

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

*Журнал выходит 6 раз в год
Год издания первый*

ЭКОЛОГИЯ

№ 5



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
1970

УДК 581.524.3

РАННИЕ СТАДИИ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА НОВЕЙШЕМ АЛЛЮВИИ В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ р. УРАЛ

П. Л. Горчаковский, Н. В. Пешкова

Установлены основные закономерности формирования травянистых растительных сообществ на первоначальных этапах зарастания молодого аллювия в долине крупной реки на южной окраине степной зоны. Показано, что зарастание аллювия происходит по двум генетическим (сукцессионным) рядам в зависимости от характера субстрата. Прослежены изменения состава и структуры сообществ в ходе сукцессий.

Раскрытие закономерностей формирования и развития растительных сообществ — одна из основных проблем современной геоботаники. В рамках этой проблемы важное место занимает исследование сукцессий растительности на первично свободном субстрате — новейшем речном аллювии, ледниковых моренах, обнажениях коренных горных пород, песчаных дюнах, излившейся вулканической лаве и т. п. В ходе сукцессий можно проследить, как происходит отбор растений и приспособление их к совместному существованию в определенных условиях среды, как осуществляется изменение среды под влиянием растительности, формируется почва и как постепенно вырабатываются состав и структура сообществ, наиболее соответствующие меняющимся, но относительно устойчивым на определенных этапах, условиям местообитания.

Смены растительности, происходящие в речной пойме по мере отложения аллювия и углубления речного русла, уже стали одним из классических примеров сукцессий (в широком смысле этого слова), вошедшим как в учебную, так и в научную литературу по фитоценологии (Weaver and Clements, 1938; Шенников, 1964 и др.). В самой общей форме характер сукцессий в речных поймах умеренной области северного полушария (от несомкнутых травянистых сообществ к зарослям кустарниковых ив и пойменным лесам) уже достаточно выяснен (Лесков, 1940). Однако исследователи пойм обычно сосредоточивали свое внимание на лугах, представляющих наибольшую кормовую ценность, и очень мало, а чаще всего совсем не затрагивали инициальные стадии сукцессий.

РАЙОН, МЕТОДИКА И ОСНОВНОЙ МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЙ

В статье излагаются результаты проведенного авторами изучения начальных стадий сукцессий растительности на новейшем аллювии среднего течения р. Урал на участке от с. Бурлино (120 км выше г. Уральска) до с. Серебряково (25 км ниже г. Уральска).

На этом участке к долине р. Урал на правобережье местами подступает Общий Сырт, а на левобережье — Предуральская возвышенность (Подуральское плато по терминологии некоторых авторов), у их южного подножия расположен Предсыртовый уступ, постепенно переходящий значительно южнее в Прикаспийскую низменность (Федорович, 1969; Котин, 1967). В долине выражено 3—4 террасы (Москалева, 1958). Пойма имеет в среднем ширину от 6 до 8 км; она освобождается от паводковых вод во второй декаде июня, а в многоводные годы — в начале июля.

По наблюдениям В. В. Иванова (1958), южная граница степей в этом районе идет от пос. Шильная Балка к пос. Скворкино на р. Урал (приблизительно в 50 км южнее г. Уральска), затем огибает оз. Челкар в 15—20 км южнее его и далее направляется к с. Джамбейты. Таким образом, наши исследования проводились в южной

части степной зоны близ ее границы с полупустыней. Однако высокая часть поймы на этом отрезке долины р. Урал облесена. Здесь произрастают тополевики (доминанты *Populus nigra* и *P. alba*), ветловники (доминант *Salix alba*), вязовники (доминант *Ulmus laevis*), а местами в северной части характеризуемого отрезка реки — дубянки (доминант *Quercus robur*). В пониженных участках поймы распространены заросли кустарниковых ив (*Salix triandra*, *S. rossica*, *S. purpurea*). Хотя р. Урал на исследованном участке пересекает степи Западного Казахстана, растительность ее долины имеет ясно выраженный европейский характер, на что в свое время обратил внимание Н. В. Павлов (1948).

Для изучения растительности было заложено 22 профиля 10-метровой ширины. Учитывая, что растительные сообщества аллювия тянутся, как правило, узкими лентами параллельно руслу, профили располагались от уреза воды в сторону коренного берега перпендикулярно границам сообществ, расчленялись на отрезки с относительно однородной растительностью. В пределах каждого отрезка закладывались учетные площадки размером 10×10 м, на которых производилось описание растительности. Общее число таких учетных площадок — 61. Стадии сукцессионных рядов первоначально выделялись в поле. В дальнейшем, при группировании описаний, проводилась проверка (на основе флористического сходства) правильности выделения стадии. Для этого описания, предположительно относящиеся к одной и той же сукцессионной стадии, сравнивались попарно с целью установления степени флористической общности — по методике, предложенной Т. Фреем (Freu, 1966) как усовершенствование метода Чеканского. Для изучения структуры растительных сообществ в пределах основных учетных площадок закладывались более мелкие площадки размером 1 м^2 или 1 дм^2 (всего 2 400 площадок). Проективное покрытие определялось с помощью сеточки Раменского.

