

© Д. М. Мирин

КОМПЛЕКСЫ ФИТОЦЕНОЗОВ В ДОЛИНАХ РУЧЬЕВ

D. M. MIRIN. PLANT COMMUNITY COMPLEXES IN STREAM VALLEYS

Санкт-Петербургский государственный университет

199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

Факс: (812) 328-14-72

E-mail: mirin_denis@mail.ru

Поступила 18.02.2002

Описаны комплексы фитоценозов на продольном и поперечном профилях долин разного строения на северо-западе России. В большинстве типов долин сомкнутость травостоя и участие высокотравья возрастают вниз по течению. Усиление аллювиальности способствует распространению в сообществе вегетативно подвижных мхов, трав, кустарников и деревьев. Для многих долин отмечено увеличение трофности местообитаний вниз по течению, особо значимо увеличение содержания подвижного азота. В долинах с увеличивающимся уклоном русла выраженность дна уменьшается вниз по течению, аллювиальность отсутствует, увеличивается обилие крупных папоротников, снижается обилие сфагновых и политриховых мхов, древостой становится более разреженным.

Ключевые слова: леса, долины ручьев, ландшафтные комплексы, растительные профили.

Долины ручьев представляют собой довольно сложные геоморфологические структуры, образованные деятельностью постоянного или временного поверхностного водотока. В зависимости от типа, протяженности долины, ее гидрологических и гидрохимических особенностей и характера водораздельных прилегающих пространств формируются различные комплексы биогеоценозов с более или менее специфичными флорой и фауной и своеобразными типами фитоценозов.

В отличие от относительно автономных биогеоценозов водораздельных пространств экосистемы долин ручьев практически всегда образуют более или менее жесткие комплексы, строение которых обусловлено закономерностями варьирования экологических режимов в ландшафте долины. Изменение экологических условий на поперечных и продольных профилях долин связано как с различиями в рельефе (положение относительно дна и склонов, крутизна склонов, форма долины, размер долины и т. п.) и гидрологии (глубина локального базиса эрозии, уровень грунтовых вод, устойчивость и переменность водного режима, водно-воздушный режим почв и связанные с ним окислительно-восстановительные условия), так и с обменом между экосистемами одного комплекса веществами и зачатками. На ряд характеристик биогеоценозов долин ручьев оказывает существенное влияние принос веществ с водоразделов. Поэтому долинные ландшафты получили название геохимически сопряженных (с ландшафтами водораздельных пространств). На закономерности организации комплексов биоценозов в долинах рек и ручьев, обусловленные перераспределением веществ и обменом зачатками преимущественно внутри этих комплексов, обратил внимание В. Н. Беклемишев (1956), назвавший их архитектурными комплексами биоценозов. Развиваясь в весьма контрастных экотопах, биоценозы долин тесно связаны между собой. В некоторых случаях условия долины ручья приводят к формированию «микрорайонности», отдельные элементы которой сходны с высотными поясами. А. А. Корчагин (1940) высказал предположение о наличии в долинах предгорий Урала обратной поясности (на склонах долин темнохвойный лес, в верхней части дна — березовое редколесье, в нижней части дна — луга). Но формирование редколесий и лугов на дне долин ручьев связано с совершенно другими факторами, чем в субальпийском и альпийском поясах, и типы приручьевых лугов и редколесий не имеют аналогов в высокогорной растительности.

Несмотря на распространенность, комплексы биоценозов долин ручьев совершенно не изучены. Для выявления особенностей архитектурных комплексов фитоценозов долин ручьев северо-запада России были проанализированы их поперечные и продольные почвенно-растительные профили.

Материал и методика

Материал был собран в полевые сезоны 1998—2000 гг. в районах Ленинградской обл. и Устьянском р-не Архангельской обл. Проведено описание 6 трансект шириной от 20 до 80 м, длиной от 30 до 120 м. Трансекты начинались на краю водораздела или на террасе и проходили через дно долины ручья. Для всех трансект составлены картосхемы растительности. Одна долина описана и схематично зарисована полностью. Выполнено 40 описаний растительности дна долин ручьев с закладкой пробных площадей для расчета плотности древостоя и соотношения пятен напочвенного покрова, при этом для нижних ярусов лесных сообществ и возобновления древостоя в границах естественных контуров. Описание растительности на трансектах проведено в границах естественных контуров одного или двух уровней. В случае выделения контуров двух уровней древостой описан на контурах более высокого уровня, в пределах которых были выделены более мелкие пятна напочвенного покрова. Площадь контуров измерена. Всего описано 128 контуров.

Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Ипатов, 1998) с указанием положения контура в рельефе, крутизны склона, удаления от русла ручья, высоты над локальным базисом эрозии и положения описываемого фитоценоза в растительном покрове. В большинстве описанных контуров были сделаны морфологические описания почвенных разрезов и взяты образцы почв для анализов из основного корнеобитаемого горизонта почвенного профиля. Для оценки влияния древостоя на нижние ярусы растительности использованы такие параметры, как сомкнутость и сквозистость древесного полога (Ипатов и др., 1979).

Для оценки биоразнообразия были использованы индекс Шеннона ($H' = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i — доля проективного покрытия i -го вида от суммарного проективного покрытия), количество видов травяно-кустарничкового яруса, количество видов мохового яруса (Мэгарран, 1992). Для изучения экологической структуры напочвенного покрова фитоценозов были использованы шкалы Г. Эллленберга и Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974).

Было проведено наблюдение сезонной динамики растительности нескольких типов приручьевых лесов в течение одного сезона на 36 площадках размером 2 м², организованных в 5 трансект. В течение вегетационного периода 1998 г. травяно-кустарничковый ярус на этих площадках был описан 4 раза: в конце мая, конце июня, конце июля и в середине сентября. В мае и сентябре при описании было указано положение вегетативных органов основных видов. Одновременно с описанием растительности было выполнено четырехкратное описание градиента влажности почвы в верхних 30 см на вертикальном профиле рядом с учетной площадкой и измерен окислительно-восстановительный потенциал в почве на глубине 5—7 см. При работе на одной из трансект в мае параллельно было проведено измерение максимальной суточной температуры в 7 точках поперечного профиля долины ручья от края водораздела до русла ручья на протяжении недели. В период измерения температуры обращалось внимание на фенофазы *Luzula pilosa* и *Vaccinium myrtillus* в разных частях долины ручья. Эти растения потому были выбраны для наблюдений, что в данное время они либо зацветали (ожика), либо разворачивали листья (черника), и можно было отмечать изменение в состоянии растений с точностью до 1—2 дней.

Определение механического состава мелкозема произведено по методу Качинского (Практикум..., 1980). Подготовка почвы к механическому анализу проведена пирофосфатным методом. Для определения актуальной кислотности образцов почвы и подстилки был использован потенциометрический метод. В полевых условиях кислотность и окислительно-восстановительный потенциал почвы определены при помощи переносного рН-метра-милливольтметра. Определение содержания аммонийного азота проведено калориметрическим методом с реактивом Несслера. Для извлечения обменного аммония был использован метод Чачигина (Агрохимические..., 1975). Определение содержания калия и кальция проведено пламенно-фотометрическим методом в подготовленных по методу Кирсанова солянокислых вытяжках (Агрохимические..., 1975).

