усугубляющие неровность бугристокочковатого микрорельефа.

Мхи занимают видное место в наземном покрове. На высоких буграх и кочках обычны Hylocomium splendens, на сниженных и более влажных — Climacium dendroides, в межкочьях — Calliergon cordifolium, С. giganteum, Acrocladium cuspidatum, Mnium affine, M. cinclidioides. Ha нижних частях древесных стволов много Homalia tricomanoides, Neckera pennata, Thuidium delicatulum, Drepanocladus uncinatus. Мхи на стволах деревьев несут следы паводковой воды. Стволы старых деревьев и валежник усеяны трутовиками Phellinus igniarius, Fomes fomentarius, Pipotoporus betulinus, Fomitopsis pinicola. Ветви деревьев обильно покрыты лишайниками, преимущественно Parmelia physodes, Evernia prunastri, Bryopogon chalybeiforme. Травостой средней плотности. В составе его много крупнотравных форм, из которых особенно выделяется Filipendula ulmaria. Сложен он следующими видами: F. ulmaria cop₃., Ranunculus repens sp. (gr.), Scutellaria galericulata sol., Lycopus europaeus sp. (gr), Impatiens noli-tangere sp. (gr.), Polygonum amphibium sol., Galium palustre sp., Solanum dulcamara sol., Dryopteris cristata sol., Cicuta virosa sol., Valeriana officinalis sol., Rubus arcticus sp.-sol., Dryopteris Linnaeana sol. (gr.), Urtica dioica sp., Poa palustris sol., Carex elongata sp.-sol., C. caespitosa sp., Calla palustris sp., Caltha palustris sp.

Березово-еловые согры с примесью сосны, ольхи черной (Alnus glutinosa) и ольхи серой (A. incana)

Смешанные согры приурочены в основном к предпритеррасной, притеррасной и приматериковой зоне второй террасы, т. е. к более древним ее элементам. Сменяя березово-елово-ольховые согры, они располагаются, чаще всего, непосредственно за ними и территориально. В генетическом ряду, являясь следующей ступенью развития, они несут много сходных черт с предыдущими типами согр. Но, располагаясь на элементах второй террасы с затухающим аллювиальным режимом, смешанные согры приобретают и некоторые новые черты как в древесном, так и в травяном ярусах.

Затопляются данные участки на непродолжительное время, а в годы сниженных паводков и совсем не затопляются. Поэтому в растительном покрове заметное участие принимают типично лесные элементы Athyrium filix femina, Dryopteris phegopteris, Rubus saxatilis, Trientalis europaea, Majanthemum bifolium, Ramischia secunda, Pleurozium Schreberi. По увлажненным межкочиям среди гидрофильных зеленых мхов появляются латки сфагнов.

Ольха черная (Alnus glutinosa), чрезвычайно требовательная порода к слоевому режиму почв, на данной стадии развития согры находится на грани исчезновения. На первое место выходит ель. Кроме того, в древостое появляется сосна и ольха серая (A. incana). Встречаются и другие породы, например, крушина, рябина и т. д.

Для иллюстрации смешанной согры приводим описание предпритеррасной зоны второй террасы в нижней части усть-горевского сегмента.

Микрорельеф бугристо-кочковатый. Приствольные бугры достигают солидной величины; кочки, сформированные в основном осоками, меньше по высоте и диаметру. Как те, так и другие покрыты типично лесными травами. Между кочками на переувлажненной торфяной почве произрастают Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Polygonum amphibium и др. Моховой покров смягчает очертания кочек, бугров и некоторых углублений. По увлажненным ямам и межкочьям появляются латки сфагновых мхов Sphagnum Warnstorffii, S. Girgensohnii.

Древесный ярус сформирован елью (*Picea obovata*) и березой пушистой (*Betula pubescens*), к которым примешиваются сосна, ольха черная (*Alnus glutinosa*) и ольха серая (*A. incana*). Ель, сосна и береза образуют первый ярус высотою 18—20 м с диаметром стволов 16—20 см. Ольха серая и черная совместно с крушиной и рябиной находятся в подлеске. Соотношение пород примерно E2Б+C+O. Сомкнутость крон 0,6—0,7. Расстояние между стволами деревьев 4—8 м.

В кустарниковом ярусе наблюдаются смородина черная (Ribes nigrum), жимолость синяя (Lonicera coerulea), можжевельник (Juniperus communis), иногда малина (Rubus idaeus). Мохово-травяной покров сложен следующими видами растений: Calamagrostis lanceolata sol., Filipendula ulmaria sp., Athyrium filix femina sol., Dryopteris phegopteris sol., Rubus arcticus sol., R. saxatilis sol., Viola epipsila sol.-sp., Ramischia secunda sol., Majanthemum bifolium sol., Carex caespitosa sp., Vaccinium vitis idaea sol.-sp., Dryopteris spinulosa sol., Polygonum amphibium sol., Menyanthes trifoliata sol., Comarum palustre sp.-sol., Calla palustris sp.-sol. Ha буграх Hylocomium splendens sp. (gr.), Pleurozium Schreberi sp.-sol., Mnium cinclioides sol., Sphagnum Girgensohnii sol., S. Warnstorffii sol. (gr.). На стволах деревьев Neckera pennata, Homalia trichomanoides, Drepanocladus uncinatus, Thuidium delicatulum.

Елово-березово-сосновые согры

Распространены на второй и третьей террасах. Занимают они предпритеррасные, притеррасные и приматериковые внепойменные участки с слабым делювиальным процессом. Почвы торфяные. Мощность торфяного слоя в среднем в пределах 2—3 м, реже 4 или 1 м. В отношении минерального питания елово-березово-сосновые согры беднее, чем предыдущий тип. Наиболее приспособлена к этим условиям сосна, корни которой проникают в глубокие горизонты почвы, вплоть до минерального грунта. Остальные виды, особенно ель, заметно угнетены. Травостой в елово-березово-сосновой согре разрежен, зато хорошо развит моховой покров. Кроме того, заметное участие в наземном покрове принимают кустарнички — брусника, кассандра и багульник. Нередки латки сфагновых мхов. Валежник, пни и старые деревья обильно покрыты трутовиками.

Типична для данного типа согра на левом берегу р. Камы в средней части сегмента против с. Усть-Горевого, за оз. Кривое-Долгое в условиях второй террасы. Микрорельеф бугристо-кочковатый. Диаметр кочек 20—25 см, высста их 45—50 см. Впадины между кочками имеют длину от 20 см до 1,5 м. При этом как кочки, так и межкочья затянуты ковром зеленых мхов, смягчающих их очертания.

Основной древостой в возрасте 100 лет состоит из сосны, березы и ели (формула 5С3Б2Е). Сосна высотой до 18 м с диаметром стволов 16—18, реже 25 см и береза высотой 17—18 м с диаметром стволов 16—17 см находятся в первом ярусе; ель высотою 15—16 м совместно с крушиной и рябиной — во втором ярусе. Сомкнутость крон 0,5—0,6. На старых березах много трутовиков Fomes fomentarius, Phellinus igniarius, Piptoporus betulinus.

В кустарниковом ярусе встречаются свидина (Thelycrania alba), межжевельник (Juniperus communis), жимолость синяя (Lonicera coerulea). Почва торфяная. Мощность торфяного слоя достигает 3 и даже 4 м. Травостой разрежен, дает покрытие почвы не более 30%. На сравнительно сухих буграх и кочках произрастают в значительном количестве представители темнохвойных лесов Linnaea borealis, Trientalis europaea, Oxalis acetosella, Ramischia secunda, Majanthemum bifolium, Rubus saxatilis. Кустарничково-мохово-травяной покров сложен следующими видами растений: Саrex elongata sp., C. loliacea sol., Dryopteris phegopteris sp.-sol., Filipendula ulmaria sp., Athyrium filix femina sol.-sp., Oxalis acetosella sol., Linnaea borealis sol., Goodyera repens un., Ramischia secunda sol., Rubus saxatilis sol., Trientalis europaea sol., Majanthemum bifolium sol., Vaccinium vitis idaea cop₃., Ledum palustre sol., Chamaedaphne calyculata sol., Menyanthes trifoliata cop₂., Comarum palustre cop₁., Calla palustris cop₁., Pleurozium Schreberi cop. (gr.), Hylocomium splendens cop., Rhytidiadelphus triquetrus cop., Sphagnum Warnstorffii sol. (gr.), Sphagnum Girgensohnii sol.

Березово-сосновые согры

Развиты как в условиях второй, так и третьей террасы. Являясь перекодным типом к верховым болотам, березово-сосновые согры приобретают некоторые черты последних. В то же время им присущи черты и елово-березово-сосновых согр, от которых они берут свое начало. Почвы этих согр наиболее бедны минеральными солями. Только деревья, особенно сосна, пробивают своими корнями трех-четырехметровую толщу торфа и не теряют связи с минеральным грунтом. Для травянистой растительности условия еще хуже, поэтому появляются такие олиготрофные растения как Охусоссия microcarpus, Carex limosa, сфагны. Древостой сформирован сос-

ной, к которой примешивается береза пушистая (*Betula pubescens*). Довольно обширную площадь, снивелированную торфяной залежью, занимает березово-сосновая согра на правом берегу р. Камы в глубине висимского сегмента на пологом шлейфе третьей террасы. Древостой здесь сложен сосной и березой пушистой (*B. pubescens*) высотою до 17—18 м. Диаметр стволов березы 14 см, сосны 16—17, реже 20—22 см. Формула древостоя 6С4Б. Сомкнутость крон 0,4—0,5. В подлеске встречаются в небольшом количестве ива пепельная (*Salix cinerea*) и береза низкая (*B. humilis*).

Верхние слои почвы сильно переувлажнены, при ходьбе вода выжимается на поверхность. Мощность торфяного слоя 3—4 м. Микрорельеф кочковатый. Кочки высотою 20—30 см, диаметром до 25—50 см. Более высокие и сухие кочки покрыты зелеными мхами, низкие и плоские — сфагнами. На ковре последних часто произрастает клюква. Межбугорные и межкочечные впадины заняты то латками сфагнов, то зарослями болотнотопяных растений Calla palustris, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata и др. Травянистая растительность, покрывая почву до 30%, образует на фоне мхов разреженный ярус. Среди трав особенно выделяется хвощ топяной. В общей сложности мохово-кустарничково-травяной ярус сложен следующими видами растений: Equisetum palustre cop3., Menyanthes trifoliata cop₂., Comarum palustre cop₁. (gr.), Caltha palustris cop₁. (gr)., Calla palustris cop₁. (gr.), Galium palustre sol., Trientalis europaea sol., Pyrola rotundifolia sol. sp., Cicuta virosa sol., Orchis maculata sol., Carex limosa sp.-sol., Oxycoccus microcarpus sol., Ledum palustre sp.-sol., Chamaedaphne calyculata sol., Sphagnum centrale sol. (gr.), S. Warnstorffii sol. (gr.), S. angustifolium sol. (gr.), Pleurozium Schreberi cop₃. (gr.), Hylocomium splendens sol. (gr.), Polytrichum strictum cop.

Еловые согры

Встречаются, главным образом, на третьей террасе в условиях делювиальных шлейфов, в долинках протекающих здесь речек, в плоских междюнных понижениях и на ее склонах. Образуются они нередко при заболачивании ельников или на месте иного типа согр при усилении минерализации за счет делювиальных и грунтовых вод. По сравнению с предыдущими, еловые согры относительно сухи. Почвы в еловых сограх иловатоболотные или торфянистые. Микрорельеф бугристо-кочковатый. Кочки и бугры затянуты ковром зеленых мхов, а в межкочьях нередко встречаются пятна сфагнов. Древостой сформирован елью. Изредка встречается береза и еще реже сосна. В подлеске крушина, серая ольха, черная смородина, реже можжевельник.

Примером может служить еловая согра на левом берегу р. Камы в усть-

горевском сегменте на шлейфе третьей террасы.

Древостой сформирован елью (Picea obovata) высотою 16—17 м. Сбежистые фаутные стволы ее имеют диаметр 10—20 см. Ветви покрыты лишайниками Bryopogon, Parmelia. Изредка встречается береза. В подлеске—крушина (Frangula alnus) и рябина. Из кустарников обычны черная смородина (Ribes nigrum), малина (Rubus idaeus) и изредка можжевельник (Juniperus communis). Сомкнутость крон 0,6—0,7. Микрорельеф бугристокочковатый. Почва торфянистая, среднеувлажненная, с мощностью торфяного слоя до 1 м.

Бугры и кочки затянуты ковром зеленых мхов Pleurozium Schreberi, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Climacium dendroides. В межкочьях латки Sphagnum centrale, S. Warnstorffii. Разреженный травостой сложен следующими видами растений: Majanthemum bifolium sol., Rubus arcticus sol., R. saxatilis sol., Linnaea borealis sol.-sp., Athyrium filix

femina sol., Dryopteris Linnaeana sp.-sol., D. phegopteris sol., Oxalis acetosella sp., Trientalis europaea sol., Vaccinium vitis idaea sol.-sp., Viola epipsila cop., Carex caespitosa cop., Filipendula ulmaria sol., Caltha palustris sol., Vaccinium myrtillus sp.-sol., Ranunculus repens sol.

Елово-ольховые согры с Alnus incana

Расположены в приматериковых депрессиях третьей террасы. Встречаются на аналогичных местообитаниях и второй террасы, если эти участки уже вышли из-под затопления. Почвы в елово-ольховых сограх торфяноболотные, сильно минерализованы за счет грунтовых и делювиальных вод и более влажные, чем в еловых сограх. Здесь в развитии согр не наблюдается той динамичности, которая присуща сограм деятельного аллювия. Развитие и смена одних типов другими совершается более медленными темпами и чаще всего не выходит за рамки смешанных согр. При этом генезис елово-ольховых согр в долине среднего и нижнего течения р. Камы есть результат не только изменений естественноисторических условий их местообитания, но в значительной мере и антропогенных факторов. Поэтому здесь наиболее часты случаи деградаций тех или иных элементов растительного покрова.

В группе елово-ольховых согр выделяются наиболее отчетливо три ассоциации: ольхово-еловая, елово-ольховая и ольховая.

Ольхово-еловая согра по травяному покрову и почвенно-гидрологическому режиму наиболее близка к еловым сограм. Иллюстрацией может служить согра в приматериковой депрессии второй террасы в слудском сегменте. Почва торфяная. Мощность слоя сильно минерализованого торфа 3 м. Наблюдается слабый ток воды, особенно в средней части согры, дающий начало ручью. Древостой сложен елью и серой ольхой (Alnus incana) высотою 6-8 м с диаметром стволов 10-15 см. В небольшом количестве присутствует пихта (6E40л $+\Pi$). Сомкнутость крон 0,5-0,6. В подлеске изредка встречаются ива пепельная (Salix cinerea), черная смородина (Ribes nigrum) и малина (Rubus idaeus). Поверхность почвы неровная из-за кочек различной высоты и диаметра. Межкочия почти совсем не задернованы.

Травостой обилен и богат в видовом отношении. В нем, наравне с болотными растениями, присутствует много лесных форм: Carex elongata sp.-sol., C. caespitosa sp.-sol., Viola epipsila sol.-sp., Chrysosplenium alternifolium sp., Stellaria holostea sol., Pyrola rotundifolia sp.-sol., Solanum dulcamara sol., Vaccinium vitis idaea sol., Oxalis acetosella sol., Urtica dioica sp., Trientalis europaea sol., Majanthemum bifolium sol., Impatiens noli-tangere cop₈., Athyrium filix femina sp.-sol., Galium palustre sp., Geum rivale sol., Poa palustris sol., Valeriana officinalis sol., Rubus arcticus sol., Angelica silvestris un., Equisetum palustre sol., Filipendula ulmaria cop., Caltha palustris sp.-sol., Menyanthes trifoliata sp.-sol., Comarum palustre sol. В моховом по-крове Climacium dendroides cop., Hylocomium splendens sol., Calliergon cordifolium cop., Thuidium tamariscifolium sp.-sol., Mnium affine cop. (gr.), M. cinclidioides cop.

Елово-ольховая согра встречается также в притеррасных и в приматериковых депрессиях. Такая согра расположена, например, в слудском сегменте на второй террасе, в притеррасной полосе. От предыдущей она отличается более развитой травянистой растительностью, в составе которой особенно выделяется Filipendula ulmaria, и преобладанием в древостое ольхи.

Древостой сложен ольхой серой (Alnus incana) и елью, к которым примешивается береза и пихта (70л $3E+\Pi B$). Высота ольхи 8-10 м, диа-

метр стволов 10—15 см. Высота ели 10—12 м, диаметр стволов 10—20 см. В кустарниковом ярусе — можжевельник (Juniperus communis) и синяя жимолость (Lonicera coerulea).

Почва торфяная. Мощность торфяной залежи до 1 м, иногда больше. Микрорельеф кочковатый. Кочки высотою 20—40 см. Травостой хорошо развит и в видовом отношении весьма близок к травостою ольхово-еловых согр, но крупнотравяные формы развиты лучше. Видовой состав его следующий: Carex caespitosa sp.-sol., C. elongata sp.-sol., C. brunnescens sp.-sol., Majanthemum bifolium sol., Ramischia secunda sol., Oxalis acetosella sol., Rubus arcticus sol., R. saxatilis sol., Dryopteris Linnaeana sol. (gr.), Athyrium filix femina sol., Aegopodium podagraria sol., Viola epipsila sol., Galium aparine sp.-sol., Vaccinium vitis idaea sol., Impatiens noli-tangere cop3.-sol., Geum rivale sp.-sol., Urtica dioica sp.-sol., Filipendula ulmaria cop₂., Equisetum silvaticum L. sol., Ranunculus repens sp.-sol., Poa palustris sol., Calamagrostis lanceolata sp., Calla palustris sol., Comarum palustre sol., Menyanthes trifoliata sol. Моховой покров сложен из Rhytidiadelphus triquetrus sp.-sol., Hylocomium splendens sol., Climacium dendroides sp., Calliergon cordifolium sp., Helodium lanatum sol., Mnium affine sol., Thuidium thamariscifolium sp.

Ольховая согра с *Alnus incana* встречается также в условиях приматериковых депрессий на месте сведенных согр иного типа. Примером может служить согра приматериковой части второй террасы в висимском сегменте. Почва торфянистая, сильно переувлажненная. Грунтовые воды в межкочьях выступают на поверхность. Микрорельеф резко кочковатый. Древостой сформирован ольхой (*A. incana*) высотою 12—15 м, с диаметром стволов до 20 см. Изредка встречается ель и береза. Сомкнутость крон 0,5.

Травостой сложен в основном крупнотравными формами, среди которых особенно заметны Filipendula ulmaria и Carex caespitosa. Произрастают также С. caespitosa cop₂., Filipendula ulmaria cop₃., Athyrium filix femina sp.-sol., Galium palustre sol., Calla palustris sp.-sol., Comarum palustre sol., Cicuta virosa sol., Vaccinium vitis idaea sp., Equisetum palustre sol., Rubus saxatilis sol., R. arcticus sol. Моховой покров состоит из Climacium dendroides sp., Mnium cuspidatum sp., Calliergon cordifolium sol., Hylocomium splendens sp., Rhytidiadelphus triquetrus sp.

Березовые согры

Эти согры наблюдались нами как на третьей, так и на второй террасах. Образуются они на месте других типов согр, уничтожаемых пожарами и вырубками (березово-елово-ольховых, елово-березово-сосновых и т. п.). Микрорельеф их обычно резко кочковат. Кочки благодаря сильному развитию осок имеют хорошо выраженную тумбообразную форму. В узких затененных межкочьях растительность слабо развита, иногда даже отсутствует. В широких межкочьях, при переувлажнении, развиваются заросли Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Calla palustris. Физиономически и по видовому составу их травостой близок к травостоям согр деятельного аллювия.

В долине р. Камы на второй террасе вблизи впадения р. Обвы березовая согра образовалась на месте сведенной вырубкой елово-березовососновой, что подтверждает рядом расположенный уцелевший участок ее, а также растительные остатки видов, слагающих торфяную залежь. Микрорельеф кочковатый. Кочки высотою 60—65 см, диаметром до 30 см покрыты пышно разросшимися осоками. Подстилающий торфяной слой мощностью 3 м (в некоторых участках больше) сильно минерализован. На разрезе верх-

ний слой его до глубины 20~cm землистый, черного цвета и легко растирается руками. На глубине 20—50~cm торф темно-коричневый, сильно минерализованный, от 50~do~80~cm— темно-коричневый с черными пятнами корешков растений. Глубже 80~cm идет слой рыжего торфа с большим содержанием остатков древесины сосны и особенно хорошо сохранившейся коры березы. Грунтовые воды выступают на глубине 45~cm.

В древостое этой согры береза пушистая (Betula pubescens) и береза бородавчатая (B. verrucosa), высотою 17—18 м, с диаметром стволов в среднем 15 см. В подлеске встречается единично сосна и ель высотою 3—4 м, крушина, ива, рябина. Кустарниковый ярус представлен багульником (Ledum palustre) и жимолостью (Lonicera coerulea). Сомкнутость крон де-

ревьев 0,4-0,6.

Травостой, покрывающий почву на 60%, пестр вследствие неравномерного расположения слагающих его компонентов. В его составе были зарегистрированы следующие виды растений: Carex caespitosa cop₂., C. vesicaria sp., Calamagrostis lanceolata sp., Rubus arcticus sp., R. saxatilis sol., Viola epipsila sol., Geranium silvaticum sol., Filipendula ulmaria sp., Aegopodium podagraria sol., Valeriana officinalis sol., Vaccinium vitis idaea sol., Menyanthes trifoliata sp. (gr.), Myosotis Palustris sol. Моховой покров сложен из Calliergon cordifolium sol., C. giganteum sp., Mnium cinclidioides sol., M. affine sol., Drepanocladus aduncus sp.-sol.

* *

Согры долины р. Камы приурочены к тем или иным геоморфологическим элементам рельефа. Так, наиболее молодые аллювии второй террасы с повышенным аллювиальным режимом (долгопоемные) несут ивово-березовые, березово-ольховые и березово-елово-ольховые согры с Alnus glutinosa. В полосе с затухающим аллювиальным процессом развиты березово-еловые согры с примесью сосны, ольхи черной и ольхи серой (смешанные). На третьей и на элементах второй террасы, вышедших из-под затопления, находим елово-березово-сосновые, березово-сосновые и вторичные березовые согры. В приматериковых и притеррасных депрессиях вторых и третьих террас, на почвах с тяжелым механическим составом, с богатым минеральным питанием за счет грунтовых и делювиальных вод, располагаются еловые, ольхово-еловые, елово-ольховые и ольховые согры с A. incana.

Такая закономерность в расположении согр по линии поперечного профиля долины не случайна, она строго обусловлена закономерным изменением почвенно-гидрологического режима подстилающих аллювиев по мере их старения. Правда, отмечаются случаи, когда в силу тех или иных причин сравнительно молодые типы согр находятся на более старых аллювиях.

Изменения в распределении согр по профилю и нарушения нормального процесса эволюции вызываются несогласованными изменениями почвенногидрологического режима в том или ином участке долины. Например, спрямление русла реки влечет переформировку аллювиев. Этот процесс совершается (очень медленно) при сползании аллювиального сегмента вниз, вследствие разрушения рекой его верховий и причленения свежих аллювиев в низовьях. Все это усложняет рисунок растительности долины и значительно затрудняет его расшифровку.

Такие изменения почвенно-гидрологических условий местообитаний искажают первичный облик растительности каждого сегмента, поэтому растительность одного сегмента всегда чем-то отличается от растительности другого.

Расположение растительных ценозов в пределах того или иного сег-

мента зависит и от его величины, наиболее полно развиты согры в расширениях долины, где мы имеем дело с громадными по площади сегментами. Обычно здесь хорошо развиты и выражены все террасы, присущие долине р. Камы. В сужениях долины аллювиальные сегменты невелики. При этом здесь чаще всего наблюдается выпадение некоторых террас (третьей, реже первой и второй). В участках наибольшего сужения долины обычно присутствует только вторая терраса. Имея ширину буквально несколько сот метров (200—300 и даже меньше), она причленяется непосредственно к материку, с другой стороны довольно круто переходит в бечевник или обрывается над водой. Поэтому в особо суженных участках долины согры представлены всего двумя-тремя типами, расположенными в виде узких полос в приматериковых депрессиях. Более отчетливо выражена закономерность в расположении растительных ценозов в сегментах, сохранивших первоначальное строение аллювиев.

Следовательно, эволюция согр находится в тесной зависимости от возраста и состояния геоморфологических элементов долины и постепенного изменения их гидрологического и солевого режима, а также степени их поемности.

Анализируя растительные ценозы по линии поперечного профиля долины и их эволюцию, находим, что в зоне молодых аллювиев исходным типом растительности, предшествующим сограм, являются кочкарные осочники, которые возникают как по переувлажненным бороздинам, так и на месте заросших водоемов, которыми так богата эта зона аллювиев.

Образованию кочек способствуют в основном осоки, особенно *Carex caespitosa*, имеющая мощно развитую корневищную систему. В связи с расчленением микрорельефа происходит дифференциация и в травяном покрове. По межкочьям на переувлажненной почве формируются ковры гидрофильной растительности (*Carex gracilis, C. vesicaria, C. aquatilis, Caltha palustris, Polygonum amphibium* и т. д.). На кочках, при достаточном дренаже, поселяются менее влаголюбивые растения (*Carex caespitosa, Chrysosplenium alternifolium, Filipendula ulmaria, Veronica longifolia* и т. п.), в том числе и древесные породы.

Начальная стадия облесения подобных местообитаний в настоящее время хорошо прослеживается в условиях первой террасы, в ее центральной и притеррасной полосе. Здесь кочкарные осочники в большой части покрыты ивами Salix cinerea, S. pentandra, S. viminalis, S. triandra, которые еще больше способствуют расчленению микрорельефа. На более крупных буграх в этой полосе встречается и береза (Betula pubescens), поселяющаяся вслед за ивами, но пока не дающая сомкнутого полога.

То, что переувлажненные бороздины и заросшие водоемы (озерки, протоки, старицы) в прошлом послужили очагами образования согр, подтверждается растительными остатками, слагающими торфяные залежи. Так, при бурении торфяника в приматериковой полосе террасы р. Камы выше дер. Губничата, нами обнаружены на дне торфяника озерные отложения (сапропель), свидетельствующие о бывшем когда-то здесь водоеме (табл. 2).

Озерные отложения на дне торфяников долины р. Камы наблюдались и другими исследователями. Например, А. А. Генкель и П. Н. Красовский (1934) обнаружили их во многих местах Пальтинского болота, расположенного ниже г. Перми на древней террасе долины. То же самое подтверждает и Е. В. Пермякова (1928). Генкель А. А. и Лебедева А. П. (1940) неоднократно наблюдали их в придонных слоях погребенных торфяников в аллювиях второй террасы долины р. Камы, около селений Тюлькино и Пожвы.

В других случаях придонные слои торфяников представлены осоковыми и древесными (ивовыми и березово-ольховыми) торфами, свидетельствую-

Данные микроскопического анализа торфяника (шурф № 2)

Глубина залежи, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки
0—25	Дерновая почва (черно- серый перегнойный гори- зонт)	Сильно мацерированы и смешаны с частицами песка и глины
25—50	Злаково-осоковый торф	Обрывки тканей осок и злаков. Небольшая примесь гипновых мхов, коры березы. Много спор папоротников, пыльцы ели, сосны, березы, ольхи. Меньше пыльцы ивы, липы, пихты
50—75	Злаково-осоковый торф	Обрывки тканей осок и злаков. Небольшая примесь гипновых мхов, коры березы. Много спор папоротников, пыльцы ели, сосны, березы, ольхи. Меньше пыльцы ивы, липы, пихты
75—100	Древесный буро-черный торф с коричнево-бурыми прослойками древесины березы и сосны	Обрывки коры березы, сосны и ели, гипновых мхов, споры папоротников и плаунов. Пыльца ели, сосны, березы, ольхи
100—125	Древесный буро-черный хорошо разложившийся торф	Обрывки древесины и коры березы, сосны, ели. Немного обрывков тканей злаков, осок, гипновых мхов. Пыльца ели, березы, сосны, липы, ольхи
125—150	Древесный буро-черный хорошо разложившийся торф	Обрывки тканей хвоща, кора ели, березы. Древесина 80%. Пыльца ели, сосны, березы, ольхи
150—175	Древесный бурый хорошо разложившийся торф	Древесина 80%. Остатки гипновых мхов, осок, много спор папоротника. Пыльца ели, сосны, березы, ольхи, ивы
175—200	Древесный бурый торф	Много древесины. Кора ели, березы, обрывки осок
200225	Древесный рыжевато- бурый торф	Много древесины, осок, злаков. Много пыльцы ели, сосны, меньше — березы, ольхи, пихты, липы
225—250	Древесно-гипновый буро-черный сильно разложившийся торф (сильно гумифицирован)	Растительных остатков немного. Обрывки тканей гипновых мхов (много), злаков, древесины
250—263	Лесной черный сильно разложившийся торф (гумифицирован), с большим содержанием раковинок озерных моллюсков	Встречаются обрывки хвощей, споры папоротни- ков, гипновых мхов, осок, пыльца сосны, ели, бе- резы, ивы
263—275	Сапропель светло-серый упругий. Много ракови- нок озерных моллюсков	Пыльца ели, сосны, много березы, немного оль- хи, ивы
275—300	Сапропель светло-серо- розоватый	Пыльца ели, сосны, березы, ивы, споры папоротников
325—350	Сапропель розовый	Пыльца ели, березы, ивы и споры папоротников
350—375	Сапропель розовый	Пыльца древесных пород (ели, березы, ивы)
375—400	Сапропель серый упру- гий	Немного пыльцы ели и ивы
400—450	Рыжевато-бурая глина	Нет
450 —500	Глина	Нет
500 —550	Глина с песком	Нет

щими о том, что отправными очагами болотообразовательного процесса, наравне с водоемами, были также увлажненные депрессии, покрытые осоковыми и ивовыми ценозами. Встречались также древесные торфы непосредственно на заиленной глине, что указывает на заболачивание лесов.