Объектом исследования явились ранние стадии сукцессий растительности на новейшем аллювии (пляжевая или низкая поймы) — сообщества, в составе которых господствуют травянистые растения, но имеется небольшое количество всходов и подростов ив и тополей. Эти сообщества в дальнейшем сменяются зарослями кустарниковых ив, ветловников (с господством *Salix alba*) и тополевиками (доминанты — *Populus nigra* и *P. alba*).

ТИПЫ СУБСТРАТА И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЯДЫ СУКЦЕССИИ

Участки пляжевой поймы в среднем течении р. Урал обычно имеют форму неправильного полуэллипса: длина их 200—500 м, ширина 50—150 м. Каждый такой участок можно расчленить (сверху вниз по

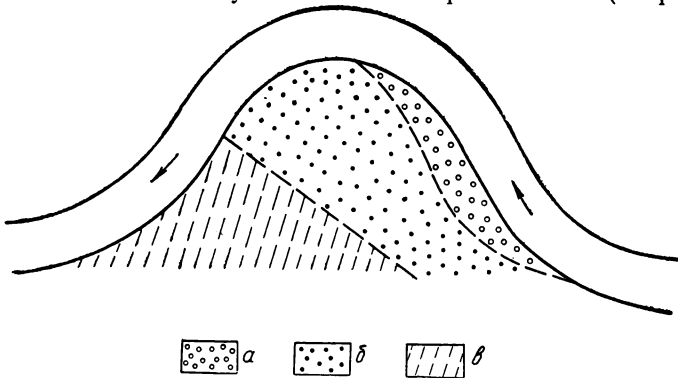


Рис. 1. Закономерности распределения наносов на аллювиальных сегментах в среднем течении р. Урал:
а — крупнопесчано-галечниковые; б — песчаные; в — илесто-глинисто-мелкопесчаные.

течению реки) на три зоны (рис. 1), различающиеся по типу наносов и характеру зарастания.

I. Крупнопесчано-галечниковые наносы верхней части пляжа. Узкий валик крупного песка, мелкой и средней гальки (более выражен в местах, где к руслу близко подступает Общий Сырт).

II. Песчаные наносы средней части пляжа. На расстоянии до 10 м от линии уреза воды аллювиальные наносы обычно трехслойны:

сверху залегают мелкопесчаный, затем илистый и далее крупнопесчаный аллювий. В более удаленных от русла местах выражены только два слоя: мелкопесчаный и крупнопесчаный аллювий.

III. **Илисто-глинисто-мелкопесчаные наносы нижней части пляжа.** Наносы здесь чаще всего двухслойны: сверху залегают прослойка илистых и глинистых частиц с примесью мелкого песка, а глубже залегают песок.

Верхняя (по течению реки) зона крупнопесчано-галечниковых наносов в изученном районе обычно выражена слабо, занимает небольшую

Таблица 1

Типы зарастания участков пляжевой поймы (отложений новейшего аллювия) в среднем течении р. Урал

Участок пляжевой поймы (по течению)	Тип аллювиальных наносов	Сукцессионные ряды травянистых сообществ	Стадия		
			I	II	III
Верхний	Галечниково-крупнопесчаный	Травянистой растительности нет	—	—	—
Средний	Песчаный	Псаммоксерофитный	Гигромезофитноразнотравные группировки	Скрытницево-верблюдовые заросли (<i>Corispermum marschallii</i> + <i>Crypsis alopecuroides</i>)	Кумарчиково-верблюдовые заросли (<i>Corispermum marschallii</i> + <i>Agriophyllum arenarium</i>)
Нижний	Илисто-глинисто-мелкопесчаный	Галомезофитный	Гигромезофитноразнотравные группировки	Скрытницевые заросли (<i>Crypsis alopecuroides</i>)	—

площадь, иногда совсем отсутствует. Травянистой растительности на таких наносах нет, изредка встречается лишь подрост осокоря (*P. nigra*). Ареной формирования и сукцессий первичных растительных сообществ служат, главным образом, песчаные наносы средней части пляжа и илисто-глинисто-мелкопесчаные наносы нижней части пляжа. Сукцессии травянистых сообществ проходят здесь по двум типам — псаммоксерофитному и галомезофитному; первый из них реализуется на песчаных наносах, а второй — на илисто-мелкопесчаных (табл. 1).

Псаммоксерофитный сукцессионный ряд состоит из трех стадий.

1) Гигромезофитноразнотравные группировки. В них более высоким обилием и константностью выделяются *Chenopodium rubrum* и *Crypsis alopecuroides*, имеется подрост *Populus nigra*, *Salix alba*.

2) Скрытницево-верблюдовые заросли (доминант *Corispermum marschallii*, кондоминант *Crypsis alopecuroides*).

3) Кумарчиково-верблюдовые заросли (доминант *Corispermum marschallii*, кондоминант *Agriophyllum arenarium*).

Галомезофитный ряд включает две стадии.

1) Гигромезофитноразнотравные группировки (доминанты — *Chenopodium rubrum* и *Crypsis alopecuroides*, имеется под-рост *Salix alba*).

2) Скрытницевые заросли (с доминированием аллювиальнофильного галомезофита *Crypsis alopecuroides*).