Результаты и обсуждение

Поперечные профили долин

Долины ручьев, пересекающие песчаные междуречья с глубоким уровнем грунтовых вод, имеют очень крутые склоны (более 20°) и резко отличаются по гидрологическому режиму, почвам и растительности от окружающих территорий. Влияние глубокой (7—9 м) долины ручья на биогеоценозы водораздела, представляющие собой зеленомошно-лишайниковые сосняки, сказывается на расстоянии около 10 м от бровки долины (рис. 1, 1). Вблизи крутого склона долины, видимо за счет «эффекта воронки» (подтягивания водных растворов по гигроскопичной поверхности вверх по крутому склону), происходит улучшение почвенных режимов водного и минерального питания растений, ослабевает выраженность подзолистого процесса. Как следствие, появляется густой подрост ели, в древостое увеличивается примесь *Betula pendula*, появляются мезотрофные и олигомезотрофные мезофильные виды травяно-кустарничкового яруса (*Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium* и др.). Увеличиваются количество опада и толщина подстилки. Из-за затенения и стабилизирующего влияния на водный и температурный режимы на поверхности почвы синузии ели в мохово-лишайниковом ярусе происходит почти полное вытеснение лишайников мхами (рис. 1, 2). На более поздних стадиях сукцессии (при отсутствии низовых пожаров) ель в десятиметровой полосе края водораздела вдоль бровки крутого склона долины выходит в первый ярус древостоя и формирует вместе с сосной очень густые мертвопокровные леса (сомкнутость 0.9—0.95, густота около 1400 деревьев на гектар высотой от 15 до 28 м, 42 м²/га, возраст ели 80—100 лет; третий ярус высотой 7—10 м имеет густоту 380 деревьев на га, сухостой ели и сосны — тоже 380 стволов на га суммарной площадью сечения 6 м²/га) (рис. 1, 7; рис. 2). Образование столь сильно перегазущенных древостоев у бровки долины можно предположительно объяснить несколькими факторами. Во-первых, на эту территорию поступает из долины ручья очень большое количество жизнеспособных семян ели. Во-вторых, основная часть деревьев ели появляется сразу после пожара, и первые годы, пока не вымоется и не израсходуется на питание растений зола, конкуренция за зольные элементы значительно ослаблена. В-третьих, фитоценозы у края крутых склонов формируются в специфических экологических условиях, в чем-то сходных с условиями опушки, — слабое притенение со стороны долины и светлого сухого сосняка, дополнительный приток питательных веществ со стороны обоих граничных сообществ при меньшей отдаче от «опушечной» экосистемы (в данном случае поступление более легко распространяющегося соснового опада из сухого сосняка при меньшей отдаче елового опада, подпитка из долины ручья за счет «эффекта воронки» при значительно ослабленном промывном режиме на краю водораздела). Видимо, из-за очень сильного перехвата осадков кронами деревьев и мощной подстилкой и за счет формирования при весеннем переувлажнении промежуточного водоупорного ортандового горизонта на небольшой глубине промывной режим и соответственно подзолистый процесс в почвах этих мертвопокровных сосново-еловых фитоценозов ослаблен. Вместо подзолов, характерных для ближайших водораздельных участков, занятых сухими сосняками, здесь формируются подбуры без подзолистого горизонта или с очень маломощным (до 2 см) фрагментарным подзолистым горизонтом. На краях сухих песчаных водоразделов у края долин со склонами средней крутизны (15 — 20°) формируются березо-сосняки с елью чернично-бруснично-зеленомошные с заметным участием видов теневого и борового разнотравья (*Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Diphysastrum complanatum*). У края заболоченных песчаных водоразделов влияние долины ручья отчетливо сказывается на расстоянии до 20 м (рис. 3). Эта полоса представляет собой клинальный фитоценоз с уменьшением доли сосны в сосново-еловом древостое и исчезновением признаков заболоченности от внутренних частей водораздельной равнины к краю долины. Сильно