В условиях второй террасы ивово-березовые согры, располагаясь узкой полосой по периферии березово-ольховых согр, являются, до некоторой степени, уже реликтовыми элементами и не играют существенной роли в растительном покрове этой террасы. В зоне аллювиев, вышедших из-под затопления, они давно исчезли, оставив следы своего существования в придонных слоях торфяников. В прошлом ивово-березовые согры, несомненно, играли более значительную роль в растительном покрове старой поймы. Ими, вероятно, были покрыты многие отрицательные переувлажненные элементы рельефа.

В связи с торфонакоплением за счет ежегодного отмирания травянистых растений и опада древесно-кустарниковых пород, при наличии богатого минерального (аллювиального) питания, создавались благоприятные условия для поселения и развития ольхи черной (Alnus glutinosa), породы весьма требовательной к минеральному богатству почв и плохо переносящей застой грунтовых вод. Внедрившаяся в ивово-березовые согры еще в стадии иловато-болотных почв, ольха черная начинает быстро расселяться. В итоге ивово-березовые согры сменяются березово-ольховыми, которые в аккумулятивной зоне второй террасы, в условиях торфянистых почв, до сих пор играют значительную роль в лесном ландшафте долины, особенно в пределах ее наибольших расширений.

Приуроченность березово-ольховых согр к сравнительно молодой (аккумулятивной) зоне аллювиев и послойный анализ образующихся под ними торфов подтверждают молодость этих согр. Анализ торфяника, взятого в березово-ольховой согре висимского сегмента, показывает, что он снизу до дневного горизонта сложен древесными торфами, в образовании которых принимала участие и ольха. Остатки ее (кора, древесина) прослеживаются во всех слоях залежи (табл. 3, 4).

Обращает внимание также и состав пыльцевых спектров в торфах березово-ольховых согр, в которых значительный процент падает на пыльцу ольхи (шурфы № 10, 11, табл. 5). Высокий процент пыльцы ольхи во всех слоях залежи — местное явление, что подтверждают пыльцевые спектры образцов, взятых из других залежей торфа — березово-сосновая согра, сосново-сфагновое болото (шурф № 14, табл. 5), расположенных также в висимском сегменте, на шлейфе третьей террасы, где пыльца ольхи в пыльцевых спектрах не играет существенной роли.

Остатки ольхи и высокий процент ее пыльцы в подстилающих торфах говорят об ее значительном участии в древостоях предшествовавших ценозов.

Сползание аллювиальных сегментов вниз по течению реки и наращивание в ширину и в высоту его низовий вдвигает внутрь сегмента участки, несущие березово-ольховые согры. В связи с этим снижается их аллювиальность. Этот процесс усугубляется еще тем, что происходит поднятие всего сегмента над урезом реки, благодаря врезанию ее русла в подстилающее ложе при снижении базиса эрозии.

К моменту вхождения аллювиев, несущих березово-ольховые согры, внутрь сегмента торфяные залежи целиком заполняют некоторые бороздины и частично даже наползают на прилегающие сниженные гривы, заболачивая их. Таким образом, смыкаются небольшие болотные участки в более крупные и сглаживается мезорельеф. Наряду с кочками, образуются значительные по высоте и площади приствольные бугры, представляющие собою сравнительно сухие местообитания, на которых произрастают мезо-

Глу бина залеж и, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки
0—25	Древесный бурый рых- лый торф	Древесина 90% (много ольхи). Обрывки тканей вахты хвоща, осок и мхов (Drepanocladus)
25—50	Древесный бурый рых- лый полуразложившийся торф	Древесина 90% (много ольхи). Изредка кора ели, обрывки тканей осок, мхов
50—75	Древесный полуразло- жившийся торф бурый	Древесина 80%. Обрывки тканей вахты, осок
75—100	Осоково-древесный бурый рыхлый полуразложившийся торф	Ткани вахты, осок до 30 к древесины до 70%. Обрывки коры ольхи, осок, гипновых мхов
100—125	Осоково-древесный чер- но-бурый хөрошо разло- жившийся торф	Древесина 80, осоки 20% и немного вахты, гип- новых мхов
125—150	Древесный темно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина 90%. Обрывки тканей вахты, осок
1 50—175	Осоково-древесный чер- но-бурый хорошо разло- жившийся торф	Древесина 40—45%, осоки, главным образом <i>Carex gracilis</i> , до 30%. Много тканей вахты, немного гипновых мхов
175—200	Древесный бурый хоро- шо разложившийся торф	Древесина 85%. Много тканей осок и вахты
200—225	Древесный бурый рых- лый полуразложившийся торф	Древесина (особенно ольхи) 80, вахта 10, осоки 10% и немного гипновых мхов
225—250	Древесный черно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина 80% (много ольхи). Обрывки тканей вахты 10%, немного гипновых мхов и осок
250—275	Древесный черно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина 80, ткани вахты 10%, немного гипновых мхов и осок
275—300	Древесный черно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина 80%. Меньше тканей вахты, осок и гипновых мхов
300—325	Осоково-древесный черный плотный хорошо разложившийся торф, сильно усыхающий	Древесина 70%. Много тканей осок и вахты, меньше гипновых мхов
325—350	Древесный черно-бурый рыхлый торф	Древесина 90%. В небольшом количестве обрывки тканей осок и гипновых мхов
350—375	Древесный черно-корич- невый хорошо разложив- шийся сильно гумифици- рованный торф	Древесина 80%. Примесь тканей вахты, осок, гипновых мхов
375—400	Слой воды	Нет
400—425	Древесный черный землистый сильно гумифицированный торф	Древесина 80%. В небольшом количестве обрывки коры ольхи, вахты, шейхцерии, гипнов
4 25—450	Осоково-древесный черный плотный сильно гумифицированный торф	Древесина 55, осоки 30%. Немного тканей вахты, гипновых мхов

Глубина залежи, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки			
450—475	Осоково-древесный тем- но-серый землистый торф	Древесина 60, осоки 30%. Много вахты, гипновых мхов			
475—500	Древесно-осоковый серый сильно минерализованный торф	Растительные остатки сильно мацерированы. Обрывки тканей осок 55 и древесины 40%. В небольшом количестве обрывки гипновых мхов			

Таблица 4 Данные микроскопического анализа торфяника (шурф № 11)

Глубина залежи, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки			
0—25	Древесно-осоковый чер- но-бурый рыхлый средне- разложившийся торф	Осоки 50, древесина 40%. Обрывки тканей вахты, гипновых мхов			
25—50	Древесно-осоковый чер- но-бурый рыхлый торф	Древесина 40, осоки 60%. В небольшом количестве обрывки коры ольхи, вахты, гипновых мхов			
50—75	Осоковый черно-бурый рыхлый торф	Обрывки тканей осок 80%. В небольшом количестве древесина, обрывки тканей вахты и гипновых мхов			
75—100	Заиленная глина	Нет			

Таблица 5 Содержание пыльцы ольхи в пыльцевом спектре торфов различных болот долины р. Камы, % (висимский сегмент)

F	Тип болота и № шурфа						
Глубина залежи, <i>см</i>	Березово- ольжовое с Alnus gluti- nosa, № 10	Березово- ольховое с Alnus gluti- nosa, № 11	Березово- сосновое, № 15	Сосново- сфагновое. № 14			
0—25 25—50 50—75 75—100 100—125 125—150 150—175 175—200 200—225 225—250 250—275 275—300 300—325 325—350 350—375 375—400 400—425 425—450 450—475 475—500 500—525	13,5 10,0 8,5 15,5 20,5 14,0 25,5 27,0 10,0 12,0 5,0 25,0 33,5 33,5 55,0 Слой воды 37,5 32,5 19,5	34,5 27,5 30,0 — — — — — — — — — — — — — — —		1,0 			
525—550	-	_		12,0			

Примечание. Анализ торфа из шурфов № 10, 11-15 проведен через 25 cm , а из шурфа № 14- через 50 cm .

фиты. Условия здесь вполне приемлемы для ели, которая встречается в виде подроста уже в некоторых вариантах березово-ольховой согры (в травяно-березово-ольховой ассоциации).

По мере старения аллювиев и снижения аллювиального режима уходит ольха. Ель начинает занимать в древостое значительное место. Войдя в первый ярус, она затемняет почву и ограничивает возобновление светолюбивых пород. Таким образом, березово-ольховые согры переключаются в стадию березово-елово-ольховых. При дальнейшем снижении аллювиальности формируются березово-ольховые согры с примесью сосны, ольхи серой (Alnus incana) и изредка встречающейся ольхи черной, которая на данном этапе находится уже на положении реликта.

Последующее ухудшение минерального питания, вследствие выхода этих участков из-под затопления, угнетает и ель. Выпадение ели и осветление почвы способствуют более активному расселению сосны и березы, что приводит к формированию елово-березово-сосновых, а затем и березово-сосновых согр.

В условиях второй террасы (старой поймы), в связи с постепенным изменением почвенно-гидрологического режима ее стареющих аллювиев, согры проходили примерно такой же путь развития. Несомненно в процессе их эволюции могли быть и отклонения.

Несколько иной путь развития прошли согры притеррасных и приматериковых депрессий, где минеральное питание осуществляется за счет грунтовых и делювиальных вод. В начальный период формирования второй террасы в притеррасной и приматериковой зоне располагались, в основном, водоемы (озерки, заостровки, старицы) и переувлажненные депрессии, которые и послужили очагами болотообразования. К моменту зарастания водоемов эта зона древней поймы была уже на грани выхода из-под влияния полых вод реки, поэтому первичные согры ивово-березовые и березовольховые с A. glutinosa существовали недолго, быстро уступив место березово-елово-ольховым, возможно даже сразу елово-ольховым сограм, вначале с Alnus glutinosa, A. incana, а затем елово-ольховым с одной только А. incana, что подтверждается торфяными залежами, сложенными на всюглубину древесными торфами, в составе которых почти во всех слоях обнаруживаются остатки ели (древесина, кора).

Эволюция согр приматериково-притеррасных депрессий во многом висит от топографических и почвенных условий примыкающих всзвышений (материка или террасы), а равно и от крутизны их склонов и типа покрывающей их растительности. Постепенно в притеррасной и приматериковой полосе ухудшается минеральное питание, вследствие обеднения альных вод, так как примыкающие возвышенности сплошь покрыты лессм. Рост торфяного слоя усугубляет процесс. Все это ведет к глубоким изменениям в растительном покрове елово-ольховых согр. Ель, наиболее четко реагирующая на снижение минерального питания, начинает выпадать. Взамен ее внедряются светолюбивые породы: сосна и береза. Происходит перестройка и в остальных ярусах растительного покрова согр. В итоге на месте елово-ольховых формируются смешанные согры (ель, сосна, береза), а в дальнейшем, возможно, и березово-сосновые. Подобная смена согр хорошо иллюстрируется торфяной залежью березово-сосновой согры, находящейся на второй террасе долины р. Камы, вблизи устья р. Обвы (табл. 6).

Около дер. Быстрой в притеррасном понижении, занятом березово-еловой согрой с примесью сосны и ольхи *Alnus glutinosa*, *A. incana* (смешанная согра), мы пробурили подстилающую торфяную залежь мощностью до 4 м (шурф № 27). Анализ торфа также показал, что смешанная согра (береза, ель, сосна) — позднейшее образование. Древесный ярус предшест-

Данные микроскопического анализа торфяника (шурф № 15)

Глубина залежи, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки
0—25	Осоково-древесный бурый среднеразложившийся торф	Древесина (сосна и береза) 50, осоки (Carex gracilis, C. lasiocarpa, C. riparia) 40%. Немного обрывков тканей хвоща, гипновых мхов
25—50	Осоково-древесный бурый рыхлый полуразложившийся торф	Древесина (кора сосны и березы) 70, осоки 20%. Немного обрывков тканей гипновых и сфагновых мхов
50—75	Осоково-древесный торф	Древесина 60, осоки 30%
75—100	Осоково-древесный чер- но-бурый хорошо разло- жившийся торф	Древесина (сосна, береза, ель) 60, осоки 30%. Немного обрывков тканей гипновых мхов
100—125	Осоково-древесный чер- но-бурый хорошо разло- жившийся торф	Древесина (ель и сосна) 60, осоки 40%
125—150	Древесно-осоковый чер- но-бурый хорошо разло- жившийся торф	Древесина 20, осоки 80%. Немного обрывков гипновых мхов, хвоща вахты
150—175	Древесный торф	Древесина (ель, сосна, ольха, береза) 90%. Немного осок, вахты, гипновых мхов
175—200	Древесный черно-бурый сильно разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, сосна, береза) 90%. Немного шейхцерии, осок, гипновых мхов
200—225	Древесный черно-бурый сильно разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 90%. Немного гипновых мхов, осок, вахты
225—250	Древесный торф	Древесина (ель, ольха, береза) 90—95%. Очень немного осок, гипновых мхов
250—275	Древесный черно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина (ель, береза, ольха) 90%. Небольшая примесь тканей осок, гипновых мхов, хвощей
275—300	Древесный буро-черный хорошо разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 90%. Немного обрывков осок, хвоща, гипновых мхов
300—325	Древесно-осоковый буро-черный сильно разложившийся торф	Древесина (ольха, ель, береза) 20, осоки 70%. Немного обрывков тканей вахты, хвоща
325—350	Древесно-осоковый чер- но-бурый сильно разло- жившийся торф	Осоки 80, древесина 20%
350—375	Древесный серый силь- но минерализованный торф	Древесина 90—95%. Немного хвоща, осок
375—400	Песок	Нет

вовавших согр формировался елью, березой и ольхой, остатки которых прослеживаются во всех слоях залежи (табл. 7).

В случае расположения согр в подножии высоких крутых склонов, где наиболее активно проявляется делювиальный процесс, елово-ольховые согры задерживаются на более длительный период.

При интенсивной хозяйственной деятельности человека, например, при вырубке древостоя на прилегающем возвышении и особенно при их распашке, происходит резкое изменение минерального питания расположенных

Глубина залежи, <i>см</i>	Горизонт	Растительные остатки
0—25	Осоково-древесный тем- но-бурый, хорошо разло- жившийся торф	Древесина (ель, ольха, сосна, береза) 40, осоки 30%. Встречаются ткани вахты, папоротников, сфагновых мхов
50—75	Осоково-древесный тем- но-бурый, хорошо разло- жившийся торф	Древесина (ель, береза, сосна) 60, осоки 30% Немного обрывков тканей, гипновых и сфагновых мхов
0—75	Осоково-древесный сильно минерализованный темно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина (сосна, ель, береза) 60, осоки 30%. Небольшая примесь тканей вахты, гипновых мхов
75—100	Осоково-древесный сред- неразложившийся торф	Древесина (береза, сосна, ель) 60, осоки 30%. Немного обрывков тканей вахты и ее семена, гипновых мхов, сфагнов и пушицы
100—125	Древесный темно-бурый хорошо разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 60, осоки 30%. Обрывки вахты
125—150	Древесный темно-бурый сильно разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 80%. Обрывки тканей осок, вахты, гипновых мхов
150—175	Древесный почти черный сильно разложившийся торф	Древесина (береза, ольха, ель) 80%. Обрывки тканей осок, вахты
175—200	Древесный черный силь- но разложившийся торф	Древесина (ель, береза, ольха) 80%. Обрывки тканей осок, вахты
200—225	Древесный черный силь- но разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 80%. Обрывки тка- ней осок, вахты
225—250	Древесный черный силь- но минерализованный торф	Древесина (ель, ольха, береза) 80% . Обрывки тканей осок, вахты
250—275	Древесный сильно раз- ложившийся торф	Древесные остатки (ель, ольха, береза) 80% . Обрывки тканей осок, пушицы, гипновых мхов
275—300	Древесный черный, силь- но разложившийся торф	Древесина (ель, береза, ольха) 70%. Обрывки тка- ней вахты и в небольшом количестве гипновых и сфагновых мхов
300—325	Древесный сильно раз- ложившийся торф	Древесина (ель, береза, ольха) 70%. Обрывки тканей осок, вахты, гипновых мхов и изредка сфагновых мхов
325—350	Древесный сильно раз- ложившийся торф	Древесина (ольха, ель, береза) 80%. Встречаются обрывки тканей осок и вахты
350—375	Осоково-древесный хорошо разложившийся, сильно минерализованный торф	Древесина (ель, береза, ольха) 40, осоки 30, вахта 10, гипновые мхи 10%, немного сфагнов, пушицы
375—400	Лесной (травяно-древесный) черный, сильно разложившийся торф	Древесина (ель, ольха, береза) 40, осоки 15, пу- шица и хвощ 15, гипновые и сфагновые мхи 10%. Встречаются обрывки тканей вахты, папоротников (спорангии)
400—425	Минеральный субстрат (оглеенная, голубого цвета глина)	Нет

ниже согр, вследствие усиления делювиального процесса. Обогащение субстрата минеральными веществами ведет к интенсивному расселению и развитию ели, которая вытесняет светолюбивые породы. В сравнительно короткий период на месте смешанной согры восстанавливается елово-ольховая. Подобная, и при этом неоднократная, смена согр в притеррасно-приматериковых депрессиях подтверждается анализом торфов, обнаруживающим остатки травяно-древесных компонентов то елово-ольховых, то смешанных согр.

Значительные изменения в елово-ольховых сограх вызывают другие антропогенные факторы, например, вырубка ели. В зависимости от интенсивности вырубки формируются елово-ольховые и даже чисто ольховые согры. Изменения в древесном ярусе ведут к перестройке и в травяно-моховом покрове. С уходом ели и осветлением почвы спутники елового леса Majanthemum bifolium, Linnaea borealis, Trientalis europaea, Oxalis acetosella и другие начинают исчезать. Зато хорошо разрастаются осоки и крупнотравье, особенно Filipendula ulmaria, Carex caespitosa и т. п.

Уничтожение в елово-ольховых сограх ели может произойти и в случае пожара, интенсивного выпаса и иной хозяйственной деятельности, человека. Ольховые согры с *Alnus incana* в пределах пихтово-еловой тайги в основном синантропный тип согр, образующийся на месте других типов в процессе хозяйственной деятельности человека. Это подтверждается и их расположением преимущественно вблизи селений, в пределах наиболее освоенной тер-

ритории.

Совершенно иной путь развития согр на внепойменных участках долины, например, на шлейфах материковых склонов и третьей террасы, в межбугорных впадинах последней и т. п. Здесь в условиях делювиального режима, на месте гидрофильной растительности заросших водоемов и переувлажненных депрессий, образуются согры то ивово-березовые, то еловоольховые, а иногда и чисто еловые, которые очень скоро переходят в смешанные. Нередки случаи образования еловых согр путем заболачивания ельников, протекающего по так называемому проточному типу заболачивания (Сукачев, 1934; Пьявченко, 1955). Заболачивание ельников в этих условиях начинается с момента образования значительной мощности гумифицированного слоя за счет лесной подстилки и появления мха Polutriснит соттине, которые концентрируют в поверхностных слоях поступающие грунтовые и делювиальные воды. Первые этапы заболачивания нередко протекают прерывисто, усиливаясь во время влажных сезонов, особенно в сырые и прохладные годы, и затухая в жаркие и сухие периоды. В итоге создаются благоприятные условия для поселения гидрофильной растительности, например, осок. Компоненты ее, особенно Carex caespitosa разрастаясь, формируют кочки. Таким образом, микрорельеф расчленяется на сильно мокрые межкочечные местообитания и сравнительно сухие участки на буграх и кочках. С образованием кочек по затененным углублениям интенсивно задерживается вода, и с этого момента процесс заболачивания становится более или менее непрерывным. В соответствии с расчленением рельефа происходит дифференциация и в растительном покрове. На кочках поселяются мезофиты, среди которых значительное место занимают спутники елового леса, а по межкочьям — типичные болотные растения. В отличие от согр пойменной части долины, в наземном покрове этих согр видное место занимают мхи Hylocomium splendens, Climacium dendroides, Polytrichum commune, а по сухим буграм Pleurozium Schreberi. В межкочьях нередко встречаются латки сфагновых мхов Sphagnum Warnstorffii, S. Girgensohnii.

Торфонакопление в еловой согре ведет к обеднению субстрата минеральными веществами, что угнетает ель. Особенно сильно страдает она при

застое вод. Если же в согре наблюдается хотя бы слабый ток воды и бесперебойный приток минерального питания, еловые согры могут существовать неопределенно долгое время.

В случае обеднения субстрата, влекущего изреживание древостоя, внедряются светолюбивые и менее требовательные породы — сосна, береза. Еловые согры переходят в смешанные, которые в дальнейшем при росте торфяной залежи сменяются верховыми сфагновыми болотами.

Сравнительно более быстрое переключение согр в олиготрофную стадию типично для внепойменных условий, особенно для третьей террасы. Исключение представляют согры приматериковых и притеррасных депрессий, где до сих пор, благодаря непрерывному притоку минеральных веществ за счет делювиальных вод, елово-ольховые, реже смешанные согры, занимают ведущее положение.

На эволюции согр отражается изменение климата и растительности. Нельзя отрицать влияния на ход эволюции и катастроф, которым подвергалась растительность долины (пожары, катастрофические разливы реки и т. п.). Несомненно, большую роль сыграл человек с его многообразной деятельностью. Учитывая все это, эволюцию согр в условиях долины р. Камы мы даем как схему (табл. 8, 9, 10), допускающую те или иные отклонения в от-

Таблица 8 Схема эволюции согр пойменной части долины р. Камы

Cx	ема эволюции согр пойменной части долины р. Камы				
по мере	Зарастающие и заторфовывающиеся водоемы (озерки, старицы, заостровки, протоки) Увлажненные бороздины, покрытые гидрофильной растительностью				
таний по м	Кочкарники, образовавшиеся в процессе жизнедеятельности осок, особенно <i>Carex caespitosa</i> на иловато-болотных почвах				
местооби ления	Ивово-березовые согры (топи) с переувлажненными иловато-болотными почвами				
ювиальности местос из-под затопления	Березово-ольховые согры с Alnus glutinosa на торфяных почвах				
Постепенное снижение аллювиальности местообитаний выхода их из-под затопления	Березово-елово-ольховые согры с A . $glutinosa$ на торфяных почвах				
	Березово-еловые согры с примесью сосны, ольхи серой (A. incana), ольхи черной (A. glutinosa) на торфяных почвах, находящиеся в условиях редкого и непродолжительного заливания				
Іостепенн	Елово-березово-сосновые согры (смешанные) на торфяных почвах, вышедших из-под влияния полых вод реки				
	Березово-сосновые согры на торфяных почвах, вышед- ших из-под затопления				

дельные моменты процесса, которые ни в коем случае не противоречат основному пути развития согр. Неравноценность отдельных участков аллювиев, ставших дном ныне существующих торфяников, обусловила аналогичную пестроту исходных типов и оказала соответствующее влияние на

дальнейший путь развития согр в каждом конкретном участке. Поэтому согры одних местообитаний могли пройти все стадии развития, возможные в условиях долины р. Камы, в других происходило быстрое переключение в более зрелые типы, или наоборот, наблюдалась длительная задержка на той или иной стадии. В третьих могли выпасть отдельные звенья генетического ряда. Имела место и деградация (возврат) вплоть до исходных типов, в силу омоложения, например, аллювиев.

Таблица 9 Схема эволюции согр в притеррасной или приматериковой части второй террасы (старой поймы) долины р. Камы

	асти второи террасы (старои п	оимы) долины р. Қамы			
стообита- льных вод	Зарастающие и заторфовывающиеся водоемы (озерки, старицы, протоки)	Увлажненные депрессии, покрытые гидрофильной растительностью			
по мере выхода местообита- обеднения делювиальных вод	Кочкарники, образовавшиес ности осок, особенно <i>Carex с</i> ных почвах				
по мере обеднени	Ивово-березовые согры (топ вато-болотными почвами	и) с переувлажненными ило-			
питания залежи и	Березово-ольховые согры с $Alnus\ glutinosa$ на торфяных почвах				
ільного і фяной з	Березово-елово-ольховые согры с <i>Alnus glutinosa</i> на торфяных почвах				
Постепенное снижение минерального из-под затопления, роста торфяной з	Березово-еловые согры с сосной, ольхой серой (A. inca- na) и ольхой черной (A. glutinosa) на торфяных почвах, находящихся в условиях редкого и непродолжительного заливания				
епенное сних год затоплен	Елово-березово-сосновые согры (смешанные) на торфяных почвах, вышедших изпод затопления	Елово-ольховые согры с Alnus incana на торфяных почвах, вышедших из-под заливания, но в условиях богатого минерального пи-			
Постепе ний из-под	Березово-сосновые согры на торфяных почвах, вышед- ших из-под затопления	тания за счет делювиальных вод			

Ботанический анализ торфа, взятого в различных типах согр второй террасы, показывает, что в сограх здесь залегают, в основном, низинные (древесные, осоково-гипновые, осоковые и т. п.) торфы, т. е. смена растительности в них шла по типу низинных болот.

В пределах третьей террасы согры в настоящее время занимают незначительные площади. Здесь господство принадлежит верховым болотам. В прошлом на третьей террасе согры занимали более обширные территории, о чем говорят придонные слои торфяников верховых болот, сложенные древесными и осоковыми торфами. Наибольшая сохранность согр на третьей террасе наблюдается в приматериковых депрессиях и по периферии болотных массивов, благодаря непрерывному притоку минеральных веществ за счет делювиальных вод.

При частичной вырубке древостоя образуются вторичные типы согр (ольховые, березовые и т. п.), при сплошной вырубке — различного типа кочкарники, в зависимости от типа бывшей согры и местоположения участка.

силу роста торфяной залежи	Зарастающие и заторфовываю- щиеся водоемы (преимущественно озера)	Увлажненные различного рода депрессии	Заболачивающиеся ельники	Смешанные леса грив, вышедших из- под затопления, согр, которые заболачива- лись вследствие над- вига торфяных масс из прилегающих бо- роздин
6	цессе жизнедеятел	разовавшиеся в про- выности осок, осо- itosa на иловато-бо-	Еловые согры на иловато-болотных почвах	Смешанные согры (ель, сосна, береза) на торфянистых поч- вах
Постепенное снижение минерализации субстрата ижения делювиального процесса		согры (топи) с пе- иловато-болотными	Смешанные согры (сосна, береза, ель) на торфянистых поч- вах	Березово-сосновые согры на торфяных почвах
минерализа процесса		и еловые согры с орфянистыми и тор-	Березово-сосновые согры на торфяных почвах	
снижение виального	Березово-елово-с шанные с торфянь	основые согры (сме-		
Постепенное снижение минерали и снижения делювиального процесса	Березово-сосновые согры на торфяных почвах	При усилении делювиального сноса образуются елово-ольховые согры с Alnus incana		

Например, при сведении согр, расположенных в аккумулятивной зоне долины, образуются кочкарники с Calamagrostis lanceolata, C. Langsdorffii, Digraphis arundinacea, Poa palustris, Carex gracilis, C. vesicaria, Filipendula ulmaria, Caltha palustris, Comarum palustre, Ranunculus repens.

При расчистке согр, расположенных в незатопляемой части, образуются кочкарники с Carex caespitosa, C. vesicaria, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Ranunculus repens, Veronica longifolia.

Дальнейшее воздействие на эти кочкарники (осушка, снос кочек) приводит к образованию на месте первого типа кочкарников злаковых лугов—лисохвостовых, вейниковых, двухкисточниковых, белополевичных и близких к ним по флористическому составу. На месте вторых формируются разнотравно-злаковые луга, преимущественно разнотравно-щучковые и щучковые.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О. А. Гидрохимия рек СССР. Тр. Гос. гидрохимического ин-та, вып. 10 (64). М., 1948.
- Вахрушева В. А., Генкель А. А., Данилова М. М., Красовский П. Н. Основные черты эволюции растительности долин некоторых рек Западного Предуралья. Изв. Пермского биол. науч.-исслед. ин-та, т. 9, вып. 1, 2, 3. Пермь, 1934.