О времени, в течение которого сообщества, относящиеся к тем или иным стадиям сукцессий, существуют на том или ином участке пляжевой поймы, можно судить по возрасту самосева и подроста осокоря (*Populus nigra*). Всходы этого дерева обычно появляются на новейшем аллювии через три года после того, как он поднимается над меженным уровнем реки. В дальнейшем происходит интенсивный отпад молодых экземпляров осокоря, но часть их сохраняется и на следующих стадиях сукцессий травянистых сообществ. На основании дендрохронологических данных было установлено, что в обоих сукцессионных рядах первая стадия (гигромезофитноразнотравные группировки) длится 5—8 лет. В галомезофитном ряду продолжительность второй стадии равна 7—8 годам. Вторая и третья стадии псаммоксерофитного ряда существуют приблизительно по 5—6 лет каждая.

Таким образом, со времени появления травянистых сообществ на молодом аллювии до их полной смены зарослями кустарниковых ив и осокорника на илесто-глинисто-мелкопесчаном субстрате обычно проходит 12—16 лет, а на песчаном — 15—20 лет. Однако одновременно с гибелью травянистых сообществ на значительно приподнявшихся над меженью участках пляжевой поймы (на контакте с прирусловьем) в других местах появляется молодой аллювий, представляющий собой благоприятный субстрат для поселения травянистых растений.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ МОЛОДОГО АЛЛЮВИЯ

Путем закладки 61 учетной площадки размером по 100 м² каждая было установлено, что травянистые сообщества молодого аллювия среднего течения р. Урал слагаются 69 видами сосудистых растений. Из них в галомезофитном ряду встречается 42 вида, а в псаммоксерофитном — 59 видов. Присутствие, обилие и константность видов в различных стадиях сукцессионных рядов показаны в табл. 2.

Травянистые сообщества новейшего аллювия по составу флоры связаны с первичной и нарушенной зональной растительностью прилегающих к р. Урал равнин и возвышенностей, а также с растительностью других частей поймы. Некоторая специфичность выражается в том, что в составе сообществ второй и третьей стадий псаммоксерофитного ряда имеются, а иногда и выступают в роли доминантов или кондоминантов, растения, распространенные на плакорах значительно южнее, но на данной широте встречающиеся лишь в пределах поймы (*Corispermum marschallii*, *Agriophyllum arenarium*, *Tournefortiasibirica*, *Salsola ruthenica* ssp. *pestifer*). Эти сообщества как бы предваряют на молодом песчаном аллювии юга степной зоны плакорную растительность песчаных пустынь, распространенных значительно южнее.

Пустынные псаммофиты, вероятно, проникли в этот район в результате постепенного расселения с юга по приречным пескам. Кроме того, если учесть, что несколько выше исследованного нами участка русла р. Урал в эту реку впадают реки Утва и Илек, берущие начало в полупустынных районах, то не исключена возможность заноса семян псаммофитов и речными водами.

Таблица 2

Флористический состав травянистых растительных сообществ на ранних этапах зарастания речного аллювия

№ п. п.	Названия растений	Обилие и (в скобках) константность, %				
		Галомезофитный ряд		Псаммоксерофитный ряд		
		Стадии		Стадии		
		I	II	I	II	III
1	<i>Agriophyllum arenarium</i> M. B.	—	—	—	—	sp.—cop. ₁ (85)
2	<i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	—	sol. (10)	—	—	—
3	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	—	—	sol. (7)	—	—
4	<i>Artemisia abrotanum</i> L.	sol. (8)	sol. (20)	sol. (20)	sol. (30)	sol. (38)
5	<i>A. campestris</i> L.	—	—	—	sol. (30)	sol. (38)
6	<i>A. dracunculus</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
7	<i>Astragalus contortuplicatus</i> L.	sol. (8)	—	sol. (7)	—	sol. (8)
8	<i>Atriplex hastata</i> L.	sol. (46)	sol. (20)	sol. (53)	sol. (10)	—
9	<i>A. litoralis</i> L.	sol. (31)	sol. (40)	sol. (27)	sol. (40)	—
10	<i>Bidens tripartita</i> L.	sol.—sp. (38)	sol. (60)	sol. (53)	—	—
11	<i>Bolboschoenus compactus</i> (Hoffm.) Drob.	sol. (8)	sol. (20)	sol. (13)	—	—
12	<i>B. maritimus</i> (L.) Palla	sol.—sp. (38)	—	sp. (27)	—	—
13	<i>Butomus umbellatus</i> L.	—	—	sol. (7)	—	—
14	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	—	sol. (10)	—	—	—
15	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	sol. (8)	—	sol. (7)	—	—
16	<i>Chenopodium acerifolium</i> Andrz.	sol. (23)	sol. (20)	sol.—sp. (27)	sol.—sp. (60)	sol. (38)
17	<i>Ch. glaucum</i> L.	—	—	—	sol. (20)	—
18	<i>Ch. polyspermum</i> L.	sol. (8)	sol. (10)	sol. (7)	—	—
19	<i>Ch. rubrum</i> L.	sp. (100)	sol. (80)	sp. (93)	sol. (60)	—
20	<i>Corispermum marschallii</i> Stev.	—	—	—	cop. ₁ —cop. ₂ (100)	cop. ₁ (100)
21	<i>Crypsis alopecuroides</i> (Pill. et Mitt.) Schrad.	sp. (100)	cop. ₁ (100)	sp. (80)	sp. (100)	—
22	<i>Cynanchum acutum</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
23	<i>Digraphis arundinacea</i> (L.) Trin.	—	—	sol. (7)	—	—
24	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Roem. et Schult.	sol. (15)	sol. (60)	sol. (40)	sol. (30)	sol. (8)
25	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br.	sol. (8)	—	—	—	—
26	<i>Equisetum heleocharis</i> Ehrh.	—	—	sol. (7)	—	—
27	<i>Eragrostis suaveolens</i> Beck.	sol. (77)	sol. (40)	sol. (20)	sol. (60)	sol. (23)