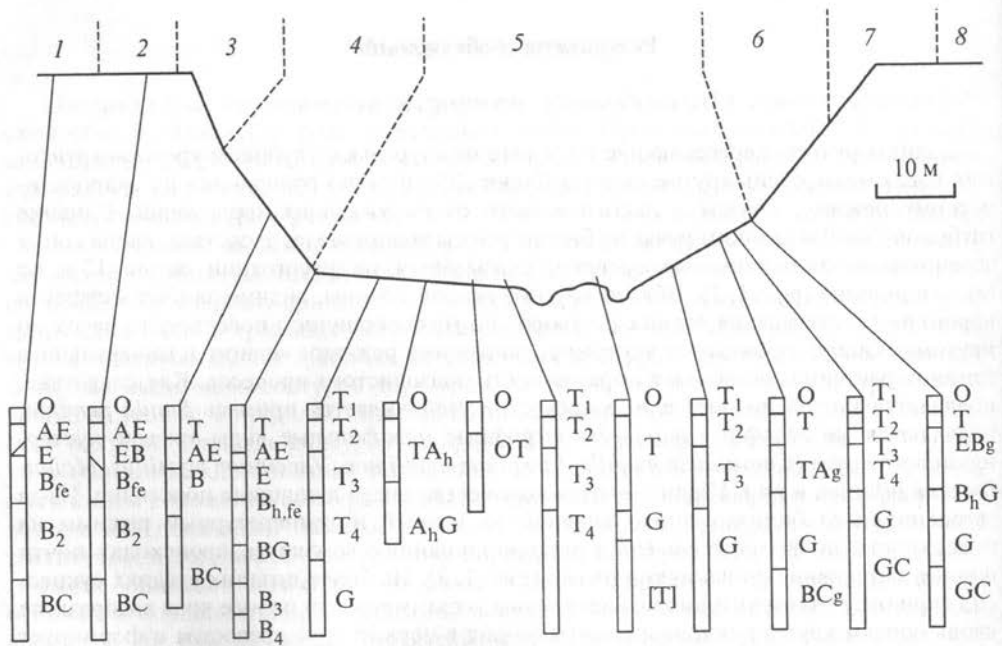


Рис. 1. Почвенно-растительный профиль через модельную долину ручья.

Фитоценозы: 1 — сосняк зеленомошно-лишайниковый, 2 — сосняк елово-зеленомошный, 3 — сосново-ельник бруснично-черничный, 4 — ельник мелкотравно-черничный, 5 — березо-ельник хвощово-разнотравно-сфагновый, 6 — ельник черничный, 7 — елово-сосняк мертвопокровный, 8 — сосняк елово-чернично-зеленомошный. Обозначения почвенных горизонтов: O — подстилка, моховой оес; Ah — перегнойный, E — подзолистый, B_{h,fe} — иллювиально-гумусово-железистый, T — торфянистый (торфяной), G — глеевый, C — почвообразующая порода.

перезагущенных древостоев на краю заболоченных водоразделов не описано. Почвы на краю заболоченного водораздела под ельником с сосной чернично-зеленомошным (на водно-ледниковых песках) или широколиственно-разнотравным с содоминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Actaea spicata*, *Convallaria majalis*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, обильными *Calamagrostis arundinacea*, *Paris quadrifolia*, *Viola riviniana*, *Linnaea borealis*, *Anemonoides nemorosum*, *Carex digitata*, *Pulmonaria*

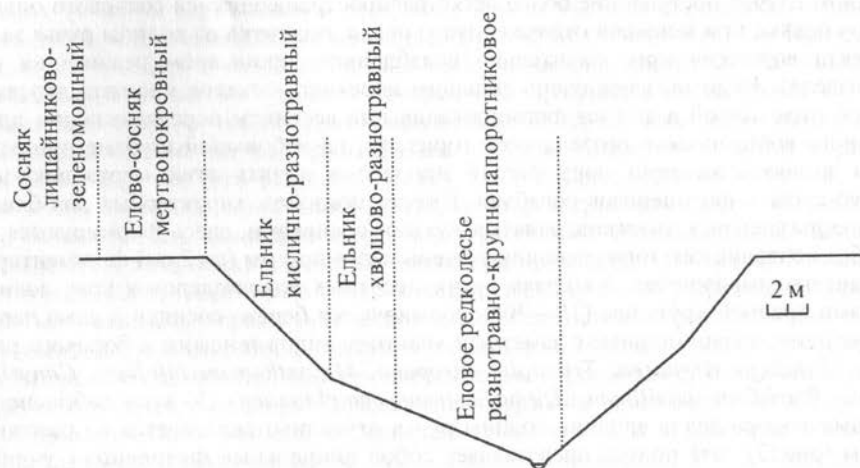


Рис. 2. Поперечный профиль через глубокую V-образную песчаную долину ручья.

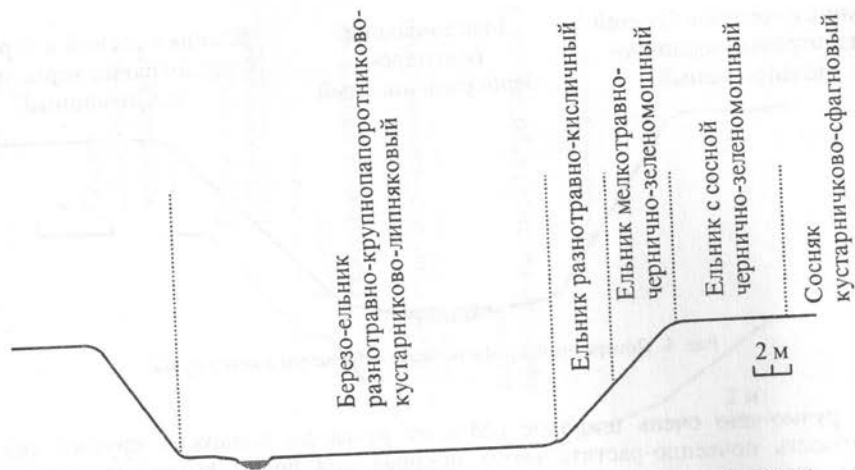


Рис. 3. Поперечный профиль через небольшую долину ручья с широкой поймой.