- Генкель А. А. и Красовский П. Н. Материалы по изучению растительности древней террасы р. Камы и ее торфяных болот. Изв. Пермского биол. науч.-исслед.
- ин-та, т. 9, вып. 1, 2, 3. Пермь, 1934. Генкель А. А. и Лебедева А. П. О возрасте торфяных отложений в аллювиях древней террасы р. Камы и ее торфяных болот. Уч. зап. Пермского гос. ун-та им. А. М. Горького, т. 4, вып. 1. Пермь, 1940.
- Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежегодник Тобольского губернского музея, вып. 27. Тобольск,
- Гуторович И. И. Заметки северного лесничего. Лесной ж., вып. 2, 5. Екатеринбург, 1897.
- Еленевский Р. А. Окские луга. М., Изд-во «Новая деревня», 1924. Игошина К. Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой. Тр. Пермского биол. науч.-исслед. ин-та, т. 1, вып. 1. Пермь, 1927.
- Игошина К. Н. Растительность северной части Верхнекамского округа Уралобласти. Тр. Пермского биол. ин-та при Пермском гос. ун-те, т. 3, вып. 2. Пермь, 1930. Керн Э. Э. Болота, их осушка и использование. Петроград, 1919 (Народный Комисса-
- риат Земледелия).
- Климатологический справочник СССР, вып. 9. Свердловск, Гидрометеоиздат, 1946. Климатологический справочник СССР, вып. 9а. Л., Гидрометеоиздат, ч. 1, 1954.; ч. 2,
- 1955; ч. 3, 1956. Корчагин А. А. Долина р. Камы. Экспедиции АН СССР 1933 г. М., Изд-во АН СССР, 1934.
- К р а с н о в И. И. Четвертичные отложения и геоморфология Камско-Вычегодского водораздела и прилегающих территорий. Сб. «Материалы по геоморфологии Урала».
- вып. 1. М.—Л., 1948 (Уральское геол. управление). Краснопольский А. Геоморфологические исследования на Западном склоне Урала. Общ. геол. карта России, лист 126. Пермь — Соликамск. Тр. Геол. ком., т. 11,
- Спб., 1889. Личков Б. Л. О террасах Днепра и Припяти. Материалы по общей и прикладной геологии, вып. 95. Л., 1928 (Геол. ком.).
- Молотилов А. Очерки природы Северо-Западной Барабы. Томск, 1912.
- Пермякова Е. В. Торфяники близ г. Перми. Материалы по изучению Камского Приуралья, вып. 1. Пермь, 1928 (Пермский гос. ун-т).
- Пьявченко Н. И. Типы заболачивания лесов и пути использования заболоченных земель в сельском и лесном хозяйстве. Тр. Ин-та леса, т. 31. М., 1955.
- Серебренников П. П. Типы насаждений Вершинской лесной дачи. Лесной ж., вып. 1, 2, 1904.
- Серебренников П. П. О типах насаждений и их значении в Северном лесном хо-
- зяйстве. Лесной ж., вып. 1,2, 1913. Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1934. Сукачев В. Н. Терминология основных понятий фитоценологии. «Сов. бот.», № 5, 1935.
- Сукачев В. Н. Основные принципы лесной типологии. Тр. совещания по лесной типологии. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Фомин А. В. Болота Европейской России. Спб., 1898.

ВЫП. 42

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

1965

С. Г. ШИЯТОВ

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ФОРМИРОВАНИЕ ДРЕВОСТОЕВ ЛИСТВЕННИЧНЫХ РЕДКОЛЕСИЙ НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ СОБИ (ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

Для выяснения динамики верхней границы леса в пространстве и во времени большое значение имеет изучение возрастной структуры древостоев в различных почвенно-грунтовых условиях и на разном удалении от верхней кромки границы леса. Располагая такими данными, мы можем судить о времени заселения лесом ранее безлесных площадей или о времени появления того или иного поколения деревьев. Изучение возрастной структуры древостоев позволяет не только выяснить характер взаимоотношения леса и тундры в период исследования, но также расшифровать историю их взаимоотношений за период, равный продолжительности жизни деревьев, т. е. за последние 400—450 лет. Деревья такого возраста произрастают в районе наших работ на верхней границе леса. В литературе также имеются указания о наличии деревьев 300—400-летнего возраста на полярном пределе леса (Тихомиров и Штепа, 1956).

В статье изложены материалы по возрастной структуре и формированию древостоев притундровых лиственничных редколесий, которые были собраны для выяснения взаимоотношений леса и тундры. Исследования проводились в 1960—1962 гг. на восточном склоне Полярного Урала в бассейне р. Соби.

Возрастная структура древостоев редколесий на верхнем и полярном пределах леса еще совершенно не изучена. Доказательством служит то, что в литературе нет ни одной работы, посвященной специально возрастной структуре этих лесов. Имеются лишь отдельные высказывания и небольшой фактический материал в работах исследователей, занимавшихся изучением других вопросов.

Поскольку возрастная структура древостоев очень тесно связана с вопросами взаимоотношения леса и тундры, то, естественно, больше всего сведений о ней мы находим в работах, посвященных динамике полярного и верхнего пределов леса. Большинство авторов, разбирая этот вопрос, обычно обращает внимание лишь на молодое поколение деревьев и на наличие сухостоя. Обильное возобновление под пологом редколесий и за пределами границы леса является одним из основных признаков, по которому судят о наступательных тенденциях леса (Тюлина, 1936, 1937; Галазий, 1954; Горчаковский, 1954; Тихомиров и Штепа, 1956; Акимов, Братцев, 1957; Норин, 1958 и др.). Наличие же усохших опушек леса и сухостоя в древостоях считается признаком, по которому судят об отступлении границы леса (Городков, 1926; Сочава, 1930 и др.). При этом не все авторы указывают возраст молодого поколения деревьев, тем более сухостоя, и

время его отмирания. Очень мало внимания обращают также на изучение

возрастной структуры древостоев в целом.

Лишь в работах В. Н. Андреева (1954, 1956) был использован средний возраст древостоев для суждения о динамике полярного предела леса в прилегающих к Уралу районах (Большеземельская тундра, Приобский Север). Он обнаружил, что по мере продвижения от самых северных куртин и островков леса к югу средний (или преобладающий) возраст древостоев увеличивается. Самые северные и небольших размеров куртинки леса имеют древостои, средний возраст которых 20—30 лет (отдельные деревья до 80 лет), появившиеся в 1920—1921 гг. Более южные и более крупные лесные острова имеют древостои, преобладающий возраст которых составляет 80—100 лет (отдельные деревья до 150—200 лет). Они появились в 70-х годах XIX столетия. Еще южнее расположенные крупные лесные массивы имеют древостои с преобладающим возрастом более 100 лет, достигая иногда 150—200 лет. Появление деревьев в этих массивах приурочено к концу XVIII столетия. На основании этих материалов В. Н. Андреев сделал очень важный вывод, что лес наступает на тундру уже довольно продолжительное время — около 500 лет. Эти данные показывают, какое большое значение имеет изучение возрастной структуры древостоев для выяснения взаимоотношений леса и тундры.

Многие исследователи, работавшие в лесотундре (Овсянников, 1930; Андреев, 1956; Пивник, 1958; Норин, 1958), указывают на сравнительную одновозрастность древостоев в редколесьях, причем средний возраст их почти не изменяется на значительных территориях. По данным Л. Н. Тюлиной (1937), на полярном пределе леса в бассейне р. Хатанги преобладают разновозрастные древостой. Судя по описаниям, разновозрастным она называет такой древостой, который представлен несколькими поколениями деревьев. В некоторых древостоях Л. Н. Тюлина выделяет до четырех поколений (в основном по морфометрическим признакам). Имеется также указание П. Л. Горчаковского (1958), что «для лиственничных редколесий на верхней границе леса характерна замедленность возобновления, что является одной из причин, определяющих их специфические черты — разреженность древесного полога, разновозрастность древостоев», т. е. признается наличие абсолютно разновозрастных древостоев.

методика

Для суждения о возрастной структуре древостоев лиственничных редколесий использовались в основном модельные деревья с пробных площадей, которые закладывались в различных почвенно-грунтовых условиях и на разном удалении от верхней кромки границы леса. С каждой пробы бралось 5—6 модельных деревьев. Всего было заложено 48 проб, площадь которых колебалась от 0,5 до 1,0 га. Кроме того, было спилено 28 модельных деревьев без закладки пробных площадей с кратким описанием растительности и условий местообитания, в которых они произрастали. В конечном итоге возраст был определен у 315 деревьев лиственницы.

Точный возраст определялся по методике, предложенной Г. Е. Коминым (1961). В нее были внесены изменения, связанные со спецификой прироста по диаметру у деревьев, произрастающих на верхней границе леса. В частности, там очень часто происходит выпадение годичных колец, особенно на уровне шейки корня, а также сливание очень тонких колец в однородный слой, что затрудняет определение возраста. Применяя некоторые вспомогательные методы, нам в большинстве случаев удавалось определить точный возраст деревьев (Шиятов, 1963).

Для построения графиков изменения ширины годичных колец мы использовали срезы, взятые на высоте 25—50 *см* от шейки корня, чтобы

захватить возможно большее количество колец и свести к минимуму искажающее влияние комля на их ширину. Анализ изменения ширины годичных колец был произведен у 30 деревьев лиственницы разного возраста. Замерялась ширина каждого кольца в отдельности с точностью до 0,01 мм.

Для установления пространственного изменения возрастной структуры древостоев производилось картирование границы леса и закладка профилей. При этом широко использовались морфометрические отличия поколений лиственницы, а также отмечалось присутствие сухих стволов и остатков пней.

В районе наших работ следов пожаров на верхней границе не было обнаружено, в связи с чем исключается фактор, столь сильно влияющий на возрастную структуру древостоев. Это дает нам возможность проследить динамику верхней границы леса и возрастную структуру древостоев в их естественном виде.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ

Верхняя граница леса в бассейне р. Соби представлена в основном чистыми лиственничными редколесьями (из Larix sibirica Ldb.), поднимающимися до высоты 200—370 м над уровнем моря. Небольшая доля участия в составе редколесий приходится на березу извилистую (Betula tortuosa Ldb.) и ель сибирскую (Picea obovata Ldb.). Верхняя кромка границы леса зачастую состоит из отдельно расположенных или соединенных между собой островков леса различной величины. Островное расположение лесных участков обусловлено неблагоприятными почвенно-грунтовыми условиями (заболоченность или каменистость участков), а также неравномерным отложением снегового покрова. Там, где снег сдувается или его скапливается очень много, лесная растительность не произрастает: в первом случае из-за вымерзания деревьев зимой, во втором — из-за сильного укорочения продолжительности вегетационного периода.

Так как нас в дальнейшем будут интересовать условия увлажнения, в которых произрастают лиственничные редколесья на верхней границе леса, то вкратце остановимся на этом вопросе. Следует отметить, что водный режим местообитаний в основном определяет другие режимы — тепловой и аэрации. Поэтому местообитания, различаемые по типу увлажнения, можно назвать типами условий местообитания.

По характеру увлажнения местообитания можно подразделить на следующие пять типов:

- 1. Местообитания с застойным и избыточным увлажнением, где произрастают сфагновые лиственничные редколесья. Они приурочены к пологим слабо дренированным склонам и депрессиям, переувлажнены в течение всего вегетационного периода за счет притока влаги с более повышенных участков. Напочвенный покров под пологом лиственничных редколесий представлен сфагновыми и зелеными мхами, которые покрывают почти всю поверхность почвы.
- 2. Местообитания с обильным проточным увлажнением, на которых произрастают травяные лиственничные редколесья. Приурочены к склонам, постоянно увлажняемым стекающими с гор водами (вдоль ручейков, ниже снежников); дренированность обеспечивается значительным уклоном. Растения не испытывают недостатка влаги в течение всего вегетационного периода. Напочвенный покров представлен пышно развивающимся разнотравьем с почти полным отсутствием мхов и лишайников.
- 3. Влажные местообитания, занятые зеленомошными и долгомошными лиственничными редколесьями. Первые приурочены преимущественно к средним частям пологих склонов, вторые к склонам южных экспози-

- ций. Растения не испытывают недостатка влаги. Более того, весной и осенью эти местообитания переувлажнены. Напочвенный покров представлен хорошо развитыми подушками зеленых мхов и кукушкина льна со значительным участием разнотравья.
- 4. Местообитания, характеризующиеся переменным увлажнением в течение вегетационного периода. Произрастает довольно обширная группа мохово-лишайниковых лиственничных редколесий, занимающих повышенные местоположения и южные склоны. Весной и осенью они хорошо увлажнены. В летнее время растения испытывают недостаток влаги. Напочвенный покров представлен микрогруппировками зеленых мхов (под пологом кустарников) и лишайников (на осветленных пятнах).
- 5. Постоянносухие местообитания, приуроченные к наиболее повышенным гривам и вершинам морен. Здесь произрастают лишайниковые лиственничные редколесья. Поскольку притока влаги со стороны не происходит, то наблюдается недостаток влаги в течение большей части вегетационного периода. Грунт увлажняется только за счет дождевых осадков, которые к тому же быстро стекают вниз. В середине лета, когда вообще выпадает мало осадков в нашем районе, верхние горизонты почвы сильно пересыхают. Напочвенный покров представлен в основном лишайниками и стелющимися по земле кустарничками.

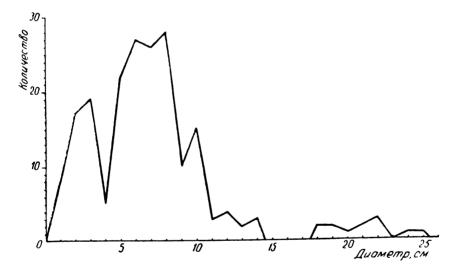


Рис. 1. Распределение количества деревьев на пробной площади № 5 по днаметру (измерения производились на уровне 0,1 высоты дерева).

При осмотре древостоев верхней границы леса бросается в глаза довольно резкая морфометрическая обособленность групп деревьев лиственницы друг от друга (по высотам, диаметрам и форме стволов, по развитию крон). Это подтверждается характером строения древостоев — кривые распределения деревьев по высотам и диаметрам¹ имеют обычно несколько пиков (рис. 1). Оказалось, что эти группы деревьев хорошо обособлены и по возрасту. В притундровых редколесьях имеется довольно хорошая связь между размерами деревьев и их возрастом. Другими словами, древостои состоят

¹ Замер диаметров производился на высоте, равной 0,1 высоты дерева. Это было вызвано тем, что при замерах на общепринятой высоте $(1,3\ \text{м})$ в ведомость перечетов не попадают низкие деревья, которые в некоторых древостоях на верхней границе леса представлены большим количеством экземпляров.

из обособленных морфометрически и по возрасту поколений лиственницы. Более того, сопоставляя время возникновения отдельных поколений лиственницы в древостоях, произрастающих в различных почвенно-грунтовых условиях, оказалось, что они появлялись лишь в определенные промежутки времени. На рис. 2 приведено распределение количества модельных деревьев со всех пробных площадей, где хорошо видно, что в отдельные периоды лесовозобновление отсутствовало или было очень слабым, а в другие периоды, наоборот, было весьма интенсивным. Были выделены следующие четыре поколения лиственницы:

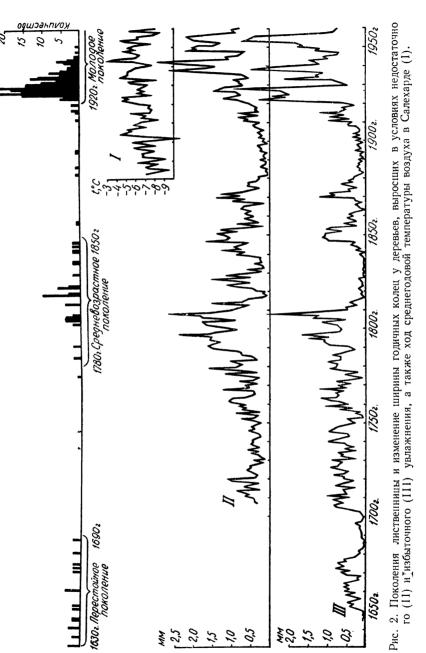
- а) перестойное поколение, возраст которого колеблется от 270 до 330 лет. Появилось оно в 1630—1690 гг.;
- б) средневозрастное поколение, возраст которого 110—180 лет. Оно появилось в 1780—1850 гг.;
- в) молодое поколение, возраст которого не превышает 40—45 лет. Начало его появления относится к 20-м годам текущего столетия и оно продолжает появляться в настоящее время;
- г) кроме того, в некоторых местах встречаются единичные очень толстые лиственницы с диаметром на высоте груди до 50—70 см. Перестойное поколение в сходных условиях местообитания не достигает таких размеров. Это, по-видимому, представители более старого, к настоящему времени почти вымершего поколения лиственницы. Точный возраст деревьев этого поколения установить не удалось, так как стволы их имеют выгнившую сердцевину. Можно предположить, что этим деревьям не менее 400 лет и появились они в первой половине XVI столетия.

Таким образом, за последние 400-450 лет на верхней границе леса в бассейне р. Соби было три периода (с учетом вымершего поколения — четыре), благоприятных для лесовозобновления, когда происходило образование рассмотренных выше поколений лиственницы. В промежутках времени, отделяющих появление одного поколения от другого, лесовозобновление прекращалось или было незначительным. В результате этого на границе леса образуются древостои, состоящие из обособленных по возрасту поколений деревьев. Согласно классификации Г. Е. Комина (1963), древостои, образующие границу леса, относятся к ступенчато- или цикличноразновозрастным. Ярко выражена ступенчатая разновозрастность у древостоев в наиболее неблагоприятных почвенно-грунтовых условиях (постоянносухие и избыточнозастойные), а также в тех, где существование лесной растительности лимитируется продолжительностью вегетационного периода (многоснежные местообитания). Циклично-разновозрастные древостои приурочены к влажным и переменносухим местообитаниям.

Как видно из табл. 1, на верхней границе леса произрастают древостои, представленные всеми возможными комбинациями выделенных трех поколений (П — перестойное, С — средневозрастное, М — молодое). Наиболее часто встречаются древостои, состоящие из одного средневозрастного поколения (16 случаев), а также из всех трех поколений вместе (9 случаев). Реже всего встречаются древостои, где средневозрастное поколение сочетается с перестойным и молодым (по 3 случая).

Из табл. 1 и 2 видна приуроченность отдельных поколений лиственницы к определенным типам местообитания. Перестойное поколение тяготеет к переувлажненным, средневозрастное — к сухим. Молодое поколение

¹ В лесоведении «под поколением деревьев в древостое» понимается совокупность деревьев более или менее близкого возраста, возникшая в результате одной из смен, восстановительной или возрастной, отдельные деревья которой появляются, растут и развиваются в сходных условиях, т. е. имеют сходную историю происхождения, роста и развития при одинаковых условиях местопроизрастания» (Семечкин, 1963).



по условиям увлажнения занимает промежуточное положение. Ниже мы дадим объяснение этому явлению.

Таблица 1
Распределение количества проб в зависимости от условий местообитания и поколений лиственницы в древостоях

		C	четан	ие пон	солен	1 й	
Тип увлажнения местообитания	п	пс	пм	псм	М	MC	С
Избыточно-застойный	3 3 — —	- 1 2 -	- 1 4 -			- - 3 -	- 3 6 7
Итого	6	3	5	9	6	3	16

Одновременность появления поколений лиственницы в разных древостоях, несмотря на различия в почвенно-грунтовых условиях, позволяет сделать предположение, что образование их обусловлено изменением внешних условий, в частности климатических. К сожалению, сведения о колебаниях климата в данном районе за такой длительный промежуток времени отсутствуют, поскольку близрасположенные метеостанции имеют небольшой ряд наблюдений (Салехард — 80, Нарьян-Мар — 60 лет).

Таблица 2 Распределение количества модельных деревьев по времени их появления и типам местообитаний

	Тиг	і увлаж	нения ме	стоо бита	аний
Время появления деревьев (по периодам)	Избыточ- но-застой- ные	Обильно- проточные	Влажные	Перемен-	Постоян- носухие
1630—1670 гг., перестойное поко- ление	8 - - 1	9 - 3 - 86	13 3 11 5 78	18 7 43	$\begin{bmatrix} -\\ -\\ 28\\ -\\ 2 \end{bmatrix}$

Для восстановления бывших климатических условий мы вслед за Б. А. Тихомировым (1941) и Г. И. Галазием (1954) использовали дендрохронологические методы, т. е. определение возраста и колебаний ширины годичных колец деревьев.

Деревья лиственницы сибирской, произрастающие на верхней границе леса в бассейне р. Соби, являются удобным объектом для изучения прошлых колебаний климата. Они произрастают на своем климатическом пределе одиночно или в редколесьях, природа тех мест подвержена незначительному влиянию со стороны человека, отсутствуют пожары и массовые вспышки размножения насекомых-вредителей. Кроме того, на величину прироста слабое влияние оказывает такой важный фактор, как возраст дерева.

Ширина годичных колец лиственниц зависит в основном от метеоролстических условий года их образования. Из рис. 2 видно, что изменение

величины прироста хорошо согласуется с изменением средней годовой температуры воздуха в Салехарде. Синхронность изменения ширины годичных колец деревьев разного возраста и в различных условиях местообитания также свидетельствует о решающем влиянии климата на прирост. Повышение температуры воздуха приводит к увеличению ширины годичных колец, и наоборот. По изменению ширины годичных колец можно судить об изменении климата в сторону потепления и похолодания.

Как видно из рис. 2, где приведены графики изменения ширины годичных колец у двух лиственниц, выросших в условиях недостаточного и избыточного увлажнения, климатические условия в районе наших работ подвержены постоянным колебаниям. Хорошо прослеживаются как кратковременные колебания климата продолжительностью 10—30 лет, так и более длительные (вековые). Колебания климата имеют циклический характер, т. е. волна потепления сменяется волной похолодания. Появление выделенных нами поколений лиственницы приурочено к вековым периодам потеплений климата. Ныне перестойное поколение появилось в середине XVII столетия, когда климатическая обстановка была благоприятной для роста деревьев. Средневозрастное поколение образовалось во время потепления климата, наблюдавшегося во второй половине XVIII— начале XIX столетий. Молодое поколение лиственницы обязано своим возникновением значительному современному потеплению климата.

В периоды похолоданий климата (конец XVII— первая половина XVIII, вторая половина XIX— начало XX столетий) лесовозобновление на верхней границе леса отсутствовало или было очень слабым. Более того, в холодные периоды наблюдалось изреживание древостоев и даже их полное отмирание в наиболее неблагоприятных местообитаниях.

Таким образом, причиной образования древостоев, состоящих из обособленных по возрасту поколений лиственницы, являются вековые циклические колебания климата продолжительностью около 140—160 лет. Расселение и возобновление леса в этом цикле происходиг в течение 60—70 лет, а прекращение лесовозобновления, изреживание и даже усыхание древостоев — в течение остальных 70—80 лет. У климатологов (Ляхов, 1956) и гелиогеофизиков (Эйгенсон, 1957) имеются указания о наличии цикла такой продолжительности в колебаниях климата и солнечной активности.

Чтобы появилось то или другое поколение деревьев, необходимы следующие три условия: 1) достаточное количество жизнеспособных семян; 2) благоприятные условия для появления всходов; 3) благоприятные условия для роста и развития подроста.

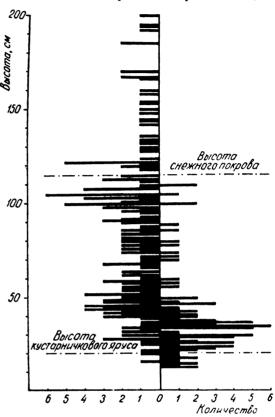
Рассмотрим, какие из этих условий являются в наших условиях решающими (лимитирующими) для появления поколений лиственницы.

Количество жизнеспособных семян не является фактором, тормозящим появление всходов под пологом чистых лиственничных редколесий, поскольку лиственница плодоносит почти ежегодно. Б. Н. Норин (1958), проводивший наблюдения над плодоношением лиственницы в районе Обской губы, пришел к выводу, что резкого снижения урожайности семян у нее на северном пределе леса не происходит. Несмотря на сравнительно невысокий процент всхожих семян (6—10%) в районе наших работ, жизнеспособных семян достаточно для появления необходимого количества подроста. Сильное снижение всхожести семян на севере наблюдается только в особо неблагоприятные (холодные и дождливые) годы вследствие их невызревания. Однако недостаток семян может повлиять на процесс возобновления того или другого года, но не на образование поколения, появление которого происходит в течение нескольких десятков лет. Острая нехватка семян наблюдается лишь в местах, находящихся выше границы леса, так как

ветры постоянно дуют в противоположном направлении, а вылет семян происходит летом на следующий год после их созревания.

Гораздо большую роль в появлении того или иного поколения лиственницы имеют условия, способствующие появлению всходов. Препятствием для их появления является сильное затенение и задернение поверхности почвы напочвенным и травяно-кустарниковым ярусами. Но особенно сильное влияние на появление всходов оказывает резко переменная влажность верхних горизонтов почвы и лишайникового покрова, которая наблюдает-

ся в лишайниковых редколесьях. Одно-двухлетние всходы лиственницы имеют слабую корневую систему, в связи с чем они не могут сразу достигнуть нижних влажных горизонтов почвы и массами гибнут. Вредное влияние лишайникового покрова на появление всходов древесных растений отмечают многие авторы (Тюлина, 1936; Лесков, 1940; Сочава, 1944; Норин, 1958). В наших условиях, несмотря на потепление климата и на хорошее плодоношение лиственницы, до сих пор нет подроста в лишайниковых лиственничных редколесьях, в том числе и отмершего. Это говорит TOM. что лиственница здесь гибнет на стадии всходов. Возобновление в таких местообитаниях может произойти только в годы с достаточным количеством осадков в вегетационгоприятные появления всходов имеют место только в определен-



ный период. Однако небла- Рис. 3. Количество живого (слева) и отмершего гоприятные условия для (справа) подроста лиственницы в зависимости от его высоты.

ных типах местообитаний и это не может явиться препятствием для появления того или другого поколения деревьев на верхней границе леса.

Решающее значение для появления поколений лиственницы имеют условия, способствующие выживанию появившихся всходов. При изучении хода естественного возобновления под пологом древостоев лиственничных редколесий было обращено внимание на большое количество отмершего подроста (до 30—50% от количества живого). При этом оказалось, что высота основной массы отмершего подроста несколько превышает высоту кустарничкового или кустарникового ярусов, в зависимости от роли того или иного яруса в сообществе. На основе замеров на одной из пробных площадей мы построили график изменения количества отмершего и живого подроста в зависимости от его высоты (рис. 3). Из рисунка видно, что количество отмершего подроста резко увеличивается, когда он начинает выходить из кустарничкового яруса, и достигает максимального значения на

высоте, превышающей высоту кустарничков на 10—20 см. Причина этого, по-видимому, в резком изменении микроклиматических условий при выходе подроста из прикрывающего яруса (снижение температуры воздуха и резкие ее колебания, увеличение скорости ветра). Об этом же свидетельствуют данные Канитшейдера¹. Он измерял температуру воздуха в густых зарослях карликовых горных сосен на южном склоне близ г. Инсбрука (1600 м над уровнем моря). Во всех случаях зона наибольших колебаний температуры воздуха находилась в области верхушек зарослей.

Гибель подроста продолжается и при достижении им больших высот, чем вышеуказанная, но уже не в таком количестве. При достижении подростом высоты снегового покрова также увеличивается его отпад, поскольку он снова достигает высоты, крайне неблагоприятной в зимний период (снеговая шлифовка, сильные зимние ветры и др.). Сравнительно малый процент гибели подроста на высоте снегового покрова в данном случае объясняется тем, что только около 10% подроста достигло этой высоты. Выше уровня снега погибшего подроста в настоящее время, как правило, нет.

Л. Н. Тюлина (1937) также отмечала плохое состояние самого молодого подроста лиственницы на полярной границе леса в бассейне р. Хатанги. Она пишет, что суровые условия существования наиболее губительны в самом молодом возрасте лиственницы и что чем крупнее подрост, тем лучше он выглядит. По-видимому, в тех условиях выживание появившегося подроста также оказывает решающее влияние на появление поколений лиственницы.

Чтобы выйти в верхний древесный полог, подросту необходимо преодолеть две критические высоты (высоту кустарникового или кустарничкового ярусов и снегового покрова), где даже в теплые периоды происходит его массовая гибель. Естественно предположить, что в холодные периоды погибает весь появляющийся подрост. В связи с этим становится понятным, почему кратковременные потепления климата (до 20—30 лет) не вызывают образование поколений лиственницы. За такой короткий промежуток времени подрост не успевает выйти из опасной приземной зоны и при наступлении очередного холодного периода погибает. Только потепления климата продолжительностью более 50—60 лет могут привести к образованию обособленных по возрасту поколений лиственницы. Взрослые деревья легче переносят неблагоприятные климатические условия, но и они гибнут при продолжительных и сильных похолоданиях.