Табл. 2 (продолжение)

№ п. п.	Название растений	Обилие и (в скобках) константность, %				
		Галомезофитный ряд		Псаммоксерофитный ряд		
		Стадии		Стадии		
		I	II	I	II	III
28	<i>Erigeron canadensis</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
29	<i>Euphorbia borodinii</i> Sambuk	—	—	—	—	sol. (15)
30	<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
31	<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	—	sol. (10)	sol. (7)	—	—
32	<i>Herniaria glabra</i> L.	—	sol. (30)	—	sol. (10)	sol. (23)
33	<i>Inula britannica</i> L.	sol. (8)	sol. (20)	—	—	—
34	<i>Juncus gerardi</i> Loisel.	sol.—sp. (23)	sol. (30)	sol. (20)	—	—
35	<i>Lythrum virgatum</i> L.	—	sol. (20)	sol. (7)	—	—
36	<i>Matricaria inodora</i> L.	—	sol. (20)	sol. (7)	—	—
37	<i>Melilotus albus</i> Desr.	—	sol. (40)	sol. (13)	sol. (10)	sol. (15)
38	<i>Mulgedium tataricum</i> DC.	sol. (8)	—	sol. (13)	sol. (30)	—
39	<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichb.	—	—	sp. (7)	—	sol. (8)
40	<i>Plantago major</i> L.	sol.—sp. (15)	sol. (80)	sol. (27)	—	—
41	<i>Polygonum amphibium</i> L. f. <i>terrestre</i> Leyss.	sol. (15)	—	sol. (7)	—	—
42	<i>P. aviculare</i> L.	—	—	sol. (7)	sol. (20)	sol. (31)
43	<i>P. nodosum</i> Pers.	sol.—sp. (38)	sol. (80)	sol. (40)	sol. (20)	—
44	<i>Populus alba</i> L.	—	—	sol. (7)	—	—
45	<i>P. nigra</i> L.	sol.—sp. (54)	sol. (20)	sp. (60)	sol.—sp. (50)	sol. (46)
46	<i>Potentilla bifurca</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
47	<i>P. supina</i> L.	sol. (15)	sol. (30)	sol.—sp. (13)	sol. (20)	—
48	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	sol. (8)	—	—	—	—
49	<i>Rorippa brachycarpa</i> (C. A. Mey) Woronov	—	sol. (10)	—	—	—
50	<i>Rumex confertus</i> Willd.	sol. (8)	—	—	—	—
51	<i>R. ucrainicus</i> Fisch.	sol. (46)	sol. (50)	sol. (47)	sol. (20)	—
52	<i>Salix alba</i> L.	sp. (54)	sol. (50)	sp. (47)	sol. (50)	sol. (8)
53	<i>S. purpurea</i> L.	—	—	sol. (7)	—	—
54	<i>S. rossica</i> Nas.	sp. (8)	—	—	—	—
55	<i>S. triandra</i> L.	—	—	sol. (7)	—	—

Табл. 2 (окончание)

№ п. п.	Название растений	Обилие и (в скобках) константность, %				
		Галомезофитный ряд		Псаммоксерофитный ряд		
		Стадии		Стадии		
		I	II	I	II	III
56	<i>Salsola ruthenica</i> Iljin. ssp. <i>pestifer</i> Nels	—	—	—	sol. (10)	sol. (46)
57	<i>Scirpus lacustris</i> L.	sol. (8)	—	sol. (7)	—	—
58	<i>S. triquetus</i> L.	sol. (8)	sol. (10)	—	—	—
59	<i>Senecio jakobaea</i> L.	—	—	—	sol. (10)	—
60	<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	—	—	—	—	sol. (15)
61	<i>Silene procumbens</i> Murr.	—	—	—	—	sol. (23)
62	<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	—	—	—	—	sol. (8)
63	<i>Sonchus arvensis</i> L.	sol. (8)	sol. (10)	—	—	—
64	<i>Sparganium polyedrum</i> Asch. et Gr.	—	—	sp. (7)	—	—
65	<i>Tamarix laxa</i> Willd.	—	—	sol. (7)	—	—
66	<i>Tournefortia sibirica</i> L.	—	—	—	—	sol. (15)
67	<i>Tussilago farfara</i> L.	sp. (8)	—	sol. (13)	—	—
68	<i>Typha angustifolia</i> L.	sol. (23)	—	—	—	—
69	<i>Xanthium strumarium</i> L.	sol. (8)	sol. (30)	sol. (20)	sol. (50)	sol. (46)
	Количество учетных площадок	13	10	15	10	13
	Число видов в отдельных стадиях	34	30	41	23	26

Гигромезофитноразнотравные группировки (первые стадии) обоих генетических рядов и лисохвостовидноскрытницевоы заросли (вторая стадия) галомезофитного ряда по набору прибрежноводных и луговых растений близки к лиманным сообществам Заволжья и Западного Казахстана (см. флористические списки в работах А. Д. Фурсаева, А. Д. Щеголевой и И. Б. Миловидовой, 1956; Ф. Я. Левиной, 1956, 1957; В. В. Иванова, 1958), хотя набор видов в этих группах несколько обеднен по сравнению с лиманами.