obscura (на суглинистой бескарбонатной морене) были значительно менее оподзолены, чем на склонах долины.

При переходе от водораздела к крутому склону глубина почвенного профиля за счет эрозии значительно уменьшается. В долинах среди сухих водоразделов усиливается торфообразовательный процесс. Сосняк сменяется смешанным елово-сосновым сообществом с доминированием в напочвенном покрове брусники и черники (рис. 1, 3). Нижняя часть склона более пологая (10—15°) и сильно отличается от верхней по почвам и растительности (рис. 1, 4). Из состава древостоя исчезает сосна. В напочвенном покрове уменьшается обилие *Vaccinium vitis-idaea* и увеличивается участие таежного мелкотравья (в т. ч. появляется *Oxalis acetosella*) и лесного разнотравья (*Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea* и др.). В целом растительность становится более требовательной к богатству почвы азотом. Почва нижней части крутого склона имеет самый сложный на данной трансекте профиль. Толщина торфянистого горизонта увеличивается, он дифференцируется на 3 подгоризонта. В отличие от остальных почв долины здесь выделяется самостоятельный, не фрагментарный подзолистый горизонт и морфологически выражено вымывание гумуса в иллювиальный горизонт. Нижний из двух осветленных горизонтов является контактно оглееным.

В мелких долинах среди сухих водоразделов (менее 2 м глубиной) увеличение требовательности растительности к богатству почвы не отмечено. Напротив, к низу появляется *Polytrichum commune* (рис. 4). В широких долинах с пологими склонами переход от типично таежной растительности склонов долины к заболоченным лесным сообществам дна долины ручья постепенный. В обеих долинах среди заболоченных водоразделов переход от ельников черничных (или разнотравно-черничных с *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium patula*, *Maianthemum bifolium* на двучлене — морене перекрытой частично смытыми водно-ледниковыми песками) верхней части склона к разнотравно-кисличным (доминирует *Oxalis acetosella*, обильны *Rubus saxatilis*, *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*) или широколиственно-разнотравным (содоминируют *Anemonoides nemorosum*, *Athyrium filix-femina*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Hepatica nobilis*, *Hieracium pellucidum*, *Galeobdolon luteum*, *Viola riviniana*, *Geum rivale*) нижней части крутого склона, так же как в модельной долине, не связан с явными геоморфологическими границами и, по-видимому, обусловлен изменением баланса транзита питательных веществ в пользу вноса, которое превышает порог чувствительности растительного сообщества.

Модельная долина (через которую проходит максимальная по размерам трансекта — 120 × 80 м) имеет U-образный поперечный профиль, причем пологого наклона



Рис. 4. Поперечный профиль через небольшую долину ручья.