Рассмотрим теперь, как складывались взаимоотношения леса и тундры в бассейне р. Соби за последние 400—500 лет, используя в основном данные по возрастной структуре лиственничных древостоев.

Как уже указывалось выше, ныне почти вымершее поколение представлено доживающими свой век и очень редко встречающимися толстыми лиственницами, а также полусгнившими остатками их стволов и пней. Появление его было обусловлено, по-видимому, потеплением климата в первой половине XVI столетия. Приуроченность деревьев этого поколения только к наиболее влажным и снежным местообитаниям говорит о том, что климат в то время был сухим. Лето было жарким, а зима — морозной и малоснежной. Только при наличии таких климатических условий подходящими для появления и произрастания деревьев лиственницы являются наиболее увлажняемые местообитания. О преобладании сухого и континентального климата в Западной Европе в XVI столетии пишет, например, К. Брукс (1952). Он указывает, что воздушные массы в то время двигались в основном с востока, так как возросла роль сибирского антициклона.

¹ Эти данные взяты из книги Р. Гейгера «Климат приземного слоя воздуха» (1960).

Район наших работ, находясь в непосредственной близости от центра зарождения этого антициклона, тем более должен быть подвержен его влиянию. Судя по местонахождению пней и стволов этого поколения, на большинстве склонов граница леса в тот период находилась гораздо ниже современного ее положения.

В течение второй половины XVI и начале XVII столетий лесовозобновление на границе леса отсутствовало, по-видимому, в связи с ухудшением климатических условий. В литературе имеются данные о повышенной ледовитости Карского моря в этот период (Назаров, 1947), а также об очень интенсивном наступлении ледников в Альпах и Исландии, какого не наблюдалось за все послеледниковое время (Брукс, 1952). Похолодание климата в нашем районе, видимо, не сопровождалось увеличением количества выпадающих осадков. Сильное увеличение снеговых осадков в Альпах К.Брукс объясняет смещением к югу путей циклонов, в то время как более северные районы оставались в сфере влияния антициклона. Вполне возможно, что похолодание было незначительным, и граница леса не опускалась, а происходило только изреживание древостоев. Свидетели этого похолодания — остатки пней — сильно перегнили и судить о характере похолодания и отступания границы леса затруднительно.

Перестойное поколение является свидетелем новой волны расселения и возобновления леса, причем довольно интенсивной. В некоторых местах граница леса продвинулась на 500—700 м вверх по склону. Появлялось это поколение также на влажных и переувлажненных местообитаниях, а потому граница леса продвинулась только по хорошо увлажняемым склонам. Данные табл. 1 и 2 хорошо иллюстрируют вышесказанное. Все это свидетельствует о том, что климат в период появления перестойного поколения (1630—1690 гг.) продолжал оставаться сухим и континентальным. В период появления перестойного поколения сильно снижалась ледовитость Карского моря (Назаров, 1947), что подтверждает наш вывод о происходившем в то время потеплении климата. В настоящее время это поколение представлено старыми деревьями, часто с усохшими вершинками, но многие из них имеют вполне здоровый вид.

В конце XVII и в первой половине XVIII столетий на границе леса снова сложились неблагоприятные условия для лесовозобновления. В этот период наблюдался пониженный прирост деревьев, повышение ледовитости Карского моря (Назаров, 1947), что говорит об ухудшении климатических условий. К. Брукс (1952) указывает, что в это время в Западной Европе наблюдался сухой климат с мягкими зимами. Более интенсивный прирост у лиственницы в условиях более увлажненных, чем у деревьев в сухих местообитаниях в тот период, также свидетельствует о том, что климат был континентальным (см. рис. 2). По всей вероятности, похолодание было незначительным. Снижения границы леса могло и не быть, происходило лишь изреживание древостоев.

В 1760—1850 гг. наблюдалось довольно значительное потепление климата, что хорошо видно на графиках изменения ширины годичных колец (см. рис. 2). Снизилась и ледовитость Карского моря (Назаров, 1947); образовалось средневозрастное поколение лиственницы, которое в настоящее время преобладает в большинстве древостоев на границе леса. Приуроченность деревьев этого поколения к наиболее сухим местообитаниям (см. табл. 1 и 2) говорит о резком изменении климатических условий в сторону увлажнения в середине XVIII столетия. К. Брукс (1952) также отмечает, что в Англии в 1752 г. произошла резкая смена континентального климата на морской, характеризующийся мягкой зимой и прохладным дождливым летом. Увеличение осадков, несмотря на потепление климата, вызвало новую волну продвижения ледников в Европе, а также сильное увеличение

ледовитости Карского моря, какой не наблюдалось за последние 366 лет (Назаров, 1947). Об изменении условий увлажнения в период появления средневозрастного поколения свидетельствует также характер изменения ширины годичных колец. У деревьев, выросших в условиях недостаточного увлажнения, прирост увеличился на значительно большую величину, оссбенно во второй половине потепления (1810—1840 гг.), чем у деревьев, выросших в условиях избыточного увлажнения (см. рис. 2). В результате такого изменения климата значительно поднялась граница леса по сухим и каменистым склонам (до 500-800 м по склону). Так как в районе наших работ на верхней границе леса преобладают сухие местообитания, то граница поднялась на большинстве склонов. Особенно интенсивное возобновление и расселение леса наблюдалось во второй половине периода потепления на постоянно-сухих местообитаниях, где всходы лиственницы обычно гибнут из-за резкого переменного увлажнения мохово-лишайникового яруса и верхних горизонтов почвы, о чем уже говорилось выше. Успешное возобновление на таких местообитаниях возможно только в том случае, если в течение вегетационного периода часто выпадают осадки. Вторая половина потепления, по-видимому, и отличалась повышенным увлажнением вегетационного периода. Возможно, что подрост появлялся и в первую половину потепления на более влажных местообитаниях, но последующее увлажнение климата могло привести к тому, что большая часть его погибла. Поэтому средневозрастное поколение в настоящее время в основном древостоями, появившимися во второй половине потепления (см. рис. 2). На переувлажненных склонах поднятия границы леса в этот период не происходило.

Наступившее затем в 50-х годах XIX столетия резкое похолодание климата продолжалось до 1910—1920 гг. (см. рис. 2). Такого интенсивного похолодания не отмечалось в районе наших работ за последние 400—500 лет. М. Е. Ляхов (1956), приводя кривую изменения среднегодовой температуры воздуха для Архангельска, отмечает, что она описывает ложбину волны в течение XIX столетия, имеющей большой период. Кривые изменения ширины годичных колец имеют очень сходный вид с кривой изменения температуры воздуха для Архангельска. У М. С. Эйгенсона (1957) есть указание, что в XIX столетии наблюдался более низкий вековой уровень солнечной активности по сравнению с уровнями XVIII и XX столетий. По данным же исследований Л. А. Вительса (1948), ход гидрометеорологических процессов в Арктике идет почти синхронно вековому ходу солнечной активности. В периоды увеличения солнечной активности пути прохождения циклонов смещаются к северу, в связи с чем там повышается температура воздуха и увеличивается количество выпадающих осадков. Если до середины XVIII столетия вековой ход изменения ледовитости Карского моря совпадал с выделяемыми нами периодами потепления и похолодания климата, то после наступления влажного периода такая взаимосвязь несколько нарушается. Так, в течение XIX столетия, несмотря на значительное похолодание, ледовитость его держалась примерно околосреднего уровня. Причина этого ясна: в периоды с континентальным климатом ледовые условия определяются в основном температурой воздуха, при наличии влажного климата роль температурного фактора заметно снижается. Похолодание во второй половине XIX — начале XX столетий вызвало сильное снижение границы леса только на переувлажненных склонах, притом на значительную величину (до 1000 м по склону). Особенно сильное снижение границы леса произощло на восточном склоне массива Рай-Из. На сухих склонах граница леса не опускалась, изреживались лишь древостои с различной степенью интенсивности. Это говорит о том, что похолодание климата сопровождалось сохранением повышенной увлажненности. Деревья лиственницы, усохшие в этот период, до сих пор хорошо сохранились, так как гниение древесины на границе леса идет медленно.

При помощи метода переломного датирования (Douglass, 1919) нам удавалось сравнительно легко определять время появления и гибели ныне сухостойных деревьев, если только годичные кольца снаружи сохранились. При этом оказалось, что в этот период похолодания усыхали преимущественно деревья ныне вымершего и перестойного поколений, за счет которых и снижалась граница леса. Средневозрастное поколение более сухих местообитаний не подвергалось такому сильному усыханию. Отмечаемые Б. Н. Городковым (1926) и В. Б. Сочавой (1930) «лесные кладбища» на Полярном Урале как раз и являются свидетелями последнего похолодания климата (вторая половина XIX — начало XX столетий).

В 20-х годах текущего столетия началось новое потепление, вызвавшее появление молодого поколения лиственницы. Несмотря на интенсивный характер потепления, молодое поколение в большом количестве появилось только под пологом изредившихся древостоев. Расселение его выше границы леса идет сравнительно слабо. Анализ условий, в которых появилось молодое поколение, показал, что лесовозобновительный процесс до сих пор не наблюдается под пологом древостоев, произрастающих как на постоянно-сухих, так и на избыточно-застойных местообитаниях (см. табл.1 и 2). Из этого мы можем сделать заключение, что современное потепление климата также сопровождается повышенным увлажнением, но от предыдушего отличается меньшим количеством летних осадков и повышенным зимних. Летние осадки оказывают решающее влияние на появление подроста на сухих местообитаниях, а зимние — на переувлажненных. Молодое поколение слабо расселяется за пределами леса потому, что подходящие при современном климате местообитания уже заняты другими поколениями: влажные — перестойным, сухие — средневозрастным. леса за счет молодого поколения продвинулась в основном в тех местах, где более старые поколения не образовались из-за недостатка семян, также из-за скопления больших масс снега, сильно укорачивающих вегетационный период местообитаний. Расселение лиственницы в последнем случае свидетельствует о значительном увеличении продолжительности вегетационного периода в настоящее время, какого не наблюдалось ни в один из рассмотренных периодов потепления климата. Современное потепление климата в Арктике было сразу же отмечено климатологами и по этому вопросу накопилась уже большая литература (Петров, 1960). Потепление произошло в основном за счет зимних месяцев. Л. С. Петров указывает, что по интенсивности оно не имело себе равных за последние 500— 600 лет. Об этом свидетельствует и величина прироста даже старых (300-летних) лиственниц. Деревья в более молодом возрасте не имели такой величины прироста, какую мы наблюдаем сейчас у старых. Судя по характеру изменения прироста и изменению среднегодовых температур метеостанции Салехард (см. рис. 2), после сороковых годов начался спад потепления. Если прежняя вековая цикличность в колебаниях климата сохранится, то процесс образования молодого поколения лиственницы будет продолжаться еще примерно лет 20-30, до наступления нового похолодания. В связи с этим необходимо использовать благоприятную климатическую обстановку, сложившуюся в настоящее время на Севере, для развертывания работ по облесению участков, расположенных в лесотундре и южной тундре.

Анализ прироста деревьев и пространственного распределения выделенных поколений лиственницы показал, что в течение последних 400—450 лет условия для развития лесной растительности неуклонно улучшались, а верхняя граница леса подвигалась выше в горы, несмотря на то,

что в отдельные периоды поднятие ее приостанавливалось. По-видимому, кроме вековых (140—160-летних) колебаний климата проявляет свое действие восходящая ветвь более длительного (многовекового) цикла.

На характер взаимоотношений леса и тундры влияет также постоянно меняющаяся влажность климата. В период появления ныне почти вымершего и перестойного поколений лиственницы верхняя граница леса поднималась только по наиболее увлажняемым склонам, так как климат был сухим и континентальным. Во время появления средневозрастного поколения климат стал более влажным, в результате чего лесная растительность стала продвигаться по наиболее сухим и каменистым склонам. Современное потепление климата сопровождается выпадением повышенного количества осадков в зимнее время, в связи с чем верхняя граница леса стала продвигаться по среднеувлажняемым склонам. Другими словами, в середине XVIII столетия сухой континентальный климат сменился на значительно более влажный, что привело к смещению экологического оптимума для произрастания лиственницы с наиболее увлажняемых местообитаний на более сухие. Н. И. Пьявченко (1952) на основании изучения торфяников Южного Ямала и Большеземельской тундры пришел к сходным выводам. Он выделяет последнюю фазу голоцена в качестве самостоятельной, характеризующейся смягчением климата и увеличением осадков.

Если мы сопоставим время появления выделенных нами поколений лиственницы с поколениями, выделенными В. Н. Андреевым (1954, 1956) на полярном пределе леса в прилегающих к Уралу районах, то получим, что самое молодое поколение появилось одновременно (в 20-х годах нынешнего столетия). Выделяемое В. Н. Андреевым следующее поколение, появившееся в 70-х годах XIX столетия, не совпадает по времени появления со следующим нашим средневозрастным поколением в среднем на 50 лет. Причин такого расхождения может быть две: либо неточное определение возраста деревьев и недостаточное количество взятых модельных деревьев (об этом у него в статьях никаких указаний нет), либо действительное образование поколения в этот период, тем более, что на графиках изменения ширины годичных колец у нас наблюдается повышенный прирост, правда, непродолжительный. Третье, выделяемое В. Н. Андреевым поколение (конец XVIII столетия), совпадает с началом появления нашего средневозрастного поколения. Точного совпадения времени появления поколений может и не быть, поскольку изменения климата носят региональный характер, а влияние экологических факторов на лесную растительность вертикального и полярного пределов леса может быть различно.

В заключение следует сказать, что необходимо дальнейшее детальное изучение возрастной структуры притундровых редколесий в различных районах Советского Союза, которое прольет свет на закономерности формирования древостоев. Это необходимо как для правильного хозяйственного освоения этих районов, так и для разработки перспективного планирования. Большое значение такие исследования имеют для выяснения взаимоотношений леса и тундры и изменений климата.

выводы

1. Древостои лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне р. Соби состоят из обособленных морфометрически и по возрасту поколений лиственницы. Выделены следующие четыре поколения: ныне почти вымершее, появившееся в первой половине XVI века; перестойное, появившееся в середине XVII; средневозрастное, появившееся в конце XVIII— начале XIX столетий; наконец, молодое, появление которого

началось в 20-х годах текущего столетия и продолжается до настоящего времени.

- 2. Довольно хорошо выраженная морфометрическая обособленность поколений лиственницы в редколесьях обусловливается, во-первых, значительным разрывом в возрастах (не менее 70-80 лет) и, во-вторых, слабым угнетающим влиянием верхнего древесного полога на нижний.
- 3. Причиной образования обособленных по возрасту поколений лиственницы являются вековые циклические колебания климата в сторону потепления и похолодания. Продолжительность одного цикла составляет примерно 140—160 лет. Расселение и возобновление леса в пределах этого цикла приурочено к теплым периодам и продолжается 60—70 лет. В холодные периоды, продолжительность которых 70-80 лет, наблюдается прекрашение лесовозобновления, изреживание древостоев и даже их отмира-
- 4. В настоящее время на верхней границе леса преобладает лиственница средневозрастного поколения. Средний возраст древостоев у большей части редколесий более или менее одинаков и колеблется в пределах времени появления этого поколения. Сравнительная одновозрастность притундровых древостоев, которая отмечалась также многими авторами, объясняется ступенчатой их разновозрастностью. Облик подгольцовых редколесий в настоящее время определяется средневозрастным поколением лиственницы. так как перестойное поколение отмирает, а молодое еще не успело выйти в верхний древесный полог.
- 5. Решающее значение для появления поколений лиственницы имеют условия, способствующие выживанию подроста. Лишь в периоды продолжительных потеплений климата подрост может преодолеть опасную приземную зону (от высоты кустарников или кустарничков до высоты снегового покрова) и образовать обособленное по возрасту поколение деревьев.
- 6. Продвижение верхней границы леса выше в горы происходит только в периоды потеплений климата, за счет образования нового поколения лиственницы. В холодные периоды продвижение верхней границы леса приостанавливается и даже, более того, она может снизиться.
- 7. В течение последних 400—450 лет верхняя граница леса в районе наших работ неуклонно поднималась вверх, несмотря на то, что в отдельные периоды происходило ее снижение. По-видимому, кроме вековых (140—160-летних) колебаний климата проявляет свое действие восходящая ветвь более длительного (многовекового) цикла.
- 8. Большое влияние на динамику верхней границы леса оказала происшедшая в середине XVIII столетия смена влажности климата. Сухой континентальный климат, господствовавший в течение XVI, XVII и первой половины XVIII столетий, сменился на значительно более влажный, сохраняющийся до настоящего времени. Это привело к смещению экологического оптимума для произрастания лиственницы с наиболее увлажняемых местообитаний на менее увлажняемые. В соответствии с этим до середины XVIII столетия граница леса поднималась по наиболее увлажняемым склонам, а после указанного срока — по более сухим.

ЛИТЕРАТУРА

Акимов А. Т., Братцев Л. А. Динамика северной границы леса в правой части бассейна реки Усы. Изв. Коми фил. ВГО, вып. 4. Сыктывкар, 1957.

оассеина реки Усы. Изв. Коми фил. БГО, вып. 4. Сыктывкар, 1937.
Андрев В. Н. Продвижение лесной растительности в тундру в связи с защитными свойствами лесопосадок на севере. Бот. ж., № 1, 1954.
Андрев В. Н. Заселение тундры лесом в современную эпоху. Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956. Брукс К. Климаты прошлого. М., Изд-во иностр. лит., 1952.

- Вительс Л. А. Многолетние изменения барико-циркуляционного режима и их влияние на колебания климата. Тр. Глав. геофиз. обсерватории, вып. 8 (70). Л., 1948.
- Галазий Г. И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 3 (геоботаника), вып. 9. М. Л., Изд-во АН СССР, 1954.

- М. Л., ИЗД-ВЗ АН СССР, 1934.
 Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М., Изд-во иностр. лит., 1960.
 Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, вып. 19. Л., Изд-во АН СССР, 1926.
 Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала. Сб. тр. по лесному х-ву Уральского лесотехнического ин-та, вып. 2. Свердловское кн. изд-во, 1954.
- Горчаковский П. Л. Растительность хребта Сабли на Приполярном Урале. Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 3. М. Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Комин Г. Е. К методике определения точного возраста деревьев в заболоченных лесах. Докл. первой научн.-техн. конференции молодых специалистов лесного производства Свердловской обл. по итогам работ 1960 г. Свердловское кн. изд-во, 1961.
- Комин Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. Лесной ж., № 3, 1963.
- Лесков А. И. Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 3 (геоботаника), вып. 4. М. Л., Изд-во АН СССР, 1940. Ляхов М. Е. О колебаниях температуры воздуха в XIX и XX веках в восточн-оевро-
- пейском спектре северного полушария. Изв. АН СССР, серия геогр., № 5, 1956. Назаров В. С. Исторический ход ледовитости Карского моря. Изв. ВГО, № 6, 1947.
- Норин Б. Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. В сб: «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 3. M. = JI., Изд-во АН СССР, 1958.
- Овсянников В. Ф. Поездка в долину р. Анадырь летом 1929 г. Зап. Владивостск-ского отд. Гос. рус. геогр. о-ва, т. 5 (22), вып. 1. Владивосток, 1930. Петров Л. С. Структурные особенности колебаний климата Европейско-Азиатского сек-
- тора Арктики в последние десятилетия. Автореф. канд. дисс., 1960 (ЛГУ).
- Пивник С. А. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя. Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 3. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1958.
- Пьявченко Н. И. О перемещении растительных зон на севере Восточной Европы и Западной Сибири в последениковое время. Докл. АН СССР, т. 84, № 1, 1952.
- Семечкин И. В. Особенности таксации древостоев в связи с типами возрастной структуры. В сб.: «Организация лесного хозяйства и инвентаризация лесов». М., Изд-во АН СССР, 1963. (Ин-т леса и древесины СО АН СССР). Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Бот. музея АН СССР,
- вып. 22, Л., Изд-во АН СССР, 1930. Сочава В. Б. Причины безлесия гольцов Восточной Сибири и в Приамурье. «Природа», № 2, 1944.
- Тихомиров Б. А. К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии. «Сов. бот.», № 5-6, 1941.
- Тихомиров Б. А. и Штепа В. С. К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены. Бэт. ж., № 8, 1956. Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении
- с тундрой. Тр. Арктического ин-та, т. 40 (геоботаника). Л., Изд-во Главсевморпути, 1936.
- Тюлина Л. Н. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктического ин-та, т. 63 (геоботаника). Л., Изд-во Главсевморпути, 1937.
- Шиятов С. Г. К методике определения возраста деревьев, произрастающих на верхней границе леса. Лесной ж., № 3, 1963.
- Эйгенсон М. Е. Очерки физико-географических проявлений солнечной активности. Львов, 1957 (Львовский гос. ун-т.)
- Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth. Carnegie Inst. Wash. Pub., 289, vol. 1, 1919.

труды института биологии

вып. 42

1965

C. A. MAMAEB

ГРУБОКОРАЯ СОСНА В ЛЕСАХ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

У сосны обыкновенной, как избестно, наблюдается чрезвычайно большая изменчивость очень многих морфологических признаков. У нее имеется множество мелких форм и вариаций, характеризующихся особенностями ветвления, окраской и размерами хвои, размерами и формой спелых шишек, формой апофиз, окраской шишек, семян и крылаток, окраской пыльников и молодых женских шишечек. Пожалуй, трудно найти какой-либо из морфологических признаков, который не имел бы амплитуды изменчивости, достаточной для выделения на крайних ее пределах различного рода вариаций, что и делают многие исследователи. Так, Фитшен (Fitschen, 1930) описывает для сосны обыкновенной только по ветвлению 18 форм и по хвое и колоскам 12, не считая прочих показателей.

Одним из наиболее ярких признаков является протяженность темной грубой коры по стволу. Нижняя часть ствола у взрослых деревьев сосны покрыта груботрещиноватой темно-бурой корой. Выше идет тонкая листоватая отслаивающаяся кора обычно желто-оранжевого оттенка с различными отклонениями от основного цвета (сероватые, красные, светло-желтые тона). Переход между этими двумя типами коры у более старых деревьев весьма резкий.

Лесоводам давно известно изменение коры сосны по мере старения деревьев. С возрастом в нижней части ствола кора утолщается, грубеет; в верхней — становится более тонколистоватой, приобретает другой оттенок в окраске. По особенностям коры можно даже ориентировочно определить возраст дерева, с точностью до одного-двух классов.

Что же касается разнообразия признаков, характеризующих кору сосны в пределах одного возрастного периода, то здесь известны различия в ее строении. Кора может различаться величиной и формой чешуй, степенью трещиноватости и т. д. Многие исследователи связывают строение коры с некоторыми практически важными особенностями роста деревьев. Так, Денглер (Dengler, 1944) отмечает, что чешуйчатая кора характеризует деревья с более крупнослойной древесиной, чем у пластинчатокорых деревьев. К. Т. Тихомиров рекомендует при отборе особо ценной авиационной древесины использовать такой признак, как наличие серой коры в виде прямоугольных пластинок шириной 3—5 и длиной 15—25 см, плотно прижатых к стволу (на высоте 1—2 м). И. Я. Шемякин (1961) признает сосну с толстой корой и хорошо очищенным стволом более устойчивой против рака-серянки. А. В. Альбенский (1958), наоборот, не считает необходимым учитывать при отборе ценных форм сосны форму чешуй. По Б. В. Гроздову (1961), сосны с груботрещиноватой корой имеют лучший прирост.

В ряде исследований отмечается экологическая приуроченность толщины коры (Колесников, 1945; Петров, 1952 и др.). С. А. Петров, кроме того, утверждает, что сосна с ярко-оранжевой корой в островных борах Казахстана встречается, главным образом, в понижениях.

Большинство исследователей обычно не изучало протяженности коры того или иного типа по стволу, а ограничивалось только ее описанием. П. Свобода (Svoboda, 1953) идет несколько дальше и выделяет формы с высоко поднимающейся грубой корой (f. corticans Dam.) и низко опускающейся желтой корой (f. laevigata Schwer.). Наибольший интерес представляет работа В. П. Гаврися (1938), в которой он приводит материалы о корреляциях между высотой поднятия шероховатой, т. е. темной грубой коры, и некоторыми практически важными особенностями деревьев сосны. По В. П. Гаврисю, зависимость высоты поднятия грубой коры и смолопродуктивности выражается коэффициентом корреляции r = +0.46. Автор ориентирует подсочный промысел на отбор наиболее смолопродуктивных, по его мнению, темнокорых биотипов. Если подобная связь сохраняется и для других популяций сосны, то указанный признак чрезвычайно важен для лесохимического производства. Не исключена возможность взаимосвязи протяженности темной грубой коры с другими особенностями роста и продуктивности сосны. Нужно отметить также простоту оценки этого признака непосредственно в лесу.

Все это заставило нас обратить внимание на изменчивость сосны по окраске коры, тем более что на Урале исследований в данном направлении не велось.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МЕТОДИКА

Городковский леспромхоз, где проводилось изучение изменчивости морфологических признаков сосны, расположен в юго-западной части Пермской области по левобережью р. Камы, на так называемой Камско-Буйской равнине, имеющей древнеозерно-аллювиальное происхождение («Пермская область», 1959). Рельеф равнины в районе работ характеризуется чередованием невысоких увалов с понижениями, сложенными супесями и песками. Почвы дерново-подзолистые соответственно легкого механического состава — супесчаные или песчаные. Это и определяет состав лесонасаждений — преобладают сосновые боры переходного типа между борами таежной и широколиственной полосы. В них уже можно встретить липу мелколистную, клен остролистный, лещину. Там, где аллювиальные наносы сменяются глинистыми образованиями пермского времени, появляются темнохвойные еловые леса со значительной примесью пихты сибирской и липы мелколистной.

Климат района умеренно континентальный, с весьма благоприятным для роста сосны соотношением метеорологических показателей. Среднегодовая температура $+2^{\circ}$, количество осадков 499 мм, продолжительность вегетационного периода 160 дней. Абсолютный минимум температуры -46° , максимум $+40^{\circ}$. Хорошие условия местопроизрастания обусловливают высокий средний бонитет сосны — по Городковскому леспромхозу он достигает I, 8. Для ели средний бонитет II, 2, для пихты II, для березы II, 1. Следовательно, для сосны здесь оптимальные условия, по сравнению со всеми другими породами.

Изученное насаждение представляет кулису сосны, оставшуюся после рубок 40-х годов. Рельеф, как уже сказано, дюнного характера; тип леса — сосняк-брусничник с переходом на возвышенных склонах дюн к сосняку-беломошнику. Насаждение в возрасте 135—145 лет довольно хорошего состояния, несмотря на сильное повреждение пожаром 1921 г. Следы

этого пожара, как и пожара, происшедшего около 90 лет назад, можно обнаружить при спиливании у основания ствола большинства деревьев. Повреждение идет обычно на высоту 0,5—1,2 м, а у некоторых экземпляров даже до 4 м. Кроны имеют диаметр обычно 5—6 м, верхушечный побег заменяется соседней веткой, что говорит о наступлении этапа старения деревьев.

Для моделей использовано 106 экземпляров сосны (всех классов роста), которые были срублены и тщательно обмерены. У них определялась окраска коры и протяженность темной грубой коры по стволу, размеры и форма кроны, высота и диаметр ствола, особенности хвои, плодоношения, поврежденность болезнями и пожаром.

Таблица 1 Средние статистические показатели роста модельных деревьев

		Протяже	нность кроны	Протяженность грубой кроны		
Средняя высо- та, м	Средний диаметр, <i>см</i>	м	% от длины ствола	м	% от длины ствола	
$25,3\pm0,29$ (16,5-31,0) C=11,7	$ \begin{array}{c c} 34,8\pm0,65 \\ (16,0-57,0) \\ C=19,4 \end{array} $	10,5 (5,1—16,8)	$ \begin{array}{c} 40,6\pm0,94 \\ (21,7-64,4) \\ C=22,8 \end{array} $	$ \begin{vmatrix} 7,20\pm0,26\\(3,2-18,7)\\C=35,7 \end{vmatrix} $	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	

Здесь и ниже применяются следующие общепринятые обозначения для характеристики статистических величин: C — коэффициент вариации; M — средняя арифметическая величина статистического ряда; σ — среднее квадратическое отклонение; m — средняя ошибка; t — коэффициент достоверности; r — коэффициент корреляции.

В табл. 1 приведены данные, характеризующие особенности роста модельных деревьев.