Присутствие галомезофитов на молодом аллювии, вероятно, является следствием близости солоноватых грунтовых вод и привноса растворенных солей некоторыми притоками р. Урал (Утвой, Илеком и др.).

Группа рудеральных растений на новейшем аллювии среднего течения р. Урал представлена теми же видами, что и на плакорных местобитаниях (где такие растения чаще всего произрастают на нарушенных выпасом участках).

Состав группы аллювиофилов в основных чертах сходен с составом этой группы в сообществах первых стадий зарастания новейшего

островного аллювия в среднем течении Волги (см. списки в работе М. И. Фирсовой, 1952).

Интересно, что *Petasites spurius*, выступающий в более северных районах (напр., в бассейне р. Белой и в верхней части долины р. Урал) в роли пионера при зарастании песчаных пляжей, в районе наших исследований активного участия в заселении песчаного аллювия не принимает, непосредственно в воде не растет, а встречается изредка на песке, несколько обильнее в некотором удалении от кромки воды, причем жизнеспособность его здесь явно ослаблена. По-видимому, основным фактором, ограничивающим распространение этого вида в среднем течении р. Урал, является более длительное затопление молодого аллювия в период весеннего половодья, но, быть может, некоторое значение имеет и солоноватость грунтовых вод.

СТЕПЕНЬ СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ СУКЦЕССИОННЫХ РЯДОВ ПО ФЛОРИСТИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Общими для всех стадий как псаммоксерофитного, так и галомезофитного рядов являются лишь такие аллювиофилы, как *Artemisia abrotanum*, *Chenopodium acerifolium*, *Fragrostis suaveolens*, рудеральные — *Echinochloa crus-galli*, *Xanthium strumarium*, а также подрост поймовыносливых древесных растений *Salix alba* и *Populus nigra* (всего 7 видов). 31 вид присутствует в альтернативных рядах хотя бы на одной из стадий, причем наибольшая флористическая общность прослеживается между первыми стадиями — гигромезофитноразнотравными группировками (26 общих видов). Флористическое сходство инициальных группировок псаммоксерофитного и галомезофитного рядов объясняется нивелирующим воздействием ведущих экологических факторов — длительного затопления и избыточного увлажнения, тогда как различия в механическом составе отступают на второй план. Однако в дальнейшем, в ходе сукцессий, все резче выступают экологические различия субстратов, что сопровождается значительной дифференциацией сообществ как по составу, так и по структуре.

Сопоставление более продвинутых второй стадии галомезофитного ряда и третьей стадии псаммоксерофитного по флористическому составу показывает, что они имеют лишь 9 общих видов. Абсолютно специфичны для третьей стадии псаммоксерофитного ряда (то есть не встречаются ни в одной из стадий других рядов) 11 видов: *Agriophyllum arenarium*, *Artemisia dracunculus*, *Cynanchum acutum*, *Erigeron canadensis*, *Euphorbia borodinii*, *Glycyrrhiza glabra*, *Potentilla bifurca*, *Setaria viridis*, *Silene procumbens*, *Sisymbrium loeselii* и *Tournefortia sibirica*; относительно специфичны (то есть отсутствуют в сравниваемой стадии альтернативного ряда, но встречаются на какой-либо другой стадии того или иного ряда) 5 видов: *Astragalus contortuplicatus*, *Corispermum marschallii*, *Petasites spurius*, *Polygonum aviculare* и *Salicola ruthenica* ssp. *pestifer*. Во второй стадии галомезофитного ряда имеется лишь два абсолютно специфичных вида — *Agropyron repens* и *Calamagrostis epigeios*, а относительно специфичны для нее следующие 18 видов: *Atriplex hastata*, *A. litoralis*, *Bidens tripartita*, *Bolboschoenus compactus*, *Chenopodium polyspermum*, *Ch. rubrum*, *Crypsis alopecuroides*, *Gnaphalium uliginosum*, *Juncus gerardi*, *Lythrum virgatum*, *Matricaria inodora*, *Plantago major*, *P. nodosum*, *Potentilla supina*, *Rorippa brachycarpa*, *Rumex ucrainicus*, *Scirpus triqueter* и *Sonchus arvensis*.

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ В ХОДЕ СУКЦЕССИИ

Гигромезофитноразнотравные группировки первых стадий сукцессий рассмотренных рядов неопределенны по составу, явного доминирования тех или иных видов в них не наблюдается. Сообщества последующих стадий при сравнении отдельных пробных площадей не группируются в четко очерченные ассоциации, а образуют непрерывный ряд варьирования. Поэтому для них более подходит наименование зарослей.

Проследим, какие изменения происходят во флористическом составе сообществ отдельных генетических рядов в ходе сукцессий (табл. 3).