Как обычно бывает в чистых одновозрастных сосновых насаждениях, высота деревьев варьирует в небольших пределах (коэффициент вариации $C=\pm 11.7$), в связи с тем, что экземпляры, сильно отстающие в росте, не выносят обстановки, слагающейся под пологом леса, и отмирают. Значительно выше изменчивость деревьев по диаметру и по протяженности кроны. Диаметр изменяется от 16 до 57 см, а протяженность кроны от 5,1 до $16.8\,$ м, или от $^{1}/_{5}$ до $^{2}/_{3}$ всей длины ствола дерева. Это происходит вследствие большой неоднородности условий существования деревьев в лесу, а также в силу индивидуальной изменчивости быстроты роста и развития, а также и в теневыносливости отдельных особей.

Лучшие условия освещенности и почвенного питания позволяют отдельным экземплярам быстрее расти. Эти деревья развивают более мощную крону и корневую систему, что влечет за собою утолщение ствола. Угнетенные экземпляры имеют кроны меньшего размера по диаметру. Корреляция диаметра кроны и диаметра ствола настолько велика, что П. С. Кондратьев (1957) даже устанавливает эмпирическую формулу D=10d+100, где d— диаметр ствола на высоте 1,3 m, а D— диаметр кроны.

Толщина дерева зависит не только от условий его роста, но и от индивидуальных особенностей, хотя и в меньшей степени. Известно, например, что южные климатипы сосны сильнее растут по диаметру, чем северные, при совместном их произрастании (Обновленский, 1940). Что же касается протяженности кроны по стволу, то она также зависит от условий среды, складывающихся под пологом леса, где недостаток света вызывает отмирание нижних ветвей. Однако теневыносливость неодинакова у различных экземпляров и, следовательно, также нельзя забывать о значении индивидуальности в проявлении этого признака. Иногда можно наблюдать у отдельных деревьев живые ветви там, где обычно находятся сухие сучья

Однако наибольшую амплитуду изменчивости обнаруживает протяженность по стволу темной грубой коры. Последняя поднимается по стволам в среднем на 7,2 м, но величина эта сильно колеблется (от 3,2 до 18,7 м). Максимальное число деревьев имеет обычно грубую кору протяженностью 5—8 м. Коэффициент вариации достигает приблизительно 36%. Все это говорит о высокой изменчивости признака, выходящей за пределы нормального варьирования для гомогенной популяции.

КОРРЕЛЯЦИЯ ПРИЗНАКОВ

Рассмотрим более детально причины такой изменчивости и постараемся установить наличие или отсутствие корреляции рассматриваемого признака с другими показателями, характеризующими морфологические особенности индивидуумов сосны. С этой целью разобьем все деревья на группы по протяженности грубой темной коры и рассчитаем средние величины основных таксационных показателей по каждой группе (табл. 2). Протяженность грубой коры берется в абсолютных показателях (в метрах). Назовем ее абсолютной протяженностью в отличие от относительной, представляющей собой отношение длины темной коры к общей длине ствола, выраженное в процентах. О значении относительной протяженности грубой коры будет сказано особо.

Таблица 2 Характеристика модельных деревьев сосны, различающихся по абсолютной протяженности темной грубой коры

Абсолютная про- тяженность гру- бой коры, <i>м</i>	Количе- ство мо- делей	Средняя высота, <i>м</i>	Средний диаметр, <i>см</i>	Протяжен- ность кро- ны, % от длины ствола	Относи- тельная высота <i>H/Д</i>
3,2—4,9 5,0—5,9 6,0—6,9 7,0—7,9 8,0—8,9 9,0—9,9 10,0 и более	11 22 21 19 10 7	23,8 24,6 25,2 25,3 26,5 26,9 26,9	32,2 31,3 35,9 34,8 39,8 38,3 38,3	44,0 39,1 39,8 40,0 42,6 44,9 41,4	76,5 79,6 74,3 78,1 67,5 70,5 70,0
Среднее	_	25,3	34,8	40,9	75,0

Из табл. 2 видно, что абсолютная протяженность грубой коры несколько увеличивается по мере возрастания высоты дерева. Однако такое возрастание весьма слабо выражено, коэффициент корреляции достигает значения r=+0.31. Все изученные деревья можно разделить на две категории: со средней высотой 24-25 м, протяженность грубой коры которых 3-8 м, и со средней высотой 26-27 м, у которых протяженность грубой коры 8-10 м и более. Различие этих двух групп довольно отчетливо выражено.

Далее отметим отсутствие какой-либо корреляции между протяженностью грубой коры и протяженностью кроны. Более заметна связь со средним диаметром деревьев. Действительно, вычисление коэффициента корреляции дало величину r=+0.39. Здесь снова напрашивается выделение тех же групп — деревьев с протяженностью грубой коры 3-8 м и с диаметром 31-36 см, а также с корой 8-10 м и более и с диаметром 38-40 см.

Еще более резко проявляется наличие двух категорий по так называемой относительной высоте дерева, представляющей собой частное от

деления средней высоты ствола на его диаметр. Темнокорые деревья, с протяженностью грубой коры более 8 м, имеют меньшую относительную высоту, т. е. обладают большой сбежистостью.

Ответ на вопрос, чем объясняется подобное распределение, дает табл. 3. Как известно, в лесном древостое, в связи с наследственными особен-

ностями и фитоценотическими взаимоотношениями, все индивидуумы делятся на пять классов роста (Нестеров, 1961) или, как их называли раньше, классов Крафта (Морозов, 1912). К І классу относят наиболее крупные деревья, ко ІІ — крупные, к ІІІ средние, к ІV—V — мелкие, отстающие в росте, начинающие отмирать. Соответственно уменьшению размеров деревьев ухудшаются условия их роста и развития. Особенности формиро-

Таблица 3 Распределение деревьев по классам роста, %

П	Класс роста					
Протяжен- ность грубой коры, <i>м</i>	I	11	111	IV-V		
3,0— 7,9 8,0—18,7	4 15	30 67	53 18	13 0		

вания деревьев разных классов роста, естественно, не могут не сказаться на их внешнем облике, в том числе и на протяженности темной коры по стволу. Данные табл. З это подтверждают.

В первой группе (деревья с меньшей длиной грубой коры) преобладают экземпляры III класса роста, много II, редко I и IV—V классов. Во второй — абсолютное большинство деревьев II класса, значительно реже I—III, совсем нет IV—V классов. Таким образом, абсолютная протяженность грубой коры определяется классом роста, в котором находится дерево. Это и понятно: чем крупнее дерево, тем грубее должна быть на нем кора. Подсчет ее протяженности по отдельным классам роста показывает, однако, что корреляция здесь не прямая (табл. 4). У экземпляров I и II классов протяженность грубой коры одинаковая, а у III — значительно меньше. Разница же в средней высоте деревьев невелика. Что же касается особей IV—V классов роста, то у них наименьшая высота дерева и наименьшая протяженность грубой коры.

Таблица 4 Характеристика модельных деревьев разных классов роста

		Класс	роста	
Показатель	I	II	III	IV-V
Протяженность грубой коры, м Средняя высота, м	8,4 26,9 40,9	8,3 26,5 36,0	6,4 25,1 33,7	5,1 20,5 25,6

В общем можно сказать, что деревья, слагающие древостой, делятся по протяженности темной грубой коры на две больших группы.

- 1. Деревья наиболее крупные, выделяющиеся из общей массы особей по быстроте роста в высоту. Такими являются экземпляры I—II классов роста. Они имеют большую протяженность грубой коры (8,3—8,4 м в среднем).
- 2. Деревья средние и мелкие, составляющие второй и третий ярусы соснового насаждения. Это экземпляры III, IV—V классов роста. Протяженность темной коры у них меньше (в среднем 5,1—6,4 м).

Рассмотрим относительную протяженность грубой коры (табл. 5). На этом показателе уже меньше сказывается различная высота деревьев,

которая может затушевывать истинную картину динамики интересующего нас признака.

Таблица 5 Относительная протяженность грубой коры у деревьев различных классов роста

<u> </u>	.			
Класс роста	Относительная протяжен- ность, %	σ	m	С
I	31,1	3,13	1,18	10,0
II	31,9	11,84	1,85	37,7
В целом по группе	31,8	10,6	1,10	33,3
$\begin{array}{c} III \\ IV-V \\ B$ целом по группе	25,9	7,36	1,11	28,4
	25,3	7,94	2,81	31,4
	25,8	7,40	1,03	26,9

Подразделение на группы хорошо заметно, хотя и слабее, чем для абсолютной протяженности. С одной стороны — высокорослые деревья I—II классов, с другой — средние и низкие III—V классов. Привлекают внимание высокие коэффициенты вариации, что свидетельствует о большой изменчивости признака в каждом классе роста. Исключение представляет незначительный коэффициент у деревьев I класса. Разница в относительной



Рис. 1. Величина относительной протяженности грубой темной коры у узкокронных a и у ширококронных δ сосен.

протяженности грубой коры между обеими группами достоверна (коэффициент достоверности t=4,9). Следовательно, и абсолютная, и относительная протяженность грубой темной коры больше у наиболее высокорастущих экземпляров I—II классов роста. Корреляция же между относительной протяженностью и высотой всех деревьев отсутствует (r=+0,01).

Теперь рассмотрим изменение протяженности грубой коры в зависимости от размеров кроны деревьев. Известно, что в молодых насаждениях сосны, по наблюдениям некоторых исследователей, имеется корреляция между обоими признаками. Так, В. Г. Нестеров (1961) отмечает нали-

чие грубой, шероховатой коры у экземпляров ускоренного типа развития (рис. 1, тип δ), отличающихся большими размерами кроны (по диаметру), чем экземпляры замедленного развития (тип a).

Из числа изученных нами деревьев было отобрано 9 явно ширококронной формы, с мощными толстыми сучьями и раскидистыми ветвями длиной 4—5 м, и 34 узкокронной формы, с пирамидальной, небольшой кроной с тонкими и средними по толщине сучьями и ветвями длиной 2,5—3,5 м. Оказалось, что у ширококронной сосны относительная протяженность грубой коры больше на 2,2—3,8% (рис. 1). Разница весьма невелика, хотя и ощутима. Гораздо отчетливее заметны различия в относительной протяженности грубой коры у деревьев разной высоты, т. е. разных классов роста, в пределах одной формы. Здесь относительная протяженность изменяется уже более чем на 5% в пользу деревьев I—II классов роста. Следовательно, в южнопермской популяции сосны с грубой корой более тесно связан такой признак, как высота дерева, чем форма его кроны.

Нельзя не обратить внимание также еще на один существенный признак — окраску коры в верхней части ствола. Тонкая листоватая кора у старых деревьев в изученном насаждении обычно имеет желто-оранжевую окраску. У отдельных деревьев она приобретает красноватый, а у других — ярко-желтый оттенок. Иногда встречается кора сероватого оттенка. Все указанные формы хорошо выделяются при экстремальных показателях оттенка; но, безусловно, имеются и переходные варианты.

При предварительной оценке окраски коры было подмечено, что у краснокорой формы грубая темная кора зачастую поднимается по стволу выше, чем у желтокорой. В табл. 6 представлено распределение всех экземпляров I—II—III классов роста по окраске коры. Деревья, отставшие в росте, IV—V классов, исключены как не характерные.

Таблица 6 Относительная протяженность темной коры у деревьев краснокорой и желтокорой форм

Окраска листоватой коры	М	σ	т	С
Красноватая	32,9	14,82	3,60	45,1
	24,4	6,41	1,66	26,3
	29,1	8,56	1,17	29,4

У краснокорых сосен протяженность грубой коры значительно выше, чем у желтокорых. Деревья с оранжево-желтой окраской имеют промежуточные значения относительной протяженности грубой коры. Бросается в глаза очень большая амплитуда изменчивости признака у краснокорой формы. У желтокорой, наоборот, показатели весьма выравнены. Это говорит о более прочной связи протяженности грубой коры с элементами наследственности, определяющими возникновение желтой окраски. За счет большой изменчивости протяженности грубой коры у деревьев с красноватыми оттенками коэффициент достоверности в разнице обеих форм по абсолютной величине меньше трех (t=21,1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таким образом, мы установили, что протяженность темной грубой коры чрезвычайно сильно изменяется в пределах одной популяции (C=36,3%). Это говорит, по нашему мнению, о значительной гетерозиготности популяции по указанному признаку.

Для обоснования этого предположения коснемся вопроса о происхождении признака, о его эволюционной роли. Протяженность грубой коры может быть связана с климатическими взаимодействиями, с неблагоприятным влиянием холодных северных и, наоборот, иссушающих летних ветров, или влиянием суровых зимних морозов и, наоборот, летней жары. В общем, эволюционный отбор на этот признак мог идти в неблагоприятных климатических условиях, которые, по-видимому, должны способствовать утолщению коры, увеличению относительной протяженности грубой коры по стволу. Однако большая разнокачественность деревьев по указанному признаку наблюдается в пределах одной популяции. В чем же дело? Конечно, можно допустить еще и дифференцирующее влияние микроклимата, который неодинаков внутри фитоценоза по отношению к разным его элементам. Более быстро растущие деревья, а также те, что на несколько лет раньше поселяются на гари, старой вырубке, пустыре, находятся в худших температурных условиях, чем деревья медленнее растущие или позднее поселяющиеся. зато у вторых хуже условия освещенности и почвенного питания.

К первым обычно относятся деревья I—II классов роста, а ко вгорым — III, IV, V классов. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что эта точка зрения не лишена основания. Экземпляры I—II классов роста имеют грубую кору большей длины, чем III—V классов. Установлена и корреляционная связь абсолютной протяженности коры с высотой деревьев. Однако коэффициент корреляции невелик (r = +0.31), а изменчивость признака в пределах одного класса обычно очень большая. Так, у деревьев II класса, стоящих в насаждении неподалеку друг от друга, абсолютная протяженность темной коры достигала: у модели № 105—5 м, а у модели № 106—18,7 м. Кроме того, деревья нередко меняют свое положение в насаждении, переходя из низших классов в высшие и обратно, что хорошо показали Г. Р. Эйтинген (1934) и другие исследователи. Возможно, что раз-

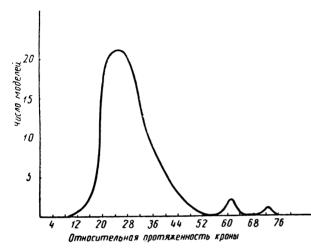


Рис. 2. Распределение модельных деревьев по относительной протяженности грубой темной коры.

личие по длине грубой коры внутри одной группы по росту отчасти и объясняется такими переходами.

Толстая грубая кора — продукт формирования дерева в течение десятилетий. Поэтому иногда бывает трудно судить о том, в какой период его жизни она образовалась — то ли в пору его «господства» над окружающим древостоем, то ли в пору «равенства», то ли даже во время некоторой «угнетенности».

Судя по конечному результату жизни насаждения (речь идет по существу о перестойном участке леса), мы можем лишь сказать,

что у деревьев верхнего яруса, у более высоких и толстых экземпляров, наблюдается тенденция к увеличению относительной протяженности грубой коры. То же самое можно сказать и о краснокорой форме сосны. Не исключена возможность, что грубокорая сосна вообще более быстро растет в условиях Предуралья.

Однако указанная тенденция постоянно нарушается вследствие гетерозиготности южнопермской популяции сосны. Большая изменчивость признака, его неясные корреляции с другими признаками неопровержимо доказывают это.

Кривая распределения количества деревьев по относительной протяженности грубой коры (рис. 2) характеризуется смещенностью своей оси (моды), асимметрией. Коэффициент асимметрии равен +0,62, т. е. средний по величине. У кривой наблюдается резкий подъем и постепенное, даже прерывистое, падение. Следовательно, число деревьев, отличающихся по коре от средней величины признака в сторону меньших его значений, относительно мало, в то время как количество индивидуумов, отклоняющихся в противоположном направлении, гораздо больше. Значит, в изученной популяции более резко выраженные уклонения, достигающие порядка вариации или форм, следует искать среди деревьев с максимальной величиной признака. И действительно, чрезвычайно интересные отрезки кривой распределения на участках оси абсцисс со значением 60 и 72% подтверждают это. Здесь кривая распределения разорвана, носит дискретный характер.

По-видимому, нормальная внутривидовая изменчивость признака укладывается, в основном, в пределах 20—40% и даже меньше. Крайние значения обусловливаются участием грубокорой формы сосны.

Опишем наиболее ясно выделяющиеся экземпляры грубокорой сосны, у которых значение признака как раз и определяет появление двух изолированных отрезков на кривой распределения. Это модельные деревья № 3, 87 и 106.

Дерево № 3 стоит в междюнном понижении. Класс роста II, высота 26,6 м, диаметр 45 см. Крона несколько притуплена, раскидистая, ее относительная протяженность 41,7%. Прирост верхушки за последние 10 лет около 50 см. Ветви длиной до 4,5 м, частые, отходят от ствола под острым углом. Сухие сучья начинаются низко, с 6,4 м. Хвоя держится на ветвях 4 (3) года, ее средняя длина 43,6 мм (на ростовых побегах). Особых отличий в характере распределения мужских и женских «цветков» нет — в верхней части кроны (2—3 м) преобладают женские побеги, много и мужских, ниже господствуют мужские. Плодоношение среднее, собрано более 200 шишек, средней величиной 35,0 мм и весом 3,56 г. Шишки имеют зелено-серую с желтоватым оттенком окраску. Апофизы остробугорчатые. Грубая темная кора поднимается на высоту 16,5 м (относительная протяженность 62,6%). Листоватая кора желто-оранжевая с красноватым оттенком.

Дерево № 87 находится в тех же условиях микрорельефа. Высота 27,0 M, диаметр 33 cM, класс роста также II. Крона яйцевидная, густая; ветви довольно раскидистые, отходят под острым углом к стволу, относительная протяженность кроны 46,4%. Верхушка, потерявшая центральную ось, еще растет вверх. За последние 10 лет прирост верхушечной ветви достигает 73 cM. Сухие сучья начинаются высоко — с 9 M. Хвоя держится на побегах 4 года, ее средняя длина в однолетнем возрасте 49,5 MM. В отношении распределения женских и мужских побегов никакого отличия от модели № 3 нет. Плодоносит средне, собранные шишки имели зеленоватосерую окраску с красновато-бурым оттенком, отличались от предыдущего образца. Апофизы бугорчатые. Средняя длина шишек 31,6 MM, вес — 2,72 c. Грубая кора поднимается на 16,6 M и занимает 61,5% длины ствола. Листоватая кора светлая желто-оранжевая.

Дерево № 106 расположено неподалеку от № 87. Класс роста II, высота 25,8 м, диаметр 38 см. Это наиболее ярко выраженный экземпляр грубокорой формы. Грубая, и к тому же очень темная по окраске, кора поднимается до 18,7 м (72,5% длины ствола). Крона дерева несколько однобокая колонновидная, длинная (42,6% от всей высоты), густая, средней ширины, в верхней части заостренная. Прирост за последние 10 лет достигает 63 см. Сухие сучья начинаются с 7,5 м. Характеризуется относительно большим количеством женских побегов и малым — мужских. Мужских колосков немного даже на нижних ветвях. Поэтому ветви густые. Хвоя держится обычно 4—5 лет, длина ростовой хвои 48,2 мм.

Плодоношение обильное, собрано более 500 шишєк. Их средние размеры: длина 28,8 мм, вес 2,18 ε . Окраска шишек зелено-серая, желтоватая, сходна с деревом № 3. Апофизы бугорчатые. Листоватая кора имеет, так же как и у модели № 3, красноватый оттенок.

Таким образом, наиболее характерные грубокорые деревья (по-видимому, f. corticans Dam.) все относятся ко II классу роста, имеют почти одинаковую высоту (26—27 $\emph{м}$), но различный диаметр (33—45 $\emph{c}\emph{м}$). Кроны их довольно раскидистые густые; несмотря на свою старость, деревья еще не потеряли прироста в высоту, хотя осевой побег уже заменен соседней ветвью. Относительная протяженность кроны совпадает со средней для всей популяции ($M \pm m = 40.6\% \pm 0.94$). Все три модели хорошо плодоносят,

но по форме апофиз, окраске и размерам шишек весьма различны. Хвоя у них не отличается по размерам от других деревьев насаждения (средняя длина однолетней хвои ростовых побегов для популяции M+m==47.4 mm + 0.65).

выводы

- 1. В изученной популяции сосны (Pinus silvestris L.) перестойного возраста (из южной части Пермской области) протяженность темной грубой коры в нижней части ствола сильно изменяется у отдельных деревьев. Коэффициент вариации при этом достигает 36%.
- 2. Для характеристики признака можно использовать его абсолютное и относительное значение. Абсолютная протяженность грубой коры обычно немного увеличивается у более крупных деревьев. Более показательна относительная протяженность.
- 3. Обнаружена некоторая зависимость протяженности грубой коры от высоты дерева, его диаметра и особенно от группы классов роста, а также от окраски листоватой коры. Однако коэффициенты корреляции невелики (до 0,4), а различия не всегда достоверны.
- 4. Протяженность грубой коры является наследственным признаком, это позволяет использовать его при изучении структуры популяции. Установлена большая гетерозиготность южнопермской популяции сосны.

ЛИТЕРАТУРА

- Альбенский А. В. Селекция и семеноводство деревьев в лесах Сибири. Тр. по лесному х-ву Сибири, вып. 4. Новосибирок, 1958 (ЗСФАН СССР и НИТОЛес). Гаврись В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование цен-
- ных форм сосны и ели. «Лесное х-во», № 1, 1938.
- Гроздов Б. В. Быстрорастущие и хозяйственно-ценные породы в лесном хозяйстве. В сб.: «Пути повышения продуктивнести лесного хозяйства». Брянск, Изд-во «Брянский рабочий», 1961.
- Колесников Б. П. Обыкновенная сосна (*Pinus silvestris* L.) на юго-восточной границе своего ареала. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 1 (5—6), 1945.
 Кондратьев П. С. Взаимосвязь между крэнэй сэсны и диаметром ствола. Докл. ТСХА, вып. 31. М., 1957.

- Морозов Г. Ф. Ученые о лесе. СПб. 1912. Нестеров В. Г. Вопрссы современного лесоводства. М., Гос. изд-во с.-х. лит., 1961.
- Обновленский В. М., Климатипы сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.) в культурах Европейской части СССР. Тр. Брянского ЛХИ, т. 4. Брянск, 1940.
- «Пермская область». Пермское кн. изд-во, 1959.
 Петров С. А. Сосна сстровных боров Северного Казахстана. Бот. ж., № 12, 1952.
 Шемякин И. Я. Об устойчивых против болезней деревьях и насаждениях. «Научная конференция ВЛТИ за 1960 г». Воронеж, 1961 (Воронежский лесотехниче-
- ский ин-т).
 Эйтинген Г. Р. Рубки ухода за лесом в новом освещении. М., Гослестехиздат, 1934.
 Dengler A. Waldbau auf ökologische Grundlage. Berlin, 1944.
 Fitschen I. Handbuch der Nadelholzkunde. Verschl. Paul Parev. Berlin, 1930.
- Svoboda P. Lesni dreviny a jejich porosty. C. T. Praha, 1953.

Н. К. ДЕКСБАХ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭЛОДЕИ КАНАДСКОЙ (ELODEA CANADENSIS RICH. ET MICHX.) НА УРАЛЕ И В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И ЕЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Переселение элодеи канадской из Северной Америки в Европу произошло в 1836 г., 129 лет назад (Крылов, 1927; Гримм, 1930; Молодчиков, 1936; Дексбах, 1956) 1. По образному выражению Л. А. Зениевича (1956), было завезено водяное растение элодея, прокатившееся по Европе волной массового развития. Понадобилось 56 лет, чтобы элодея добралась до Среднего Урала, где была акклиматизирована в 1892 г. С. Логиновым в водоемах окрестностей г. Свердловска. Элодея в Свердловской и Челябинской областях обитала почти в 100 водоемах (Дексбах, 1947, 1950). В настоящее время число водоемов, в которых обитает элодея, безусловно, увеличилось (Дексбах, 1956 и 1962).

Вскоре после появления элодеи в районе г. Свердловска этот гидрофит начал распространяться по системам рек по направлению к Западной Сибири. Так, за последнее десятилетие XIX и начало XX вв. стало заметным зарастание р. Пышмы в Камышловском районе элодеей, что приводило зимой к массовому замору рыбы (Кучин, 1909).

Первые данные относительно вегетирования элодеи в Западной Сибири относятся к 1927 г. (Крылов, 1927). Элодея была указана для района дер. Червишево, в протоке р. Пышмы — Быструшке — близ г. Тюмени. Нами в 1949 г. элодея была найдена также близ дер. Червишево, причем уже во многих водоемах: в р. Пышме, в ее старицах и в оз. Малый Тарас-Куль, имеющем весной связь с р. Пышмой.

В работе, посвященной гидробиологическому очерку озер и стариц в долине р. Пышмы, близ г. Тюмени (Дексбах, 1955), приведен также первый химический анализ сибирской элодеи с оз. Малый Тарас-Куль. Он весьма близок к тому, что приводится для элодеи из европейских водоемов (Ревнивых, 1940). Сибирская элодея — кальцифильный организм, выносящий более 0,03% углекислого кальция.

Помимо бассейна р. Пышмы, элодея в 1946 г. была обнаружена в бассейне р. Вагая (приток р. Иртыша), в районе с. Арамашево, причем как в самой реке, так и в водоемах ее поймы (Дексбах, 1951).

Обнаружена элодея и на Южном Урале — в оз. Тургояк (Грандилевская-Дексбах, 1964) и в ряде озер Ильменского гос. заповедника (устные сообщения Н. В. Тимофеева-Ресовского и Л. М. Цецевинского). В ильмен-

¹ Л. А. Зенкевич (1956) ошибочно указывает, что элодея из Северной Америки в Европу была завезена во второй половине прошлого столетия.

ских озерах элодея появилась приблизительно лет десять назад. В настоящее время она наблюдается в следующих шести озерах этой группы: Сирик-Куль, Кармак-Куль, Тат-Куль, Б. Миассово, М. Миассово и Ильменское. В первом из названных озер элодея появилась лет пять назад, пышно развилась, в настоящее время ее становится меньше. В глубоком оз. Тат-Куль (глубина 80 м) элодеи не было до 1961 г. В оз. М. Миассово отдельные экземпляры попадались еще до 1955 г., а в 1955 г. в истоке Караси, текущем из этого озера в р. Миасс, наблюдались уже значительные заросли элодеи. В оз. Б. Миассово отдельные растеньица элодеи наблюдались за последние годы нередко, а в 1962 г. элодея достигла уже массового развития. Наконец, Ильменское озеро в настоящее время приблизительно на 40 % заросло элодеей.

Местонахождения элодеи в Западной Сибири, согласно ботаническому районированию («Флора СССР», 1934) относятся к обскому району флоры СССР. Отметим, что в большой сводке, посвященной полезным растениям Западной Сибири (Верещагин, Соболевская, Якубова, 1959), элодея отсутствует, не указана она и в систематическом списке цветковых и сосудистых споровых растений Ильменского заповедника Е. В. Дорогостайской (1961), включающем 815 видов, и в работе К. В. Горновского (1961). Согласно М. Л. Грандилевской-Дексбах (1963), элодею в оз. Тургояк занесли рыбаки вместе с сетями с ильменских озер. В настоящее время она вегетирует в массовом количестве в некоторых курьях (заливах) этого озера. Возможно, что отсюда элодея будет распространяться на восток по водоемам долины р. Миасса и по ней самой. Быстрому распространению элодеи по ильменским озерам также способствуют рыбацкие артели.

На примере элодеи канадской оправдывается положение, отмечавшееся вообще применительно к пришлым видам растений (Waddell, 1962), что в местах интенсивной деятельности человека они широко распространяются. Как и другие пришлые виды, элодея нередко вытесняет представителей аборигенной флоры. При наличии уже развитых водных ассоциаций подобное явление может быть нежелательным.

Как указывалось раньше (Дексбах, 1956), пути расселения элодеи шаг за шагом проследить не удается, ясны лишь основные направления этого расселения, поэтому проверенные факты ее местонахождений представляют безусловный интерес. Вероятно, элодея будет и дальше распространяться на восток по водоемам Западно-Сибирской низменности. Можно утверждать, что подавляющая часть водоемов Западной Сибири — потенциальный ареал обитания элодеи канадской и лишь минерализованные водоемы и водоемы, расположенные среди, главным образом, болот верхового типа, составят исключение.

В июле 1962 г. Омский сельскохозяйственный институт интродуцировал элодею со среднеуральского оз. Шарташ (г. Свердловск), которая была высажена как в пруды учебного хозяйства Института, так и в оз. Горелое Тюкалинского района Омской области (130 км от Омска).

В настоящее время еще неизвестны результаты интродукции элодеи в Омскую область, если же мероприятие омичей удастся, то элодея сразу значительно продвинется на восток, и ареал ее распространения станет значительно шире, так как в Омской области элодея попадает в один из обширнейших озерных районов СССР.