Таблица 3
Динамика числа видов в ходе сукцессий

Ряд	Галомезофитный		Псаммоксерофитный		
	I	II	I	II	III
Стадия					
Общее число видов в серийных сообществах	34	30	41	23	26
Изменение числа видов при переходе к последующей стадии	остается	22	17	13	
	выпадает	12	24	10	
	внедряется	8	6	13	

Как видно, в целом число видов по мере сукцессий несколько уменьшается. В псаммоксерофитном ряду при переходе от инициальных группировок к зарослям (вторая и третья стадии) понижается уровень грунтовых вод, возрастает сухость и подвижность субстрата. При этом происходит интенсивное выпадение прибрежноводных (*Butomus umbellatus*, *Sparganium ramosum*, *Ranunculus sceleratus*, *Equisetum heleocharis*, *Polygonum amphibium* f. *terrestre*, *Scirpus lacustris* и др.) и луговых (*Digraphis agudinacea*, *Crypsis alopecuroides* и др.) растений, в то же время сюда внедряются псаммофиты и аллювиофилы песчаных местобитаний (*Agriophyllum arenarium*, *Tournefortia sibirica*, *Corispermum marschallii* и др.).

Изменения, происходящие в галомезофитном ряду при переходе от первой стадии ко второй, менее существенны, так как уровень грунтовых вод понижается незначительно, субстрат остается хорошо увлажненным. Из 34 видов, зарегистрированных в первой стадии, остается во второй 22 вида, выпадает 12, а внедряется 8. В числе выпадающих видов — прибрежноводные гигрофиты (*Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis palustris*, *Typha angustifolia* и др.), а в числе внедряющихся — мезофиты (луговые — *Lythrum virgatum*, *Rorippa brachycarpa*, сорно-рудеральные — *Matricaria inodora*, *Herniaria glabra*, *Melilotus alba* и др.). Становится более обильной *Crypsis alopecuroides*. Сообщества принимают галомезофитный облик. Некоторый оттенок галофитности им придает доминирование *Crypsis alopecuroides* — вида, произрастающего в Казахстане в степной и пустынной зонах обычно в местах с близко

стоящими солонцеватыми грунтовыми водами, а также присутствие *Chenopodium rubrum*, *Atriplex hastata*, *A. litoralis*, *Bolboschoenus compactus*, *Juncus gerardi*, *Rumex ucrainicus*, характерных для солонцеватых лугов и солончаков.

Среднее проективное покрытие в галомезофитном ряду повышается с 30% в первой стадии до 45% во второй стадии, а в псаммоксерофитном ряду

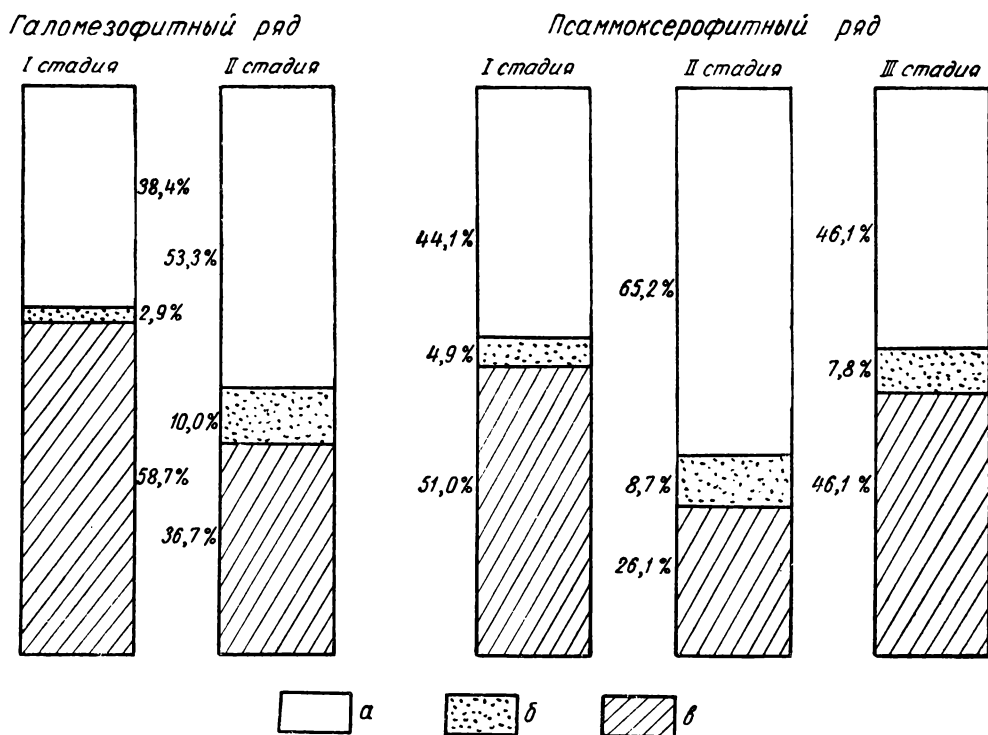


Рис. 2. Изменение соотношения видов с разной продолжительностью жизни в ходе сукцессий:

а — однолетники; б — одно-двулетники и двулетники; в — многолетники.

ном ряду остается почти неизменным (30% в первой стадии, 25% — во второй и 35% — в третьей стадии).

Средняя численность особей на 1 дм² в ходе сукцессий в галомезофитном ряду почти не изменяется (1,18 в первой стадии и 1,06 — во второй), а в псаммоксерофитном ряду несколько возрастает (1,18 в первой, 2,0 — во второй и 1,62 — в третьей стадиях).