Факторы, способствующие распространению элоден, могут быть в основном поделены на две группы: естественные (природные) и искусственные (связанные с деятельностью человека). К первой группе отнесем: течение (снос по системам рек и их бассейнам); перенос элодеи водными птицами на оперении и на лапках; перенос водными или полуводными животными, например, ондатрой. К искусственным факторам отнесем деятель-

ность человека, которая может быть стихийной и целенаправленной. Стихийно способствуют распространению элодеи рыбаки, переезжая с водоема на водоем с сетями, в ячеях которых застревают веточки этого растения. Сюда же надо отнести и деятельность аквариумистов-любителей. Так, С. В. Логинов (1891—1894) акклиматизировал элодею в водоемах Среднего Урала не целенаправленно, а руководствуясь лишь смутным желанием: «Я хочу следующее лето (1892) несколько кустов бросить здесь в какиенибудь здешние пруды или ямы, авось не разрастется ли».

Целенаправленной можно признать деятельность омских ученых, которые задались целью акклиматизировать элодею для увеличения кормовой базы водоемов, связанных с утиным хозяйством. Это направление как раз характерно для нашего времени.

Элодея относится к организмам, способным дать массовое развитие до такой степени, что водоем становится несудоходным, а рыбные тони выводятся из строя. Л. А. Зенкевич (1956) на примере элодеи из европейских пресных вод указывает, что при удаче акклиматизации нередко сопутствует массовое развитие внесенной формы в новом ареале. Он приводит схематическое изображение хода развития акклиматизированной элодеи. За фазами первоначального бурного развития следует понижение ее количества, с последующим переходом в стабильное состояние.

Наше наблюдение за элодеей в озерах Среднего Урала и Западной Сибири позволяет заключить, что приводимая Л. А. Зенкевичем кривая имеет не универсальное, а лишь более ограниченное значение. Она подходит к случаям, когда водоем замкнутый. Если же водоем проточный или имеет место постоянный приток карстовых вод, богатых кальцием, то бурное развитие элодеи падает не только на первоначальные фазы ее акклиматизации, но может продолжаться десятилетия. Например, в известном среднеуральском оз. Молтаево Свердловской области, являющемся базой первого сапропелевого курорта СССР, элодея появилась около 1933 г. К 1949 г. это растение вытеснило многие гидрофиты в озере и в течение уже нескольких десятилетий дает основную массу илообразующего материала, несмотря на ее интенсивную эксплуатацию в течение ряда лет. Так, в 1943 г. поголовье лошадей колхоза «Закаленный боец» Коптеловского района Свердловской области (354 головы) в течение всей посевной кампании (апрель, май) кормилось элодеей (Дексбах, 1951). В этом же колхозе элодея с успехом применялась и для скармливания свиньям, овцам, коровам, особенно телятам, ее потребление повышало также яйценоскость уток и кур. Несмотря на интенсивное потребление элодеи из оз. Молтаево, количество ее осталось весьма значительным. В этом озере имеется постоянный приток карстовых вод (Дексбах, 1951).

В эутрофном оз. Шарташ (в г. Свердловске) элодея употреблялась в качестве удобрения на огородах, однако количество ее в литоральной зоне и в заливах остается очень большим в течение многих лет.

Вегетируя в водоеме, размножаясь в массовом количестве, элодея играет в нем многообразную роль, и положительную, и отрицательную. Таково же и ее значение в различных областях народного хозяйства.

Элодея влияет на различные режимы водоема, например, на газовый режим (O_2, CO_2) ; на концентрацию водородных ионов (pH); на наличие некоторых органогенов в воде; на концентрацию некоторых редких элементов (например, рубидия в элодее в 1000 раз больше, чем в окружающей воде — Боровик-Романова, 1944) и т. д. Под влиянием интенсивного развития элодеи происходит частичная декальцинация воды. По Рутнеру (Ruttner, 1921), $100~\kappa z$ живой элодеи могут извлечь из воды за один только день до $2~\kappa z$ углекислого кальция. Повышенная температура воды влияет на увеличение биомассы элодеи, о чем говорят наблюдения над прудами

или водохранилищами при тепловых электростанциях — $15,5~\kappa z/m^2$ в сыром весе и $1,86~\kappa z/m^2$ в сухом весе (Павлинова, 1939). Элодея играет большую роль как илообразователь. Имеет санитарно-биологическое значение (Кабанов, 1961 и 1961а; Потапова, Мосолов, 1961). Так, по Н. М. Кабанову (1961а), в Клязьминском водохранилище под Москвой количество бактерий среди погруженной растительности (рдеста гребенчатого и особенно элодеи) падает, оно ниже, чем в зарослях жесткой водной растительности (стрелолиста, ситняка).

В санитарной гидробиологии элодея канадская считается типичным индикаторным организмом. Если она пышно развита, что очень часто бывает в водоемах Среднего Урала и Западной Сибири, то ее безусловно надо отнести к β-мезосапробным организмам (Kolkwitz, Marsson, 1908; Johnson, 1914; Ohlmüller, Spitta, 1921; Долгов, Никитинский, 1927; Жадин и Родина, 1950; Кабанов, 1962 и др.).

Имеет элодея немаловажное значение в животноводстве и птицеводстве, особенно в зимний и ранневесенний периоды, как единственная зеленая масса, добываемая из-подо льда. Элодею охотно поедают дикие полезные животные — выхухоли.

Из приведенных результатов первого химического анализа сибирской элодеи с оз. М. Тарас-Куль, близ г. Тюмени, видно, что в данной растительности содержатся значительные количества Р, Са, К, протеина, жира и клетчатки. Элодея из водоемов г. Свердловска содержала от 19 до 22 мг·% витамина С — величина, близкая к приводимой для зимнего сена, которое не подвергалось повторной сушке (Дексбах, 1951). Из сравнения элодеи с лучшим кормом — люцерной — выходит, что элодея почти равна ей по содержанию сырого протеина и даже богаче зольными веществами (Мартышев, 1954). Особенную ценность представляет элодея, высушенная на сено. Будучи обезвоженной на берегу или вешалах, доведенная до степени влажности клевера или люцерны, она может заготовляться впрок для зимнего кормления (Черфас и Зернышко, 1946). В рыбном хозяйстве элодея может играть и положительную, и отрицательную роль. Массовое развитие ее снижает транспортные возможности водоема.

Необходимо подчеркнуть, что в настоящее время к любому водоему, как правило, надо подходить с точки зрения максимального комплексного его использования. Если, например, чрезмерно разросшаяся элодея мешает рыбоводству или рыболовству, то при комплексном использовании водоема элодея, извлеченная на берег, обязательно должна найти применение или в качестве корма для свиней, лошадей, крупного рогатого скота, птицы и др., или в качестве удобрения на огородах, а не бесцельно сгнивать.

Рекомендуемые за последнее время рядом зарубежных авторов химические средства борьбы с элодеей (Bank, 1959; Rottmann, 1959; Hofman, 1961; Bank, 1961; Schlüter, 1962) могут иметь лишь частное значение. Они найдут свое применение в прудовом рыбном хозяйстве на водоемах лишь незначительной площади, когда элодею в силу каких-либо причин нельзя использовать или экономически это нерентабельно.

На необходимость комплексного использования водоема в связи с элодеей указывалось еще несколько лет назад (Дексбах, 1956). Однако, кактолько в 1962 г. в оз. Тургояк было отмечено зарастание некоторых заливов элодеей, в Челябинском госрыбтресте был поднят вопрос о проведении мероприятий лишь по борьбе с ней, а не об использовании ее одновременно как кормового средства.

выводы

1. Распространение элодеи в ближайших к Западной Сибири районах и в самой Западной Сибири идет одновременно в различных направлениях

и по бассейнам разных рек (Пышма, Вагай, Исеть, Миасс); элодея встречается в реках, озерах, прудах, старицах. 2. Ареал элодеи в Западной Сибири значительно расширился в связи

с акклиматизационными мероприятиями омичей. Западная Сибирь (ее значительная часть) является потенциальным ареалом обитания элолеи.

- 3. В распространении элодеи в Западной Сибири участвуют как природные силы и факторы, так и человек. Деятельность последнего носит как стихийный, так и целенаправленный характер.
 - 4. Комплексное использование элодеи желательно и необходимо.

ЛИТЕРАТУРА

Боровик-Романова Т. О содержании рубидия в растепиях. Докл. АН СССР.

т. 43, № 4, 1944.
Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. Полезные растения Западной Сибири. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1959.
Горновский К. В. Водная растительность озер. Б. Миассово и Б. Тат-Куль. Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина. Тр. Ильменского гос. заповедника им. Ленина, вып. 8. Свердловск, 1961.
Грандилевская - Дексбах М. Л. Донная фауна и питание рыб оз. Тургояк Челябинской области и мероприятия по повышению кормности водоема. Тр. Урал.

Гос. НИОРХ, Т. 6. Свердловск, 1964. Гримм О. А. Рыбоводство. М., Гос. с.-х. изд-во, 1930.

Тримм О. А. Рыбоводство. М., 1 ос. с.-х. изд-во, 1930.
 Дексбаж Н. К. Экология среднеуральской и зауральской элодеи и элодейные водоемы. Докл. АН СССР, т. 55, № 4, 1947.
 Дексбах Н. К. Элодея канадская в водоемах Ср. Урала и Зауралья. Тр. Всесоюз. Гидробиол. о-ва, т. 3. М., 1951.
 Дексбах Н. К. Гидробиологический очерк озер — древних и современных стариц р. Пышмы близ г. Тюмени. В сб.: «Сапропели группы тюменских озер и их лечебные свойства». Тюменское кн. изд-во, 1955.
 Дексбах Н. К. Имерический очерк озер — древних и современных стариц р. Пышмы близ г. Тюменское кн. изд-во, 1955.

Дексбах Н. К. Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Ср. Урале

дексбах Н. К. Пестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Ср. Урале и в Зауралье. Тр. Томского гос. ун-та, т. 142. Томск, 1956. Дексбах Н. К. Озеро Глухое. Сб. «Охрана природы на Урале», вып. 3. Свердловск, 1962 (Комиссия по охране природы УФАН СССР). Долгов Г. И., Никитинский Я. Я. Гидробиологические методы исследования. Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. М., 1927. Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского гос. заповедника. Тр. Ильменского гос. заповедника им. Ленина, вып. 8. Свердловск,

Жадин В. И. и Родина А. Г. Жизнь пресных вод СССР, т. 3. М. — Л., Изд-во AH CCCP, 1950.

Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. Изд. 2. М., Учпедгиз, 1956. Кабанов Н. М. Макрофиты и планктон зарегулированных водоемов. В сб.: «Гигиена водохранилищ». М., Медгиз, 1961.

Кабанов Н. М. О химической и санитарно-биологической роли макрофитов в Клязьминском водохранилище. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. 11. М., 1961а. Кабанов Н. М. Высшие водные растения в связи с загрязнением континентальных водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. 12. М., 1962.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений, вып. 1. Томск, 1927. (Томское отд. рус. бот. о-ва).

растении, вып. 1. Томск, 1927. (Томское отд. рус. оот. о-ва).

Кучин И. В. Материалы по рыбоводству и рыболовству в Уральском крае. 1. Пермское Зауралье. Зап. УОЛЕ, т. 28. Екатеринбург, 1909.

Логинов С. В. Обаквариумах и разводимых в них рыбках. Зап. УОЛЕ, т. 13; вып. 2. Екатеринбург, 1891—1894.

Молодчиков А. Н. В мире растений. М., 1936.

Мартышев Ф. Г. Биотехника прудового рыболовства. М., Изд-во «Сов. наука»,

1954.

Павлинова Р. М. К вопросу о зарастании водохранилищ на примере водохранилища Горьковской энергетической областной станции. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 48, вып. 4, 1939.

Потапова А. А., Мосолов А. П. Санитарно-эпидемическое значение зарослей: гидрофитов на мелководьях водохранилищ. В сб.: «Гигиена водохранилищ». М.,

Медгиз, 1961.
Ревнивых А.И.Использование водной и прибрежной растительности. Свердловск, 1940. (УралВНИОРХ). Флора СССР. Т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1934.

- Черфас Б. И. и Зернышко Г. А. Выгул уток в карповых прудовых хозяйствах.

- M., Пищепромиздат, 1946.

 Вапк О. Bekämpfung der Wasserpest mit Kalkstickstoff. Fischwirt, Nr. 9, 1959.

 Вапк О. Kalkstickstoff gegen Wasserlinsen. Fischwirt, Nr. 1, 1961.

 Ноf mann. Vernichtung der Wasserpest. Fischbauer, Bd. 12, Nr. 154, 1961.

 Johnson J. W. H. A contribution to the biologie of sewage disposal. J. econom.
- biol., vol. 9, 1914. Kolkwitz Ru. Marsson M. Oekologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. Dtsch.
- bot. Ges., Bd. 26, 1908. Ohlmüller W. u. Spitta O. Die Untersuchung und Beurteilung des Wassers und
- Abwassers. Berlin, 1921.

 Rottmann G. Bekämpfung der Wasserpest (Elodea canadensis) mit Kalkstickstoff.
 Fischwirt, Nr. 9, 1959.

 Ruttner F. Das elektrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einflusse
- submerser Gewächse. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien. Math. Naturw. Kl., Bd. 130, 1921.
- Schlüter M. Chemische Bekämpfung von Ueberwasserpflanzen (Gelege) mit 3 Ef und Omnidel Spezial in der Teichwirtschaft. Deutsche Fischerei Zeitung, Bd. 9, H. 11, 1962.
- Waddell W. Preservation of native flora. Victorian Naturalist, vol. 78, No 11, 1962.

вып. 42

трулы института БИОЛОГИИ

1965

Е. А. СЕЛИВАНОВА-ГОРОДКОВА

ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ КОРМ ДЛЯ ДИКИХ КОПЫТНЫХ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Кормовой оценке напочвенных лишайников — основе зимнего питания северного оленя — посвящена многочисленная литература. Исследования касаются преимущественно видов рода Cladonia, также Cetraria, Stereocaulon и некоторых других, составляющих преобладающую массу зимних кормов.

В лесах Башкирского заповедника и его окрестностей (Южный Урал) напочвенные лишайники распространены скудно. Высокий травянистый ярус, хорошему развитию которого благоприятствуют повторные низовые пожары, затеняет и почти вытесняет мохово-лишайниковые синузии. Последние ютятся только на более освещенных местах, например, на колодах, пнях, карнизах скал с маломощным мелкозёмистым плащом и т. п. Глубокий снежный покров и хорошо развитый наст в конце зимы делают совершенно недоступными для копытных немногие напочвенные лишайники. Однако наблюдения сотрудников в заповеднике над лосем, сибирской косулей и натурализованным маралом показали, что зимою копытные тяготеют к лишайниковому корму. Доказательством служит притоптанный снег и обломки объеденных лишайников около пригнувшихся к земле молодых угнетенных деревьев, не выдержавших тяжести снега, скопившегося в их кронах, ветви которых обычно изобилуют эпифитами.

Из 189 видов (10 разновидностей и трех форм лишайников), собранных автором в заповеднике и его окрестностях, более ста растут на деревьях и кустарниках. Лишайники наших сборов (табл. 1), в основном, определены М. П. Томиным, а лишайники для химического анализа просмотрены А. Н. Окснером. Приношу им искреннюю благодарность.

Особенно пышно развиты эпифитные (наствольные) лишайники в редколесьях верхних поясов гор. Практическое значение имеют кустистые и висячие формы, создающие основную массу. Наиболее многочисленные из них Parmelia furfuracea, Evernia mesomorpha, Usnea hirta, Alectoria jubata. Первые три вида более или менее равномерно и обильно распространены по заповеднику, A. jubata — в основном приурочен к вершинам гор, где часто сплошь обрастает стволы лиственниц и сосен (в условиях степного редколесья вершин лакколита Крака и субальпийского листвяга хребта Баш-тау). О роли последнего вида в питании марала в заповеднике мнения исследователей разноречивы.

¹ Краткая ботанико-географическая характеристика заповедника и его окрестностей (в дальнейшем именуемых заповедником) дана автором раньше (Селиванова-Городкова, 1956).

Таблица 1

×× × × ×	Баш-Тау	Гео ск зап
× ××× ×× ×	Крака	(ео ботаниче. ский район заповедника
× ×× ×	Урал-Тау	ие- пон ика
Leptorhaphis epidermidis Cyphelium Notarisii * tigillare Xylographa abietina Collema furfuraceum Leptogium saturninum Pannaria lanuginosa Lobaria pulmonaria Peltigera canina * polydactyla * venosa Nephroma parile	Лишайникн	
	Picea obovata — ель сибирская	A
××	Larix Sukaczewii — лиственни	ца Сукачева
	Pinus silvəstris — сосна обыкн	овенная
	Juniperus communis — можже	вельник
×	Salices — виды ивы	
××	Populus tremula — осина	
×	Betula pubescens et B. verruce	osa — береза пушистая и бородавчатая
×	Betula tortuosa — береза извил	пистая
X	Alnus incana — ольха серая	Мест
	Quercus robur — дуб черешчать	Местообитанне
	Ulmus scabra — ильм шершаві	ый е
	Sorbus aucuparia, S. sibirica	— рябины
	Prunus racemosa — черемуха о	быкновенная
x x x	Acer platanoides — клен остро	листый
×	Tilia cordata — липа сердцеви	дная
	Cotoneaster melanocarpa — ки	зильник черноплодный
	Caragana frutex — чилига стег	1Haя
	Thymi — виды тимьяна	
× × ×	Обыкновенная, мертвая и гнил	іая древесина

x x x x x x x x x x x x x x x x x x x	
× × × × × × × × ×	
× × × × × × × × ×	
× × × × × × × × ×	
× × × × × × × ×	
x x x x x x	
× × × × × × ×	
× ×× × × ×	
× ×× × × ×	
	
×× × × × ×	
	×
× ×× × ×	
× × ×	×
	××
	××
×	
	: :
	• •
stiracel	• •
	: •
	gua ites
Nephroma resupinatura Lecidea glomerulosa """ scalaris" """ symmicta """ vernalis" """ """ """ """ """ """ """ """ """	amoigue aleurites
glomerulos globularis scalaris scalaris scalaris scalaris svannicta vernalis a* botryte-canotea cariosa caroicar deform fimbria gracilis macilent amory rangife silvatic-ria arborea a allophar carlina pinastri pinastri pinastri pinastri riella vittella	
oma a gula gula gula s gula gula s gu	Top
Nephroma Lecidea g S S S S S S S S S S S S S S S S S S	
in the second se	armel "
	Farm
× ××× × × × × × × × × × × × × × × × ×	× × × × × × × × × × × × × × × × × × ×

* Виды рода, Clagania, Pelligera, некоторые виды Physcia, Perlusaria, arborea и немногне другие селятся обычно у основания стволов, редко поднимаясь выше 50-70 см от поверхности почвы, или на гинощих, уже упавших стволах (колодах). Только в условиях высолой влажности названные лишайники поднимаются по стволу дерева до 2-3 м, преимущественно к основанию крупных ответвлений.

Таблица 1 (окончание)

$\times \times $	Х Баш-Та	у	Гео СК Заг	
××××××××	×× К рака		Геоботаниче- ский район заповедника	
×× ××××× ×	Х Урал-Та	ny	иче- пон пика	
* Bitteriana caperata conspurcata conspurcata exasperatul fuliginosa furfuracea furfuracea physodes physodes subaurifera sulcata sulcata	Parmelia aspera Bitteri	ижинешиг	1	
		нихи		
× × × ××	× Picea of	bovata — ель сибирска	Я	
<u> </u>	XX Larix S	икасгешіі — лиственни	ща Сукачева	
× ×× × ×	× Pinus s	ilvestris — сосна обык	новенная	
×	Juniper	us communis — можж	евельник	
×× ×× ××	Salices	— виды ивы		
× ×× ×	× Populus	tremula — осина		
× ×× ×× ×	Beiula j	oubescens et B. verruc	osa — береза пушистая и бородавчатая	
××	Betula i	fortuosa — береза изві	илистая	
×× ×× ××	× Alnus ii	ncana — ольха серая		Mec
×	× Quercus	robur — дуб черешча	тый	Местообитание
	Ulmus s	scabra — ильм шерша	вый	экне.
×	× Sorbus	aucuparia, S. sibirico	2 — рябины	
×× × ××	×. Prunus	racemosa — черемуха	обыкновенная	
× ×× ×	× Acer plo	atanoides — клен остр	олистый	
×× ××	Tilia co	rdata — липа сердце	видная	
×	× Cotonea	ster melanocarpa — ĸ	изильник черноплодный	
×	Caragan	a frutex — чилига сто	епная	
×	Thymi -	- виды тимьяна		
	Обыкно	венная, мертвая и гни	лая древесина	

×	×		×		×	
	×		×	××		×
				×		×
				×	×	×
×	××		×	×	× ×	× × ×
×	×	×	×	××	× ×	×× × ×
	×	×	×	×	×	×
	×		×			×
	×		×	×	×	×× ×
	×	×	×	×	×	× ×
	×	×	×	×	× ×	××
			× ×			×
$\times \times \times$	×× >	×××	× ×××		× ×	×× ×
	×	×	× ×	×××	××	××× ×
	××	×	×	××××	×	××× × ×
××	××	×	×	×		
××××	××××	<××	×	×		
××	××××	× ××	×× ×××	×	×	× ××
××	××	× ×	××	×		×
Parmelia tiliacea tubulosa	Evernia divaricala * mesomorpha * prunasia Alectoria chalubi formis	ina	Usheu cavernosa * comosa floxiga * hirta * sorediifera	* sublaxa Caloplaca ferruginea	* Schaerer! Rinodina sophodes Physcia aipolia. * caesia * orbicularis Physcia grisea * var. detersa * var. detersa	* tenella * ciliata * pulverulenta * stellaris * tribacia Anaptychia citiaris
×× ×	×××	××××	×× ××	× ××××	×× ×	×××× ×
××××	××××	×××:	× × ××	$\times \times \times \times \times$	× ××	× ××
×× ××	× >	· ×××	××	\times \times \times	× ×××	× ×× ×

Другие виды *Alectoria* и *Usnea* распространены недостаточно обильно и селятся только на стволах и нижних отмирающих или отмерших ветвях хорошо освещенных деревьев.

Виды Ramalina встречаются редко и дают незначительную массу, поэтому нет надобности останавливаться на них. Виды родов Parmelia (P. sulcata, P. olivacea, P. physodes и др.), Physcia и, тем более, накипные лишайники продуцируют малую, трудно доступную для скусывания копытными массу, хотя некоторые из них распространены равномерно и обильно.

Ядовитых лишайников в заповеднике нет, а подозрительная на некоторую ядовитость Cetraria pinastri (содержащая пинастровую кислоту) развивает ничтожную массу. Не поедает скот также и другой подозрительный лишайник — Parmelia molliuscula¹, достаточно обильно распространенный на скелетной почве остепненных участков и на обнажениях ультра-основных пород вершин лакколита Крака.

Кормовое значение эпифитных лишайников отмечено в работе В. С. Говорухина и Т. А. Работнова (1937), указывающих, что оленеводы в лесотундре в голодное время на подкормку стад срубают деревья, покрытые лишайниками. В работах Ф. В. Вашкевича (1932), К. Н. Игошиной (1937), Т. А. Работнова и В. С. Говорухина (1950), К. Н. Игошиной и Е. Ф. Флоровской (1939), В. Н. Андреева (1948) и др. отмечается, что наствольные лишайники являются ценным резервным кормом во время гололедиц и предвесенних настов, восполняющим недостаток кормов, произрастающих на почве. О. И. Семенов-Тян-Шанский (1937) упоминает, что в Лапландии северный олень хорошо поедает Usnea plicata 2 и Bryopogon jubatus (Alectoria jubata).

В. В. Дмитриев (1938), анализируя кормовые растения копытных Алтая, сообщает, что алтайские охотники называют *Usnea* «маральим сеном», считая его одним из основных зимних кормов. Под *Usnea* этот автор, вероятно, понимает также представителей родов *Alectoria* и *Bryopogon* В. Дмитриев отмечает, что «разнообразие кустарниковых растений, идущих маралу в пищу, безусловно, уменьшает приписываемое этому лишайнику значение». Однако по многочисленным указаниям охотников Алтая, в голодное время конца зимы и начала весны эпифитные лишайники могут быть одним из основных кормов марала. Большой специалист А. Н. Формозов (1946) указывает, что северный олень при глубоком снеге иногда целиком переходит на питание эпифитными лишайниками. Он упоминает, что при большой снежности ими вынужденно питается даже кабан. Важное значение эпифитных лишайников в зимнем питании кабарги и оленя признает и Е. А. Соколов (1949).

Кроме того, зоолог В. И. Капитонов наблюдал, что эпифитные лишайники поедаются белкой, красной и красно-серой полевкой.

Северные олени в условиях Приполярного Урала питаются лишайниками даже летом. К. Н. Игошина и Е. Ф. Флоровская (1939) отмечают, что лишайники составляют в среднем 17% дневного рациона оленей. В. С. Говорухин считает, что недостаток лишайников на летнем пастбище у молодняка вызывает понос (Работнов и Говорухин, 1950).

Кормовая ценность лишайников определяется высоким содержанием безазотистых экстрактивных веществ — углеводов, которые под действием кислот легко переходят в сахар. Лишайники хорошо перевариваются

¹ Parmelia molliuscula может концентрировать селен в количестве, ядовитом для овец и крупного рогатого скота (Работнов и Говорухин, 1950).
² Usnea plicata редкий вид; для флоры Финляндии, граничащей с Лапландией.

² Usnea plicata редкий вид; для флоры Финляндии, граничащей с Лапландией. М. П. Томин полагает, что под этим названием ботаники подразумевают 2 вида, широко распространенные в СССР: U. dasyphora и U. sublaxa.

северными оленями и, очевидно, маралами, в отличие от овец и свиней, которыми лишайники усваиваются плохо. Однако ничтожное количество витаминов 1, недостаточное количество зольных и белковых веществ делают лишайниковый корм неполноценным. Кроме того, азотистые соединения лишайников плохо усваиваются. Северные олени, питающиеся зимою пре-имущественно лишайниками, обычно очень худеют в этот период. Кости их становятся хрупкими, жировые ткани размягчаются — это результат авитаминоза, а также азотистого и зольного голодания. В. Н. Андреев (1948) пишет, что эпифитные лишайники для оленя по химическому составу несколько благоприятнее.

В литературе мало кормовых химических анализов эпифитных лишайников, поэтому мы решили опубликовать имеющиеся у нас материалы. Лишайники собраны в самом конце вегетационного периода 1948 г. в юго-западной части заповедника: Alectoria jubata — со стволов лиственниц и сосен, в степном редколесье вершин лакколита Южного Крака на высоте около 780 м над уровнем моря, остальные виды собраны вдоль долины р. Южного Узяна близ устья ручья Башарта, со стволов сосен, единичных берез и лиственниц в сосново-вейниковом бору (абсолютная высота около 600 м). Урожайность названных лишайников невелика: на сбор 2—3 кг воздушного сухого лишайника для химического анализа уходил целый рабочий день одного человека.

Анализы были произведены химиками А. А. Рябининым и Л. Г. Матюхиной в химической лаборатории Ботанического института АН СССР в январе 1954 г. (табл. 2). Приношу им свою искреннюю благодарность.

 $\begin{tabular}{llll} T a $ 6 $ \pi $ \mu $ \mu $a $ 2 $ \\ Xимический состав эпифитных лишайников, $\%$ на абсолютно сухое вещество \\ \end{tabular}$

Лишайники	Влага	Зола	Клетчатка	Общий азот	Белковый азот	Инвертный сахар	Сырой жир	Безазотистые экстрактивные вещества	Сырой прэтеин	Белок
		3,23	27,36	1,08	0,84 0,71 0,83 0,46	5,92 Не обн . » »	5,72 8,21 11,84 7,92	65,00 52,91 45,92 57,43	10,00 5,37 6,75 4,00	4,37 5,19
Среднее из анализов .	6,60	2,21	24,21	1,04	0,71	1,48	8,42	55,31	6,53	4,42

Наствольные лишайники на Южном Урале представляют хороший дополнительный корм, охотно поедаемый маралами и лосями, о чем свидетельствуют С. В. Кириков (1952), зоолог заповедника П. Ф. Казневский, изучавший биологию марала, а также все опрошенные наблюдатели заповедника и лесники окрестных лесхозов. Среди наблюдателей существует разногласие о предпочтении маралами тех или других видов лишайника. Собрать точные сведения о видовом составе поедаемых лишайников очень трудно ввиду осторожности копытных. Следует отметить, что маралы и лоси далеко не всегда хорошо ели сено, которое специально для них ежегодно заготовлялось в разных частях заповедника. Некоторые из заготовленных стогов сена стояли в заповеднике годами почти нетронутыми, пока не при-

¹ Наиболее богатые витаминами виды, например *Cetraria*, представлены в заповеднике плохо. *C. islandica* — редкий для тех мест вид, собран только на хребте Большой Шатак; *C. cucullata*, в которой Е. Е. Гранат (1938) установил значительное количество витамина С, аркто-альпийский вид, встречающийся в гольцах наиболее высоких гор Южного Урала (Иремель, Яман-Тау и др.), в заповеднике отсутствует.