Достоверных изменений среднего числа видов на 100 м² площади в ходе сукцессий не обнаружено. В галомезофитном ряду среднее значение числа видов колеблется на разных стадиях от 9 до 11, а в псаммоксерофитном — от 8 до 10.

По мере сукцессий в галомезофитном ряду возрастает (от 12,1 до 26,9%) процент постоянных видов (с константностью от 50 до 100%). В псаммоксерофитном ряду во второй стадии роль постоянных видов увеличивается до 34,8%, а в третьей снова снижается до прежнего уровня (около 11%).

Представляет интерес изменение соотношения видов с разной продолжительностью жизни по мере сукцессий (рис. 2). В галомезофитном

ряду в первой стадии на долю однолетников и одно-двулетников приходится 41%, а во второй — 63%. В псаммоксерофитном ряду в первой стадии однолетники и одно-двулетники составляют 49% видового состава, во второй — 74%, в третьей — 54%.

В более продвинутых стадиях как галомезофитного, так и псаммоксерофитного рядов преобладают однолетники и одно-двулетники. Наибольшую фитоценотическую роль в них играют однолетники, в частности, однолетниками являются *Crypsis alopecuroides* — доминант вто-

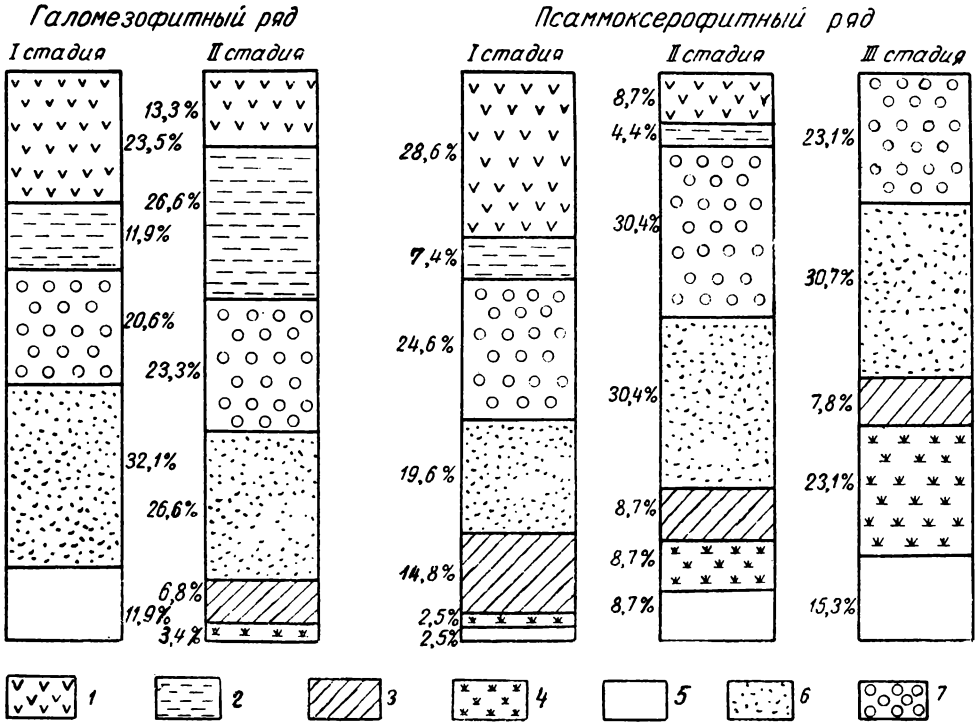


Рис. 3. Изменение соотношения эколого-фитоценологических групп растений в ходе сукцессий:

1 — прибрежноводные; 2 — лугови 3 — лесные; 4 — степни 5 — пустыни 6 — аллювиафилы; 7 — рудеральные.

рой стадии галомезофитного ряда, *Corispermum marschallii* и *Agriophyllum arenarium* — доминанты третьей стадии псаммоксерофитного ряда. Среди многолетников преобладают чуждые рассматриваемым сообществам виды: подрост тополей и ив, сорные растения и т. п. Фитоценотическая роль травянистых многолетников невелика, большинство их характеризуется низкими значениями обилия и константности. Нередко многолетники, поселившись в таких сообществах, отмирают на следующий же год после паводка, если затопление пляжевой поймы было длительным, то есть функционируют как однолетники.

Своеобразная черта ритмики рассматриваемых сообществ — позднее начало вегетации (участки пляжевой поймы освобождаются от паводковых вод в конце июня — начале июля) и сокращенный вегетационный период, особенно в псаммоксерофитном ряду, где во второй и третьей стадиях сукцессий большая часть растений отмирает уже в конце августа. Поэтому сообщества молодого аллювия могут быть с полным основанием названы пойменным эфемеретумом (летне-осенней вегетации).

Что касается соотношения эколого-фитоценологических групп (рис. 3), то в сообществах галомезофитного ряда в первой стадии преобладают аллювиафилы, рудеральные и прибрежноводные виды; за ними следуют в порядке убывания лесные и луговые виды. Во второй стадии появляются степняки, несколько уменьшается роль прибрежноводных, но возрастает участие луговых видов.