ходили в полную негодность и не сжигались. Это не совпадает с мнением В. В. Дмитриева (1938). В заповеднике при наличии легкодоступного сена (зимою не засыпанного снегом), маралы и лоси тщательно объедают лишайники с древесных стволов и с сухих, опавших веток, в более освещенных местах густо покрытых эпифитными лишайниками.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. Корма и пастбища северных оленей. «Северное оленеводство». М., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1948.
- Вашкевич Ф. В. Изучение пастбищ оленей на Тобольском севере. Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. М., 1932.
- Говорухин В. С. и Работнов Т. А. Лишайники Lichenes. В сб.: «Корморые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР» под ред. Ларина. М., Сельхозгиз, 1937.
- Дмитриев В. В. Копытные звери Алтайского заповедника и прилежащих мест (Восточного Алтая и Западных Саян). Тр. Алтайского гос. заповедника, вып. 1. M., 1938.
- Игошина К. Н. Пастбищные корма и кормовые сезоны в оленеводстве Приуралья.
- «Сов. оленеводство», вып. 10, 1937. Игошина К. Н. и Флоровская Е. Ф. Использование пастбищ и выпаса оленей на Приполярном Урале. Тр. Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового х-ва, вып. 8, серия оленеводство, М., 1939.
- водства и промыслового х-ва, вып. в, серия оленеводство, м., 1939.

 Кириков С. В. Птицы и млекопитающиеся в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., 1952 (Ин-т геогр. АН СССР).

 Работнов Т. А. и Говорухин В. С. Лишайники Lichenes. В сб.: «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» под ред. Ларина. М., Сельхозгиз, 1950.

 Селиванова-Городкова Е. А. Материалы к изучению биофлоры Южного Урала. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 2, вып. 11. М. Л., 1956.

 Семенов-Тян-Шанский О. И. Лапландский Гос. заповедник. Науч.-попул.

- очерк «Лапландский Гос. заповедник». М., 1937.
 Соколов Е. А. Охотничьи животные. Вып. 1. Корма и питание промысловых зверей и птиц. М., 1949.
 Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млеко-
- питающих и птиц СССР. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Бюлл. МОИП, новая серия, отд. зоол., вып. 5 (20), 1946.

 Räsäner, Veli. Suomen jäkäläkasvio (Kuopio, Kuopion Kansallinen Kirjapaino),
- Zahlbruckner A. Catalogus lichenum universalis. Bd. 1, 1922; Bd. 10, 1940; Leipzig.

труды института биологии

ВЫГі. 42

1965

C. A. MAMAEB

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ СОСНЫ ИЗ РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНОВ УРАЛА

При изучении географической и внутрипопуляционной изменчивости вида довольно редко использовалась характеристика пыльцевых Обычно основное внимание уделялось другим признакам, более доступным для наблюдения и изменений (Вавилов, 1960; Синская, 1948; Филиппченко, 1927; Turesson, 1936 и др.). Можно найти очень много работ, посвященных изучению фоссильной и рецентной пыльцы древесных растений в связи с палеоботаническими и, реже, ботанико-систематическими исследованиями (сводки Эрдтмана, 1950; Покровской, 1950; Нейштадта, 1960; Сладкова, 1962). Однако авторы этих работ, как правило, не касаются внутривидовой изменчивости пыльцевых зерен, которая имеет место, как и изменчивость других морфологических признаков. Исключениями являются, в частности для сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.), исследования Херманна (Hörmann, 1929), Mapceta (Marcet, 1951), M. X. Моносзон-Смолиной (1949) и Т. П. Некрасовой (1960), в которых приводится биометрическая характеристика пыльцы из некоторых районов Европы и Западной Сибири. Размеры и форма пыльцевых зерен, по-видимому, связаны с географическим местоположением популяций сосны. В частности, по данным Т. П. Некрасовой, общая длина пыльцевых зерен сосны закономерно возрастает по мере продвижения к северу от ленточных боров Алтая. Менее наглядна, по материалам Т. П. Некрасовой, зависимость от географической широты других показателей, характеризующих размеры пыльцы. Наши неопубликованные данные по биометрии сосны на Урале свидетельствуют о некоторых изменениях формы пыльцевых зерен различных географических популяций.

Можно предположить, что биологические особенности пыльцы также неодинаковы в различных климатических зонах и в разных популяциях. Эта неоднородность должна быть выражена не менее, а возможно, и более резко, чем морфологическая изменчивость, поскольку на биологических особенностях организма сильно сказывается экологическая обстановка местопроизрастания. Однако материалов, характеризующих изменчивость биологических свойств пыльцы сосны разного происхождения, очень немного. Из западноевропейских работ можно, пожалуй, назвать исследование Марсета (Магсеt, 1951), который изучал географические культуры, заложенные Энглером. Марсет очень детально исследовал биометрические показатели и биологические особенности пыльцы ряда географических экотипов и пришел к выводу, что, хотя по прорастанию пыльцы деревья сильно различаются, тем не менее разница между географическими вариантами недостоверна. Автор изучал германские и шведские экотипы сосны. Для восточноевропейских географических вариантов в его работе каких-либо

материалов не имеется. Из отечественных исследований наиболее интересна работа Т. П. Некрасовой (1959). По ее данным, пыльца кольской популяции сосны, по сравнению с московской, может прорастать при более низкой температуре воздуха $(+15^\circ)$; установлены некоторые различия в зависимости от окраски пыльников.

Малое количество материалов по изучению биологии пыльцы сосны побудило нас провести наблюдения над способностью пыльцы к прорастанию в различных условиях среды (in vitro) в зависимости от происхождения деревьев.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Сосна обыкновенная на Урале 1 распространена очень широко. Ее насаждения можно встретить как в восточных, так и в западных районах, как на Среднем, так и на Северном и Южном Урале. Особенно важную лесообразующую роль она играет в лесах восточных предгорий Урала и в прилегающей части Западно-Сибирской низменности, где насаждения с ее преобладанием занимают сотни тысяч гектаров. В основном это ровные, очень слабо всхолмленные территории с песчаными, супесчаными или суглинистыми почвами, располагающиеся в таежной, лесостепной и даже степной зонах.

В лесостепи и степи сосновые боры приурочены, как правило, к песчаным аренам вдоль водных артерий или к выходам кристаллических горных пород (Соловьев, 1960). На восточном склоне Северного и большей части Среднего Урала они занимают нижние части гор, обычно не поднимаясь высоко (Горчаковский, 1958). На Южном Урале сосна поднимается выше в горы (Белорецкий район).

При переходе на западные склоны сосна уступает господство ели и пихте и встречается лишь небольшими участками. Далее к западу она снова появляется крупными массивами на Камской террасе, покрытой легкими по механическому составу почвами, и на моренных песках, супесях и, реже, на суглинках Верхнего Прикамья.

Мы собрали для исследования образцы пыльцы из семи районов Урала (рис. 1). Три из них представляют сосну западноуральской популяции и располагаются на террасе Камы (Гайнинский и Березниковский участки — в подзоне средней, а Пермский — в подзоне южной тайги). Четыре участка характеризуют восточноуральскую популяцию, точнее, группу восточноуральских популяций, и располагаются: два — на восточных предгорьях Урала (Свердловский — в южной и Ивдельский — в северной тайге), один — на границе лесостепной и таежной зоны (Талицкий — в подзоне сосново-березовых лесов, по Б. П. Колесникову, 1960) и один — в сухой степи (Аман-Карагайский). Таким образом, представлены наиболее крупные сосновые массивы в основном Среднего Урала и прилегающих частей Северного.

В табл. 1 кратко охарактеризованы природно-климатические условия опытных участков, поскольку они не могли не отразиться на биологических особенностях сформировавшейся сосновой пыльцы. Приведены также данные, характеризующие погоду в весенний период усиленного роста мужских шишек ² и формирования микроспор и в период лёта пыльцы.

Наихудшими тепловыми условиями характеризуется Ивдельский участок. Короткий вегетационный период, холодная весна, наименьшая сумма

² Заложение мужских шишек, как известно, происходит раньше — в конце лета предыдущего года.

¹ Имеется в виду территория уральского экономико-географического района (Комар, 1959), куда, кроме горного Урала, входят Предуралье и Зауралье.

активных температур определяют суровые лесорастительные условия. Несколько благоприятнее тепловой режим на Гайнинском и, тем более, на Березниковском участках. Свердловск и особенно Пермь имеют еще более теплый климат. Сумма эффективных температур и продолжительность вегетационного периода сильно увеличиваются. На всех пяти участках выпадает достаточное количество осадков, обычно не лимитирующих

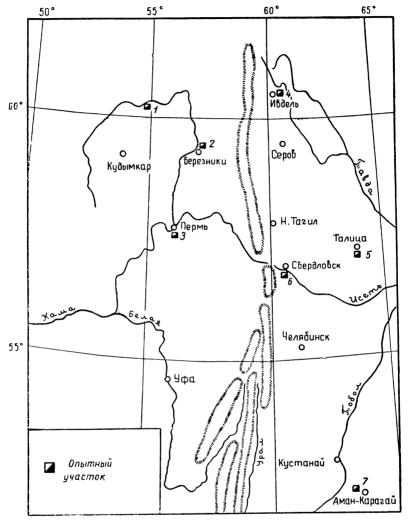


Рис. 1. Схема расположения опытных участков. 1 — Гайнинский; 2 — Березниковский; 3 — Пермский; 4 — Ивдельский; 5 — Талицкий; 6 — Свердловский; 7 — Аман-Карагайский.

рост леса. В противоположность этому в Талицком участке, расположенном в подзоне сосново-березовых лесов, осадков гораздо меньше, хотя тепловой режим еще более благоприятен. Аман-Карагай отличается резкими колебаниями температур, большим недостатком влаги и повышенной суммой тепла в связи с жарким летом.

Оценивая климатическую обстановку, в которой формируются репродуктивные органы у сосны обыкновенной, можно сказать, что они в общем наиболее благоприятны в районах Перми, Свердловска и Талицы; не-

сколько хуже, в связи с меньшим количеством тепла,— в северо-западных (Гайны и Березники) и северо-восточных (Ивдель) районах Урала. Наименее благоприятно складывается обстановка в Аман-Карагайском бору.

 $T \ a \ б \ л \ u \ ц \ a \ \ 1$ Краткая характеристика климатических условий районов исследования*

		Ten	ипера	тура,	град		од.				ли- жж	дни тем-	влаж-
Географический пункт	Высота над ур. м. м	Среднегодсвая	Апрель	Май	Июнь	Абсолютный минимум	Безморозный период, лни	Период с t° выше 10°, дни	Годовая сумма тем. ператур выше 10°, град	Сумма температур выше 10° на 1/VI град	Среднегодовое коли- чество осадков, жм	Сумма осадков за с положительной т пературой на 1/V]	Относительная вля ность воздуха в ма июне в 13 ч, %
Гайны	158 133 163 101 96 284 145	0,6 1,3 0,1 1,4 1,0	0, 4 $1, 7$ $2, 1$	9,0 10,0 7,7 10,1 9,8	14,4 14,7 15,6 13,6 14,3 15,1 18,4	-47 -45 -53 -48 -47	110 120 94 111 110	110 120 100 125	1550 1800	87 — 184 63 208 182 —	500 550 600 475 375 450 255	64 	

^{*} Использованы: «Климатологический справочник СССР. Вып. 9». Свердловск, Гидрометеоиздат, 1946. «Мировой агроклиматологический справочник». Л. — М., Гидрометеоиздат, 1937. «Агроклиматический справочник по Свердловской области». Л., Гидрометеоиздат, 1962. «Агроклиматический справочник по Пермской области». Л., Гидрометеоиздат, 1959. ** Приведены данные Кустанайской метеорологической станции.

Однако нельзя не заметить, что условия, необходимые для образования мужских шишек сосны, пока еще недостаточно изучены и судить о благоприятности в этом отношении климата того или иного района приходится с большой осторожностью.

МЕТОДИКА ОПЫТОВ

Для изучения прорастания пыльцы образцы ее взяты с трех-четырех экземпляров сосны на каждом участке. Всего использовано 27 деревьев в возрасте 20—40 лет, высотой 4—7 м, диаметром 10—15 см. Они располагались в изреженных насаждениях, вблизи населенных пунктов, в чистых сосновых древостоях свежих типов леса.

Мужские колоски, обычно только что начавшие пылить, а иногда уже сильно пылящие, срезались с ветвей кроны дерева и хранились, во избежание потери всхожести, в затемненном эксикаторе с серной кислотой. По данным большинства исследователей (Dengler и Scamoni, 1939; Котелова, 1952; Манжос, 1958; Duffield, 1954), пыльца сосны дольше всего сохраняет всхожесть в условиях пониженной относительной влажности воздуха, в эксикаторе. Действительно, при этом способе хранения даже через 7 месяцев после сбора около ³/₄ образцов пыльцы в нашем опыте проявили способность к прорастанию, хотя и с несколько уменьшенной энергией. В течение же первого месяца хранения всхожесть снижается очень слабо.

Образцы собирались с 25 мая по 3 июня 1963 г., а проращивались — с июня по декабрь. Пыльца, как уже сказано, находилась в колосках различной степени зрелости. Однако трудно было заметить какую-либо определенную связь между степенью зрелости колоска и энергией прорастания и абсолютной всхожестью пыльцы. Нередко более зрелые колоски продуцировали пыльцу с более низкой скоростью прорастания, чем менее

зрелые. Иногда наблюдалась и обратная корреляция. Точно так же мы не уловили различий в прорастании между двумя цветнопыльниковыми расами, что, в частности, показано Т. П. Некрасовой (1959). Возможно, это объясняется недостаточным количеством и неоднородностью изученного материала, ибо при подборе моделей преследовалась другая цель — охарактеризовать популяцию в целом.

Из приведенной краткой биометрической характеристики исследованной пыльцы (табл. 2) видно, что особых различий в размерах ее нет. По-

Таблица 2 Основные биометрические показатели пыльцы сбора 1963 г. (средние данные по опытным участкам)

						Индекс	
Географический пункт	Общая длина тела пыльце-вого зерна L, мк		Длина тела <i>А</i> , <i>мк</i>	Ширина тела <i>В, мк</i>	$\frac{A}{L}$	$\frac{A}{B}$	Парус - ность
Гайны	9 7 3 10 10 26 10	$\begin{array}{c} 70,9\pm0,98 \\ 66,2\pm1,01 \\ 67,2\pm0,18 \\ 71,7\pm0,43 \\ 70,8\pm0,50 \\ 70,0\pm0,54 \\ 70,0\pm0,78 \end{array}$	$\begin{array}{c} 50,2\pm0,47\\ 47,7\pm0,76\\ 47,4\pm0,78\\ 49,8\pm0,47\\ 49,2\pm0,64\\ 50,2\pm0,49\\ 48,7\pm0,40 \end{array}$	$37,7\pm0,53$ $36,0\pm0,39$ $35,6\pm0,49$ $38,8\pm0,32$ $37,6\pm0,62$ $39,5\pm0,40$ $37,7\pm0,45$	0,71 0,72 0,70 0,69 0,69 0,72 0,70	1,33 1,32 1,33 1,28 1,31 1,28 1,29	0,64 0,64 0,65 0,64 0,63 0,63

казатели по всем районам близки между собой. Несколько меньшими размерами отличается пыльца Березниковского и Пермского участков: общая длина пыльцевого зерна здесь меньше на 3—5 мк, то есть на 4—8%. Отметим также, что аман-карагайская пыльца в 1963 г. по крупности почти не отличалась от других образцов, тогда как в прежние годы она была мельче.

Для изучения прорастания пыльцы проведено в 1963 г. два основных и три дополнительных опыта.

Опыт І. Проращивание при переменной комнатной температуре с колебаниями от 15 (ночью) до 25° (днем). Освещение — рассеянный солнечный свет. Пыльца помещалась в открытых предметных стеклах. Время проращивания: июнь — июль.

Опыт II. Проращивание в термостате при температуре 29—30°, при полном затемнении. Пыльца в открытых углублениях предметных стекол. Время проращивания: июнь — июль.

Опыт III. Проращивание в термостате при температуре 29—30° в закрытых сверху углублениях предметных стекол. Период: июнь — июль.

Опыт IV. Проращивание при переменной комнатной температуре 23—26°. Половина образцов помещена на рассеянный свет, а вторая половина полностью затемнена. Углубления предметных стекол открыты. Время проращивания: ноябрь — декабрь.

Опыт V. Проращивание в термостате при температуре 29—30°. Пыльца в открытых предметных стеклах. Время: ноябрь — декабрь.

В опыте I изучалось прорастание пыльцы в обстановке, близкой к естественной. Однако в природе, естественно, периодические суточные колебания температуры и изменения в интенсивности освещения и качественном составе лучей выражены более резко.

В опыте II условия сильно отличались от природных: постоянный тепловой режим, отсутствие освещения и повышенная влажность. Однако именно в этих условиях другими исследователями проведены довольно

многочисленные эксперименты по изучению прорастания пыльцы сосны. Первые два опыта явились основными. Здесь было испытано наибольшее количество образцов.

Опыт III ставился с целью изучения влияния увеличения влажности среды на прорастание пыльцы. Поэтому углубления предметных стекол, где находился раствор с пыльцой, закрывались покровными стеклами. В опыте IV изучалось влияние света на прорастание при переменной температуре, а в V — потеря всхожести при длительном (6 месяцев) хранении пыльцы.

Во всех опытах пыльца проращивалась в 5-процентном растворе глюкозы, капля которого наносилась в углубление специальных предметных стекол. Предметные стекла помещались в чашки Петри, куда наливалось небольшое количество воды во избежание испарения и высыхания раствора.

Прорастающую пыльцу подсчитывали после закладки опыта через одни сутки (только при вариантах с термостатом), затем через двое, трое, четверо, шестеро и десять суток. При этом в поле зрения микроскопа при увеличении 130 подсчитывались все зерна с разделением их на три типа — проросшие, набухшие и ненабухшие. Повторность обычно двукратная. Все подсчеты производила лаборант А. И. Крючкова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ. ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльца сосны, как и большинства других растений, начинает прорастать весьма быстро. Уже в первые часы при благоприятных условиях она набирает воду из раствора и набухает. Наблюдается заметное выпячивание брюшной стенки пыльцевого зерна. Мы условно назвали зерна в таком состоянии «набухшими». Когда выпячивание стенки увеличивается примерно до $^{1}/_{2}$ ширины тела пыльцы, оформляется пыльцевая трубка, в которую перемещается часть содержимого зерна (рис. 2). Это состояние про-

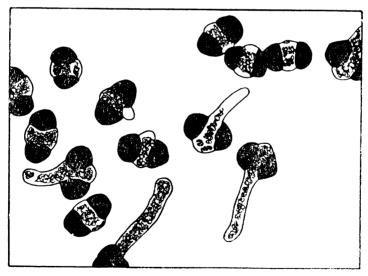


Рис. 2. Набухшие и прорастающие пыльцевые зерна. $\times 220$

росших зерен. Довольно часто на одном пыльцевом зерне образуется две пыльцевые трубки. Длина трубок различна — обычно она достигает однодвукратной ширины тела зерна, иногда же превышает и тройную ширину. Нередко пыльцевая трубка имеет разветвленное окончание.

Ход прорастания пыльцы при различных режимах увлажнения, освещенности и температуры. В термостате уже через 24~u после начала опыта набухает и прорастает в среднем $^2/_3$ пыльцевых зерен (табл. 3, рис. 3). Из них $^1/_3$ образует

Таблица З Прорастание пыльцы в опытах I и II

	CTBO HЫX OB	Энергия прорастания, % зерен про- росших (числитель) и набухших (знаменатель)					
Опыт	Количество изученных образцов	1 сутки	2 суток	3 суток	4 суток	6 суток	Абселютная всхежесть,
I. Переменная температура	 23	_	$\frac{38,8}{45,0}$	$\frac{44,7}{44,0}$	$\frac{54,6}{33,0}$	$\frac{71,1}{14,0}$	78,9
II. Постоянная температура	 22	$\frac{37,6}{30,4}$	$\frac{43,2}{32,1}$	$\frac{47,5}{28,9}$	$\frac{47,1}{30,0}$	$\frac{55,5}{22,3}$	55,5

пыльцевую трубку. Увеличение количества проросших зерен продолжается и на вторые сутки. Затем прорастание замедляется. Лишь набухшие зерна постепенно переходят в следующую фазу. При переменной температуре прорастание идет медленнее, с опозданием примерно на однидвое суток по сравнению с термостатом. Треть зерен образует пыльцевую трубку через 48 и, но прорастание пыльцы продолжается на третьи,

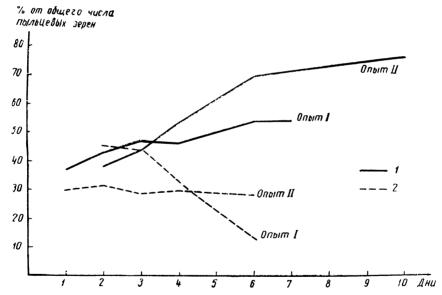


Рис. 3. Прорастание пыльцы сосны при переменной (опыт I) и постоянной (опыт II) температуре. Количество семян: 1— проросших, 2— набухших.

четвертые и даже шестые сутки. В итоге количество проросших пыльцевых зерен значительно выше, чем в опыте с термостатом: при переменной температуре оно достигало максимальной величины 79% (в конце эксперимента), а при постоянной — только 55%. Это говорит о том, что сочетание факторов, действующих в условиях опыта I, более благоприятию для прораста-

ния пыльцы. Из этих факторов на первое место мы должны поставить пониженное количество тепла и колебания температуры. Это способствует образованию пыльцевых трубок большим количеством зерен, хотя прорастание идет медленнее, чем в опыте II, и энергия прорастания в первые трое суток немного ниже. При постоянной повышенной температуре (в термостате) пыльцевые трубки начинают образовываться несколько быстрее, но суммарное количество проросших зерен в итоге гораздо меньше.

В общем, можно сказать, что повышение температуры среды, стимулируя обменные процессы в живой клетке, способствует ускорению прорастания. Однако тепло в данном случае находится в избытке. Подъем температуры до +29, $+30^{\circ}$ в условиях Урала в период опыления сосны и прорастания микроспор случается весьма редко. В этот период обычно средняя дневная температура $10-15^{\circ}$ и лишь в середине дня в продолжение 3-4 и она поднимается до $22-25^{\circ}$. Избыток тепла в опыте II ведет к тому, что некоторая часть пыльцевых зерен не выдерживает, по-видимому, непрерывного теплового воздействия и гибнет или теряет способность к прорастанию еще до набухания или в процессе набухания.

Разобранные выше данные относятся к опытам I и II, когда зерна пыльцы проращивались во влажной камере в открытых предметных стеклах. Хотя влажность воздушной среды в камере довольно высока, она, тем не менее, еще не достигает состояния полного насыщения, и раствор глюкозы в опыте II за счет испарения внутри камеры постепенно густеет, что несколько снижает прорастание пыльцы. При закрывании предметных стекол покровными (опыт III) в их углублениях создавалась еще более высокая степень увлажнения. Практически под покровными стеклами испарение полностью прекращается и раствор все время остается на одном уровне концентрации. По всей вероятности, и температура его несколько выше, чем без прикрытия углублений. Все это не могло не ускорить прорастание. В первые четверо суток количество проросших зерен неизменно оказывалось выше, чем в опыте без стекол и даже по сравнению с режимом переменной температуры (табл. 4).

Таблица 4
Прорастание пыльцы в термостате при закрытых и открытых углублениях предметных стекол (опыт III)

_	Количество испытан-		гия прораста проросших з	Абсолют-	Ненабух-		
Вариант	ных образ- цов	1 сутки	2 суток	3 суток	ная всхо- жесть. %	шие семена, %	
С покровными стеклами Без покровных стекол	12 12	47,2 31,4	59,9 36,1	64,9 35,6	64,9 46,3	18,4 24,1	

Однако абсолютная всхожесть, которая устанавливается по количеству проросших зерен в конце испытания, все-таки выше в чашках, выдерживавшихся при переменной температуре. Тот же результат наблюдается и при подсчете ненабухших пыльцевых зерен. Их менее всего в случае воздействия на пыльцу переменными температурами. Следовательно, условия опыта I обычно во всех случаях влияли более благоприятно, чем другие сочетания, включавшие воздействие постоянной высокой температуры.

В опыте I воздействие переменной температуры сочеталось с наличием света, так как чашки с пыльцой находились в освещенной комнате. В то же время проращивание в термостате сопровождалось затемнением. Можно предположить, что условия освещения повлияли на результаты опытов.

Для выяснения роли света был поставлен опыт IV по проращиванию пыльцы при рассеянном освещении и в полной темноте. Он показал, что какой-либо стимуляции прорастания пыльцы под влиянием света не наблюдается (табл. 5). Скорее наоборот, свет несколько тормозит прорастание. Оговоримся, что мы имели дело в этом случае с пыльцой, довольно долго (6 меся-

Таблица 5 Прорастание пыльцевых зерен при различном световом режиме (опыт IV, 10 образцов)

	Количество семян, %									
_	Чe	рез двое сут	ок	Через шестеро суток						
Вариант	пророс- ших	набухших	ненабух- ших	пророс- ших	набухших	ненабуж- ших				
Рассеянное освещение Отсутствие света	11,7 16,7	24,6 24,7	63,7 58,6	21,1 26,8	20,3 23,2	58,6 50,0				

цев) хранившейся после сбора, что каким-то образом должно отразиться на результатах опыта. Пыльца имела пониженную абсолютную всхожесть — нередко $15-20\,\%$, во всяком случае не более $60-70\,\%$. Отдельные образцы потеряли вообще способность к прорастанию. Уменьшилась аналогично и энергия прорастания. Однако пыльца большей части образцов позволяла проводить испытания — абсолютная всхожесть ее достигала обычно $40-50\,\%$. Напомним, что Даффилд (Diffield, 1954) сохранял пыльцу такой же всхожести даже 229 дней. Правда, это была пыльца другого вида — Pinus canariensis.

Представляют интерес некоторые данные о нижней критической температуре, при которой начинает прорастать пыльца сосны. Этих сведений почти нет. Обычно проращивание велось при одной и той же температуре в $20-26^\circ$ (Котелова, 1952; Коуров, 1959; Калинина, 1961 и др.). Правда, по Т. П. Некрасовой (1959) пыльца сосны может частично прорастать и при $+15^\circ$.

По нашим наблюдениям, пыльца при средней температуре 14° (с колебанием от 11 до 19°) прорастает очень слабо (5— $10\,\%$ от общего количества), хотя и набухает на $20-30\,\%$. Многие образцы вообще не прорастают. При этой температуре интенсивно развиваются гифы грибов, оплетающие зерна пыльцы и разлагающие их. При температуре 18° (с колебаниями от 15 до 25°) количество прорастающих пыльцевых зерен увеличивается у некоторых образцов до $30-40\,\%$. Число экземпляров, дающих прорастающую пыльцу, увеличивается в 2-3 раза. Оптимальные условия, повидимому, наблюдаются при более высоких температурах ($22-25^\circ$).

Индивидуальная изменчивость деревьев способности их пыльцы к прорастанию. ция вида слагается из многих индивидуумов, которые довольно сильно отличаются по ряду своих признаков и свойств. В многочисленных исследованиях это было показано для самых различных видов растений. В отношении сосны, произрастающей на Урале, мы установили, в частности, амплитуду изменяемости для морфологических признаков, характеризующих крону, ствол, семена и шишки (Мамаев, 1963). Наименьший размах изменчивости размеров пыльцевых зерен наблюдается внутри популяции. Коэффициент вариации при этом обычно не превышает 5-6%. Что же касается такого биологического признака, как энергия прорастания, то варьирование в этом случае усиливается и коэффициент вариации нередко достигает 30% и более. Однако абсолютная всхожесть колеблется менее сильно. Приведем пример для двух индивидов сосны из Пермского участка (табл. 6).

Многие пыльцевые зерна со второго дерева дали пыльцевую трубку уже через двое суток после начала опыта, а на 50% проросли через трое суток. В то же время пыльца с дерева 1П быстро набухала, но очень медленно образовывала пыльцевую трубку (лишь через четверо суток после намачивания). Абсолютная всхожесть в конце опыта у обоих образцов несколько выравнялась. Аналогичную картину дали образцы и с других участков. Следовательно, существует значительная разнокачественность в биологии пыльцы разных индивидов.

Таблица 6 Прорастание пыльцы отдельных деревьев из Пермского участка в термостате

Номер	Энергия	ислитель)	Абсолют-			
дерева	2 суток	3 суток	4 суток	6 суток	10 суток	ная всхо- жесть, %
ıΠ	$\frac{0}{55,3}$	$\frac{0}{60,0}$	42,4 27,3	$\frac{42,2}{30,0}$	$\begin{array}{ c c }\hline 65,2\\\hline 10,9\end{array}$	76,1
2Π	$\frac{26,5}{64,7}$	$\frac{48,8}{27,9}$	$\frac{47,8}{41,3}$	$\frac{67,7}{14,1}$	$\frac{83,6}{7,6}$	91,2

Влияние географического происхождения деревьев на особенности прорастания пыльцы. Наиболее интересные результаты дает дезинтеграция суммарных данных о прорастании пыльцевых зерен при разных тепловых режимах. Рассматривая глубже цифровой материал, использованный в основном в табл. 3, можно видеть, что реакция отдельных особей на условия прорастания весьма неодинакова. Часть деревьев дала пыльцу, быстрее прораставшую при постоянной температуре, часть, наоборот, при переменной температуре, а некоторые экземпляры были как бы индифферентны по отношению к изучаемому фактору. В табл. 3 изложены лишь итоговые данные, они статистическим большинством скрывают закономерности иного порядка. При разделении индивидов по отношению к режиму прорастания их пыльцы на три группы получим следующую картину (табл. 7). Деревья из западноуральской популяции (Гайнинский, Березниковский и Пермский участки) продуцируют пыльцу, которая хуже прорастает при высокой постоянной температуре, чем при переменной. Из 10 экземпляров таких семь.

Таблица 7 Распределение образцов из различных географических районов по отношению к режиму прорастания пыльцы

		Популяция						
Номер группы	Характер прорастания	Западно- уральская	Восточно- уральская	Аман-Ка- рагайская	Итого			
1 2 3	Лучше при постоянной температуре . Лучше при переменной температуре . Режим проращивания безразличен	1 7 2	5 2 1	$\begin{array}{c c} 1 \\ 2 \\ - \end{array}$	7 11 3			

Только один дал пыльцу, быстрее прорастающую в условиях лаборатории. Наоборот, восточноуральские биотипы имеют пыльцу, обычно лучше прорастающую при постоянной повышенной температуре. Таких деревьев

около двух третей. Что же касается аман-карагайской пыльцы, то здесь недостаточно образцов для суждения о популяции.

Сильно различаются и средние величины, характеризующие прорастание пыльцы разных географических групп деревьев. На рис. 4 показаны абсолютные величины, характеризующие прорастание семян в опытах I и II. Они довольно отчетливо иллюстрируют установленную закономерность.

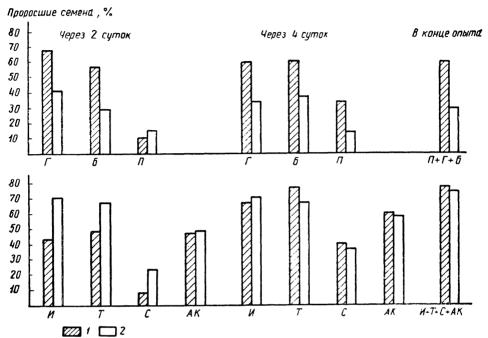


Рис. 4. Энергия прорастания и абсолютная всхожесть в конце опыта пыльцы различных популяций сосны по участкам. Вверху — западная популяция, участки: Π — Пермский, Γ — Гайнинский, E — Березниковский. Внизу — восточная популяция, участки: H — Ивдельский, T — Талицкий, E — Свердловский, E — Аман-Қарагайский. E — переменная температура (опыт 1); E — термостат (опыт 11).

В опыте III (под покровными стеклами в термостате), как уже отмечалось, энергия прорастания пыльцы сильно возрастала, иногда даже перекрывая эффект, полученный при переменной температуре. По этому показателю не удается установить различий между популяциями в биологии пыльцы. Однако наблюдается понижение абсолютной всхожести пыльцевых зерен западноуральской популяции при прорастании в термостате по сравнению с лабораторными условиями, в то время как у восточноевропейской популяции такого понижения нет. Показательно число непроросших и ненабухших пыльцевых зерен: оно во всех случаях было выше у западноуральской сосны. Особенно возрастало это количество при проращивании в условиях постоянной высокой температуры (табл. 8).

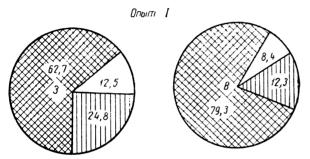
Нельзя не коснуться также вообще факта снижения энергии прорастания и абсолютной всхожести пыльцы западного происхождения. Эти показатели всегда ниже, чем у восточноуральской популяции (рис. 5). Разница весьма ощутима, особенно в опыте II. Она проявилась за счет того, что некоторые экземпляры западноуральской сосны дали почти невсхожую при постоянной повышенной температуре пыльцу, особенно пермские об-

разцы (три из четырех, подвергнутых испытанию). У других образцов всхожесть была сильно снижена, однако эксперимент показал, что пыльца трех пермских экземпляров была не просто нежизненноспособной при повышенной температуре. При создании более благоприятных условий увлажнения

Таблица 8 Количество ненабухших пыльцевых зерен у различных популяций сосны в зависимости от условий опыта, %

	Термостат		Переменная
Популяция	без покров- ных стекол (опыт I)		температу- ра (опыт II)
Западноуральская Восточноуральская	33,0 9,7	26,7 11,7	12,5 8,4

(под покровным стеклом в опыте III) она может хорошо прорастать. Так, из тех же «невсхожих» в опыте II трех пермских образцов, в опыте с покровными стеклами два имели неплохую всхожесть пыльцы. И только один



образец не проявил способности к образованию пыльцевых трубок в обоих опытах. Кстати, отметим, что при переменной температуре образцов с невсхожей пыльцой не было вообще. У всех деревьев пыльца имела абсолютную всхожесть не ниже 27%, а обычно всхожесть достигала 70—80%.

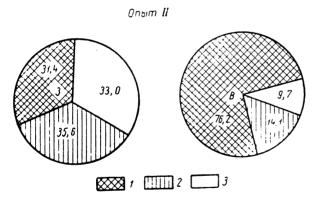


Рис. 5. Распределение пыльцевых зерен западной и восточной популяций в процентах. Вверху — переменная температура (опыт I); внизу — постоянная (опыт II); 3 — западная популяция; B — восточная; 1 — 3 — пыльцевые зерна: 1 — проросшие; 2 — набухшие, 3 — непроросшие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При оценке результатов проделанной работы нельзя не отметить, во-первых, важность правильного методического подхода к исследованиям биологических свойств пыльцы. Необходимо всесторонне оценить условия проращивания и выбрать наиболее верный способ, позволяющий более точно охарактеризовать особенности прорастания пыльцевых зерен. Как ни странно, исследователи, работавшие с пыльцой хвойных растений, обращали недо-

статочно внимания на выбор температурного режима и режима влажности. А они имеют, как показывают приведенные выше данные, огромное значение. Пожалуй, более детально выяснен состав наилучших для прорастания питательных смесей.

Из факторов среды, обусловливающих прорастание пыльцы и влияющих на него, нами изучались тепло, влага и свет. Тепловой фактор имеет прямую связь с быстротой прорастания. Ступенчатое повышение температурного градиента от 14 до 18°, затем до 25 и, наконец, до 30° каждый раз вызывало увеличение энергии прорастания пыльцы. Однако температура в 30° при продолжительном и непрерывном ее воздействии, по-видимому, уже приближается к критической, так как абсолютная всхожесть начинает снижаться (степень приближения пока еще не уточнена экспериментально). Так же сильно влияет на энергию прорастания и количество поступающей из раствора в клетку воды. При увеличении концентрации раствора глюкозы энергия прорастания заметно снижается. Что же касается влияния света на рост пыльцевых трубок, то пока еще не вполне ясна его роль. В предварительных опытах свет скорее тормозил рост, чем стимулировал его.

Материалы, характеризующие влияние тех или иных факторов на прорастание пыльцы in vitro, дают пищу для размышления о ее поведении in vivo, в природе. Можно полагать, что в естественной обстановке пыльца прорастает более интенсивно в полдневные часы и позднее, когда происходит разогревание женских шишек; притом это происходит в тот период лета, когда установится теплая погода.

Особую роль играет гетерогенный состав популяций вида, что, несомненно, должно сказываться на результатах исследования. Индивиды, слагающие популяцию, весьма разнокачественны. В ряде случаев по особенностям прорастания пыльцы отдельные растения сильно отличаются от других, представляющих основную массу местной популяции, а отдельные локальные популяции отличаются друг от друга.

Наиболее ясной закономерностью оказалась зависимость биологических особенностей пыльцы от ее происхождения. Пыльца западноуральской прикамской популяции, по сравнению с восточноуральскими популяциями, отличалась меньшей всхожестью и большей чувствительностью к тепловому воздействию. Она сильно реагировала на тепловой режим, снижая энергию прорастания и абсолютную всхожесть при создании менее благоприятных условий прорастания, то есть при длительном воздействии повышенных температур. Объяснение этого факта можно видеть в том, что западноуральская сосна сформировалась в географическом районе с более мягкими климатическими условиями. Кроме того, косвенным образом могла повлиять погода в период формирования пыльцы, обусловившая ослабленную жизненность последней. По аналогии с семенами растений, менее жизнеспособные образования обычно более требовательны к условиям существования. Правда, подобная аналогия между семенами и пыльцой еще не доказана и нужны дополнительные исследования.

Таким образом, установлены различия между уральскими популяциями Pinus silvestris и внутри них по некоторым биологическим особенностям пыльцы — образования, весьма важного для размножения вида. Структура популяций сосны различна в разных географических районах, а внутрипопуляционная изменчивость так же велика, как и изменчивость некоторых морфологических признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Проблемы селекции. Роль Евразии и Нового Света в происхождении культурных растений. Избр. тр., т. 11. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Горчаковский П. Л. Растительность Свердловской области. «Природа Свердловской

области». Свердловское кн. изд-во, 1958. Калинина И. В. О гибридизации сосен. В кн.: «Сборник научно-исследовательских работ по защитному лесоразведению». Вып. 3. Камышин, 1961.

- Колесников Б. П. Естественноисторическое районирование лесов (на примере Урала). «Вопросы лесоведения и лесоводства». Докл. на V мировом лесном конгрессе. М.,
- Изд-во АН СССР, 1960. Комар И. В. Урал. Экономико-географическая характеристика. М., Изд-во АН СССР,
- Котелова Н. В. Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и сеянцев сосны обыкновенной. Рук. дисс. М., 1952 (МЛТИ).
- Коуров И. А. Качество пыльцы и семян интродуцированных дальневосточных древесных пород. Бот. ж., т. 37, № 8, 1952.
- Мамаев С. А. Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной в горной части Башкирии. В кн.: «Вопросы рационального использования растительных ресурсов Южного Урала». Уфа, Изд. Башкир. фил. АН СССР, 1963.
- Манжос А. М. Жизнеспособность пыльцы сосны при разных способах хранения. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 37. М., 1958.
 Моносзон-Смолина М. Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*. Бот. ж., т. 34, № 4, 1949.
- Нейштадт М. И. Палинология в СССР, история и библиография. М., Изд-во АН CCCP, 1960.
- Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus*. Бот. ж., т. 44, № 7, 1959.

 Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, Изд. СО АН СССР, 1960.

 Павленко Ф. А. Межвидовые гибриды орешников. В кн.: «Отдаленная гибридиза-
- ция растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1960. Покровская И. М. и др. Пыльцевой анализ. Под ред. И. М. Покровской. М., Гос-
- геолиздат, 1950.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М. Л., ОГИЗ Сельхозгиз, 1948. Сладков А. Н. Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. М., Изд. МГУ, 1962.
- Соловьев Ф. А. Материалы к типологии островных сосновых лесов Притоболья и южной части Челябинской области. В кн.: «Природные условия и леса лесостепного Зауралья». Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 19. Свердловск, 1960.
- Устинова Е.И.О физиологии прорастания пыльцы лиственных древесных пород. Докл. АН СССР, т. 80, № 3, 1951.
 Филиппченко Ю.И.Изменчивость и методы ее изучения. М.— Л., Госиздат,
- 1927.
- Шайтан И. М. Влияние условий развития цветка на разнокачественность пыльцы. Докл. АН СССР, т. 76, № 4, 1961.
- Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию), т. 1. Покрытосеменные. М., Изд-во иностр. лит., 1950.
- Dengler A. u. Scamoni A. Über die Keimungs Bedingungen von Waldbaumpollen. Ztschr. f. F. u. Jagdwesen., Bd. 71, 1939.

 Duffield J. W. Studies of extraction storage and testing of pine pollen. Ztschr. f. Forstgenet. u. Forstpflanzenzücht., Bd. 3, 1954.

 Hörmann H. Die Pollenanalytische Unterscheidung von Pinus montana, P. silvestris
- und P. cembra. Oesterr. Bot. Ztschr., Bd. 78, 1929.
- Marcet E. Pollemuntersuchungen an Föhren (*Pinus silvestris* L.) verschiedener Provenienzen. Mit. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchwesen, Bd. 27, 1951.
- Turesson G. Rassenökologie und Pflanzengeographie. Bot. Not., H. 3-4, 1936.

У КАЗАТЕЛЬ латинских названий растений, упомянутых в тексте

Abies sibirica Ldb. Acer platanoides L. Achyrophorus maculatus Scop. Acrocladium cuspidatum Lindb. Actaea spicata L. Adonis vernalis L. Aegopodium podagraria L. Alectoria chalybeiformis (L.) Röhl.
Alectoria implexa (Hoffm.) Nyl.
Alectoria jubata (L.) Ach.
Alectoria jubata (L.) Ach. emend. Nyl. Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass. Alisma plantago-aquatica L. Allium rubens Schrad. Alnus glutinosa (L.) Gärtn. Alnus fruticosa Rupr. Alnus incana (L.) Moench. Alyssum lenense Adams. Anaptychia ciliaris (L.) Körb. Androsace septentrionalis L. Anemone silvestris L. Angelica silvestris L. Antitoxicum officinale (Moench.) Pobed. Archangelica officinalis Hoffm. Arenaria graminifolia Schrad. Artemisia campestris L. Artemisia frigida Willd. Artemisia nitrosa Web. Artemisia sericea Web. Asarum europaeum L. Asparagus officinalis L. Asperula odorata L. Asperula petraea V. Krecz. Aster alpinus L. Athyrium filix femina (L.) Roth. Avenastrum desertorum (Less.) Podp. Betula humilis Schrank. Betula nana L. Betula pubescens Ehrh. Betula tortuosa Ldb. Betula verrucosa Ehrh. Bromus Beneckeni (Lge.) Trimen. Bryopogon chalybeiforme (L.) Elenkin. Bryopogon jubatus (L.) Link. Bryopogon nitidulum Elenk. Buellia disciformis (Fr.) Mudd. Buellia Schaereri De Not. Calamagrostis arundinacea (L.) Roth. Calamagrostis epigeios (L.) Roth. Calamagrostis lapponica (Wahlbg.) Hartm. Calamagrostis Langsdorffii (Link.) Frin.

Calamagrostis lanceolata Roth. Calla palustris L. Calliergon cordifolium Lindl. Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. Caloplaca cerina (Ehrh.) Th. Fr. Caloplaca ferruginea (Huds) Th. Fr. Caloplaca pyracea (Ach.) Th. Fr. Caltha palustris L Campanula sibirica L. Campanula wolgensis P. Smirn.
Candelariella vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.
Candelariella xanthostigma (Pers.) Lett.
Caragana frutex (L.) C. Koch. Cardamine bellidifolia L. Carex acuta L. Carex aquatilis Wahln. Carex brunescens (Pers.) Poir. Carex caespitosa L. Carex elongata L. Carex gracilis Curt. Carex inflata Huds. Carex lasiocarpa Ehrh. Carex limosa L. Carex loliacea L. Carex pallescens L.
Carex pediformis C. A. M.
Carex pseudo-cyperus L.
Carex vesicaria L. Cenolophium Fischeri (Spreng.) Koch. Centaurea ruthenica Lam. Centaurea sibirica L. Centaurea scabiosa L. Centaurea arvense L. Cerastium arvense L Cetraria cucullata (Bell.) Ach. Cetraria islandica (L.) Ach. Cetraria nivalis Nyl. Cetraria pinastri (Scop.) S. Gray. Cetraria saepincola (Ehrh.) Ach. Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. Chrysosplenium alternifolium L. Cicuta virosa L. Cladonia alpestris (L.) Rabh. Cladonia botrytes (Hag.) Willd. Cladonia cariosa (Ach.) Spreng. Cladonia cenotea (Ach.) Schaer. Cladonia chlorophaea (Flk.) Zopf. Cladonia coccifera (L.) Willd. Cladonia coniocraea (Flk.) Vain. Cladonia deformis Hoffm. Cladonia gracilis (L.) Willd.

Cladonia macilenta Hoffm. var. squamigera Vain. Cladonia macilenta var. stiracella (Ach.) Sandst. Cladonia mitis Sandst. Cladonia nemoxyna (Ach.) Nyl. Cladonia rangiferina (L.) Web. Cladonia silvatica (L.) Rabh. Climacium dendroides L. Collema furfuraceum Ach. Comarum palustre L. Corylus avellana L. Cotoneaster melanocarpa Medik. Cyphelium Notarisii (Tul.) Blomb. et Cyphelium tigillare Ach. Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Dianthus acicularis Fisch. Digraphis arundinacea (L.) Trin. Drepanocladus aduncus (Hedw.) Moenk. Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. Dryopteris cristata (L.) A. Gray.
Dryopteris filix-mas (L.) Schott.
Dryopteris fragrans (L.) Schott.
Dryopteris Linnaeana C. Christ.
Dryopteris phegopteris (L.) C. Christ.
Dryopteris spinulosa (Müll.) O. Kuntze.
Dryopteris thelyuteris (L.) A. Gray. Dryopteris thelypteris (L.) A. Gray. Echinops ritro L. Elodea canadensis Rich. et Michx. Equisetum arvense L. Equisetum palustre Ldb. Equisetum silvaticum L. Empetrum nigrum L. Eriophorum vaginatum L. Euonymus verrucosa Scop. Evernia divaricata (L.) Ach. Evernia mesomorpha Nyl. Evernia prunastri (L.) Ach. Festuca silvatica (Poll.) Vill. Festuca sulcata Hack. Festuca supina Schur. Filipendula hexapetala Gilib. Filipendula ulmaria Max. Fomes fomentarius (L. ex Fr.) Gill. Fomitopsis pinicola (Swex. Fr.) Karst. Fragaria viridis Duch. Frangula alnus Mill. Galatella Hauptii (Ldb.) Lindl. Galatella punctata (W. et K.) Nees ab Esenb. Galium aparine L. Galium palustre L. Galium verum L. Genista tinctoria L Gentiana cruciata L. Geranium silvaticum L. Geum rivale L. Goodyera repens (L.) R. Br. Gypsophila altissima L. Gypsophila uralensis Less. Gyrophora deusta (L.) Ach. Gyrophora proboscidea (L.) Ach. Haematomma ventosum (L.) Mass. Helodium lanatum Brot. Heracleum sibiricum L. Hieracium echioides Lumm. Hieracium virosum Pall. Hylocomium splendens (Bill.) Braeur.

Hypericum elegans Steph. Homalia tricomanoides (Schreb.) Bryol. Hydrocharis morsus ranae L. Hylocomium splendens (Hedw.) Br. et Sch. Impatiens noli-tangere L. Inula hirta L. Juniperus communis L. Koeleria gracilis Pers. Larix sibirica Ldb. Larix Sukaczewii Dylis. Ledum palustre L. Lecania dimera (Nyl.) Th. Er. Lecanora allophana (Ach.) Rohl. Lecanora badia (Hoffm.) Ach. Lecanora carpinea (L.) Vain. Lecanora cateilea (Ach.) Mass. Lecanora chlarona (Ach.) Nyl. Lecanora coilocarpa (Ach.) Nyl. Lecanora cupreoatra Nyl. Lecanora distans (Pers.) Nyl. Lecanora Hageni Ach. Lecanora leptyrodes (Nyl.) Nills. Lecanora pinastri (Schaer) H. Magn. Lecanora polytropa (Ehrh.) Rabh. Lecanora varia (Ehrh.) Ach. Lecidea cyanea (Ach.) Röhl. Lecidea flavocoerulescens (Hornem.) Ach. Lecidea globularis (Ach.) Nyl. Lecidea glomerulosa (D. C.) Steud. Lecidea scalaris Ach. Lecidea symmicta Ach. Lecidea vernalis Ach. Ledum palustre L. Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl. Leptorhaphis epidermis (Ach.) Th. Fr. Linnaea borealis L. Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. Lonicera coerulea L. Lycopus europaeus L. Lysimachia vulgaris L. Majanthemum bifolium (L.) F. Schm. Medicago falcata L. Mentha arvensis L. Menyanthes trifoliata L. Mnium affine Bland. Mnium cinclidioides Blytt. Mnium cuspidatum (Schreb.) Leyss. Myosotis palustris Roth. Nasturtium amphybium Br. Neckera pennata Hedw. Nephroma articum (L.) Torss. Nephroma parile Ach. Nephroma resupinatum (L.) Ew. Ochrolechia parella (L.) Mass. Onobrychis arenaria (Kit.) DC. Onosma simplicissimum L. Orchis maculata L. Orostachys spinosa (L.) Meyer. Oxalis acetosella L. Oxycoccus microcarpus Turz. Pannaria lanuginosa (Hoff.) Szat. Parmeliopsis aleurites (Ach.) Nyl. emend. Parmeliopsis ambiqua (Wulf.) Nyl. Parmelia aspera Mass Parmelia austerodes Nyl. (syn obscurascens (Bitt) A. Z.) Parmelia Bitteri Lynge. Parmelia Bitteriana A. Z.

Parmelia caperota (L.) Ach. Parmelia centrijuga (L.) Ach. Parmelia conspurcatà (Schaer.) Vain. Parmelia exasperatula Nyl. Parmelia fuliginosa (Fr.) Nyl. Parmelia furfuracea (L.) Ach. Parmelia molliuscula Nyl. Parmelia olivacea (L.) Nyl. Parmelia omphalodes (L.) Ach. Parmelia physodes forma. Parmelia physodes (L.) Ach. Parmelia saxatilis (L.) Ach. Parmelia subaurifera Ńyl. Parmelia sulcata Tayl. Parmelia tiliacea (Hoffm.) Ach. emend. Parmelia tubulosa (Schaer.) Bitt. Parmelia vittata (Ach.) Nyl. Pedicularis uralensis Vved. Peltigera canina (L.) Willd. Peltigera malacea (Ach.) Funck. Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm.
Peltigera venosa (L.) Baumg.
Pertusaria arborea (Kreyr.) A. Z. Pertusaria stalactizoides Sav. Petasites spurius Rchb. Phellinus igniarius (L. ex Fr.) Quel. Phlox sibirica L. Physcia aipolia (Ehrh.) Hampe emend. Physcia caesia (Hoffm.) Hampe. Physcia ciliata (Hoffm.) Du Rietz. Physcia grisea (Lam.) A. Z. Physcia grisea var. detersa (Nyl.) Lynge. Physcia grisea var. semifarrea (Vain) Lynge. Physcia orbicularis (Neck.) Pötsch emend. Du Rietz. Physcia pulverulenta (Schreb.) Hampe. Physcia pulverulenta var. angustata Nyl. Physcia stellaris (L.) Nyl. emend. Harm. Physcia tenella D. C. emend. Bitter. Physcia tribacia (Ach.) Nyl. Picea obovata Ldb. Pimpinella saxifraga L. Pinus sibirica (Rupr.) Mayr. Pinus silvestris L. Piptoporus betulinus (Bull. ex Fr.) Karst. Pleurozium Schreberi (Brid.) Mitt. Poa angustifolia L. Poa palustris L. Polygala comosa Schkuhr. Polygonum amphibium L. Polytrichum commune Hedw. Polytrichum strictum Banks. Populus nigra L. Populus tremula L. Potentilla anserina L. Potentilla arenaria Borkh. Potentilla humifusa Willd. Prunus racemosa (Lam). Gilib. Pulsatilla patens (L.) Mill. Pyrola rotundifolia L. Quercus robur L. Ramalina farinacea (L.) Ach. Ramalina sinensis atta. Ramischia secunda (L.) Garcke. Ranunculus repens L. Rhacomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. Rhacomitrium microcarpum (Hedw.) Brid.

Rhizocarpon chionophilum Th. Fr. Rhizocarpon concretum (Dav.) Vain. Rhizocarpon geographicum (L.) DC. Rhizocarpon viridiatrum (Flk.) Korb. Rhytidiadelphus triquetrus (L.) Warnst. Ribes nigrum L. Rinodina sophodes (Ach.) Hellb. Rubus arcticus L. Rubus chamaemorus L. Rubus idaeus L. Rubus saxatilis L. Salix alba L. Salix arctica Poll. Salix cinerea L. Salix glauca L. Salix lanata L. Salix lapponum L. Salix nummularia Anderss. Salix pentandra L. Salix phylicifolia L. Salix reticulata L. Salix triandra L. Salix viminalis L Salvia stepposa Shost. Sanicula europaea L. Schiwerekia podolica Andrz. Scorzonera austriaca Willd. Scorzonera purpurea L. Scutellaria altissima L. Scutellaria galericulata L. Scutellaria oxyphylla Juz. Seseli Ledebourii G. Don. Solanum dulcamara L. Sorbus aucuparia L. Sorbus sibirica Hedl. Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. Sphaerophorus fragilis (L.) Pers. Sphagnum angustifolium C. Jens. Sphagnum centrale C. Jens. Sphagnum Girgensohnii Russ. Sphagnum Warnstorfii Russ. Stachys palustris L. Stachys silvatica L. Stellaria holostea L. Stereodon arcuatus Lindl. Stereocaulon alpinum Laur. Stereocaulon paschale (L.) Fr. Stipa capillata L. Stipa Joannis Cel. Stipa Korshinskyi Roshev. Stipa Lessingiana Trin. et. Rupr. Stipa sareptana Becker. Stipa stenophylla Czern. Stipa Zalesskii Wilensky. Tanacetum millefolium (L.) Tzvel. Taraxacum officinale Web. Thelycrania alba (L.) Pojark. Thuidium delicatulum (Hedw.) Mitt. Thuidium tamariscifolium Lindb. Thymus sp. L. Tilia cordata Mill. Tragopogon orientalis L. Trientalis europaea L. Trifolium montanum L. Ulmus laevis Pall. Ulmus scabra Mill. Umbilicaria pennsylvanica Hoffm. Umbilicaria pustulata (L.) Hoffm. Urtica dioica L.

Usnea barbata (L.) Hoffm.
Usnea cavernosa Tuck.
Usnea comosa (Ach.) Vain.
Usnea dasypoga (Ach.)
Usnea dasypoga (Ach.) Hornem. emend.
Mot.
Usnea florida (L.) G. H. Web. subsp.
euflorida Mot.
Usnea hirta (L.) G. H. Web. emend. Mot.
Usnea plicata Hoffm.
Usnea sorediifera Mot.
Usnea sublaxa Vain.

Valeriana officinalis L.
Vaccinium myrtillus L.
Vaccinium uliginosum L.
Vaccinium vitis idaea L.
Verbascum phoeniceum L.
Veronica incana L.
Veronica longifolia L.
Veronica spicata L.
Viola epipsila Ldb..
Viola sp.
Xanthoria substellaris (Ach.) Vain.
Xylographa abietina (Pers.) A. Z.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
П. Л. Горчаковский. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и при-	•
легающих равнин	3
Н. П. Ромахина. О сезонной динамике горностепных растительных сооб-	J
ществ хребта Ирендык (Южный Урал)	33
М. М. Сторожева. Согры долины реки Камы и их эволюция	51
С. Г. Шиятов. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных	01
	81
редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал)	
С. А. Мамаев. Грубокорая сосна в лесах Пермской области	97
H. K. Дексбах. Распространение элоден канадской (Elodea canadensis Rich.	
et Michx.) на Урале и в Западной Сибири и ее хозяйственное значение	107
Е. А. Селиванова-Городкова. Эпифитные лишайники как дополнительный	
корм для диких копытных на Южном Урале	113
С. А. Мамаев. Биологические особенности пыльцы сосны из различных районов	
Урала	121
Указатель латинских названий растений, упомянутых в тексте	135
в казатель латинских названии растении, упомянутых в тексте	100

Редакторы изд-ва И. А. Кучерова, М. С. Эбергардт

Техн. редактор М. З. Пальмин

Корректор А. В. Афонига

РИСО УФАН СССР № 44/2 (17) Сдано в набор 15/VII 1964 г. НС22026 Подписано к печати 13/II 1965 г. Печ. л. 8,75+1 вкл. Уч.-изд. л. 12,32 Формат бум. $70 \times 108^{1}/_{16}$ Заказ 558 Цена 86 коп.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Стра-	Строка	Напечатано	Следует читать
7 [°] 61 129	18-я снизу 15-я снизу 7-я снизу	лесных островков E2Б+С+О размеров пыльцевых зерен наблюдается внутри популяции	лесных островков на водоразделах и 8E2Б+С+О наблюдается внутри популяции по размеру пыльцевых зерен