В псаммоксерофитном ряду в первой стадии также наиболее многочисленны аллювиафилы, рудеральные и прибрежноводные виды, менее велика роль лесных и луговых, а ничтожна — степных и пустынных видов. Во второй стадии соотношение изменяется за счет уменьшения числа прибрежноводных, луговых и лесных видов, но увеличения степных и пустынных. В третьей стадии полностью выпадают прибрежноводные и луговые виды, но еще более возрастает степень участия растений пустынь и степей.

Для самого начального этапа сукцессий характерно поселение видов, способных быстро колонизировать обнаженный субстрат. В это время первостепенное значение имеет экологический отбор. Затем возрастает сомкнутость сообществ, возникают конкурентные отношения между видами, и отбор происходит в значительной степени на базе конкуренции. Постепенно вырабатываются состав и структура растительных сообществ, наиболее отвечающие условиям местообитания. Однако и само местообитание меняется в ходе сукцессий как под влиянием внешних факторов (отложение илilка, подъем участка поймы над меженим уровнем, углубления реки), так и внутренних (формирование ценоценологической среды), создаваемых самими растениями.

С переломными моментами в ходе постепенного изменения местообитания и растительных сообществ совпадают переходы от одной стадии сукцессии к другой. В галомезофитном ряду переход от первой стадии ко второй — относительно постепенный, тогда как в псаммоксерофитном ряду — взрывной, сопровождающийся сменой доминантов, выпадением и появлением некоторых эколого-фитоценологических групп растений.

ВЫВОДЫ

1. Близ южной границы степной зоны в среднем течении р. Урал появлению на речном аллювии пойменных ивняков и тополевииков предшествуют относительно кратковременно существующие (12—20 лет) лабильные слабосомкнутые травянистые сообщества.

2. Заращение молодого аллювия осуществляется по двум сукцессионным рядам — галомезофитному, связанному с илисто-глинисто-мелкопесчаными наносами, и псаммоксерофитному, связанному с песчаными наносами.

3. Галомезофитный ряд включает две стадии: гигромезофитноразнотравные группировки и скрытницевые заросли (доминанты *Crypsis alopecuroides*), а псаммоксерофитный — три: гигромезофитноразнотравные группировки, скрытницево-верблюдоковые заросли (доминанты *Corispermum marschallii* и *Crypsis alopecuroides*), кумарчико-верблюдоковые заросли (доминанты *Corispermum marschallii* и *Agriophyllum arena-rium*).

4. Первые стадии обоих сукцессионных рядов (гигромезофитноразнотравные группировки) довольно сходны, что объясняется нивелирующей ролью длительного затопления и избыточного увлажнения. В дальнейшем, по мере сукцессий, все резче выступают экологические

различия субстратов, что сопровождается значительной дифференциацией сообществ по составу и структуре.

5. В более продвинутых стадиях обоих сукцессионных рядов наибольшую фитоценологическую роль играют однолетники с кратковременным периодом вегетации, поэтому такие сообщества с полным основанием могут быть названы пойменным эфемеретумом.

6. Вторая стадия галомезофитного ряда по флористическому составу доминирующих и постоянных видов близка к лиманным сообществам плакоров, причем присутствие галомезофитов (*Crypsis alopecuroides* и др.) свидетельствует о близости солоноватых грунтовых вод, а третья стадия псаммоксерофитного ряда как бы предваряет в пойме некоторые сообщества песчаных пустынь, распространенные значительно южнее.

Институт экологии растений
и животных УФАН СССР

Поступила в редакцию
20 июля 1970 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. Зап. Геогр. о-ва, нов. сер., том 27, М., 1958.
- Котин Н. И. Почвы Уральской области. Почвы Казахской ССР, вып. 9, Алма-Ата, 1967.
- Левина Ф. Я. Растительность лиманов севера Волго-Уральского междуречья. В сб. Природа и кормовые особенности растительности лиманов, М.—Л., Изд. АН СССР, 1956.
- Левина Ф. Я. Эколого-биологический состав флоры луговых лиманов Северного Прикаспия. Тр. Ботанического ин-та АН СССР, сер. 3 (геоботаника), вып. 2, М.—Л., Изд. АН СССР, 1957.
- Лесков А. И. Очерк растительности долины р. Полуя. Тр. Ботанического ин-та АН СССР, сер. 3 (геоботаника), вып. 4, М.—Л., Изд. АН СССР, 1940.
- Москалева Э. Н. Геоморфологический очерк бассейна Урала. Науч. зап. Западно-Казахстанского отдела Геогр. о-ва СССР, вып. XI, Уральск, 1958.
- Павлов Н. В. Ботаническая география СССР. Изд. АН КазССР, Алма-Ата, 1948.
- Федорович Б. А. Природное районирование. В кн. Казахстан, М., изд. «Наука», 1969.
- Фирсова М. И. Зарастание песчаных наносов реки Волги. Уч. зап. Казанского госуниверситета, т. 112, кн. 7 (биология), Казань, 1952.
- Фурсаев А. Д., Щеголева А. Д., Миловидова И. Б. Искусственные лиманы Заволжья, их почвы и растительность. Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья, М.—Л., Изд. АН СССР, 1956.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику, Л., изд. ЛГУ, 1964.
- Freu T. On the significance of Czekanowski's index of similarity. *Zastosowania Matematyki*, 1966, IX, 1.
- Weaver J. E. and Clements E. *Plant Ecology*, 2-d edition, McGraw—Hill book company, N. Y. and Lond., 1938.