ное к ручью дно очень широкое (25 м от ручья до подножия крутого склона). Мозаичность почвенно-растительного покрова дна долин выражена значительно сильнее, чем на окружающих территориях. Если в фитоценозах склонов и прилегающих водоразделов зафиксировано от 2 до 5 типов пятен, то в пределах приручьевого хвощово-разнотравно-сфагнового березо-ельника выделено 13 типов пятен (рис. 1, 5). Мозаичность связана с ветровальной динамикой, биотопической и экотопической неоднородностью. Древостой несколько разрежен, еловый со значительной примесью березы. Фон в напочвенном покрове составляют хвощово (*Equisetum sylvaticum*)-сфагновые, мелкотравно (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*)-сфагновые и сфагновые пятна. Под ними формируются торфяно-глеевые почвы с дифференцированным органическим горизонтом. Размываемые ветровальные западины составляют около 14% площади фитоценоза. Под разнотравно (*Viola palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Ranunculus repens*)-белокрыльниковым типом пятен формируются перегнойно-глеевые почвы. В процессе старения западины и переходе доминирования от печеночников (*Pellia* sp.) и зеленых мхов (*Calliergon cordifolium*, *Plagiomnium* spp.) к сфагнам (*Sphagnum squarrosum*, позже *S. girgensohnii*, *S. warnstorffii*) перегнойно-глеевые почвы развиваются в торфяно-глеевые. В приручьевых лесах хорошо выражены пристволовые повышения на густой сетке крупных древесных корней. Пристволовые повышения и ветровальные бугры занимают черничными, бруснично-черничными и мелкотравными микрогруппировками (наиболее обильны *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*). В процессе старения ветровальных бугров первоначально заселившие их таежные зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*) уступают место сфагновым мхам. При разложении древесного валежника повышения микрорельефа, вызванные ветровалом, активно заселяются крупными розеточными папоротниками (в основном виды *Dryopteris*). Ель в переувлажненных местообитаниях поселяется преимущественно на валежнике и ветровальных буграх. Поэтому при росте дерева, развитии его сетки корней в состав пристволовых повышений попадает часть ветровальных бугров и валежника, а также прилегающие участки фонового покрова и ветровальных западин. Сеть крупных корней на пристволовых повышениях настолько густа, что почвы фактически теряют связь с глубже лежащими горизонтами. Профиль почвы над сеткой корней короткий (около 10 см) и представлен одним горизонтом слабо разложившегося хвойного опада.

В нижней части дна долины вблизи русла ручья встречаются таволгово (*Filipendula ulmaria*)-крупнопапоротниковые (*Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*), страусниковые, таволговые и черносмородиновые (*Ribes nigrum*) пятна доминирования на перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых с хорошо разложившимся торфом почвах.

В небольшой долине ручья, где олиготрофный ручей, растекаясь, занимает почти все дно, растительность дна долины весьма однообразна и бедна видами (рис. 4). Затопленную часть дна долины занимают белокрыльниковые заросли с куртинами

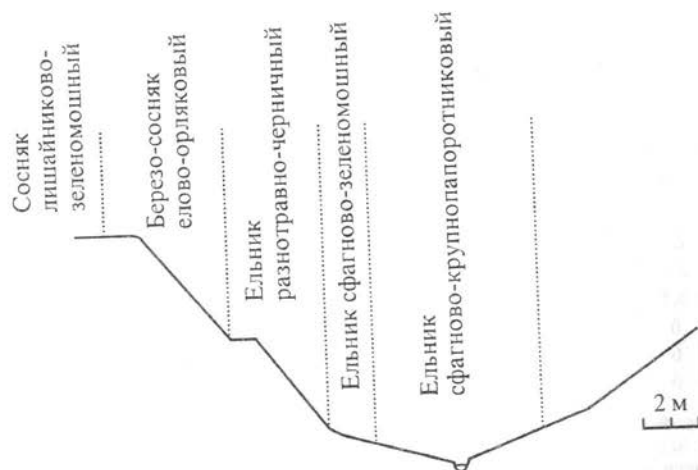


Рис. 5. Поперечный профиль через глубокую U-образную песчаную долину ручья.

Carex rostrata и латками *Fontinalis antipyretica* по стремнинам. Повышенные участки дна и основание склона занимают сфагновые и долгомошно-сфагновые пятна на торфяных почвах.

Дно глубоких U-образных песчаных долин без аллювиального режима занято хвощево (*Equisetum sylvaticum*)-разнотравными (*Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Viola palustris*, *Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*) ельниками и крупнопоротниковыми (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, в меньшей степени *Dryopteris carthusiana*) или сфагново-крупнопоротниковыми черноольхово-ельниками, ельниками или еловыми редколесьями (в порядке увеличения выраженности дна как самостоятельного элемента профиля долины) (рис. 5).

Эти сообщества очень мозаичны, что вызвано как фитогенными факторами (ветровальные комплексы, пристволовые повышения), так и гидрогенными (неоднородность увлажненности, переменности увлажнения и проточности). Основания склонов V-образных долин занимает крупнопоротниковыми и разнотравно-крупнопоротниковыми (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Geum rivale*, *Crepis paludosa*) сообществами. При наличии аллювирования в напочвенном покрове и еловый древостой не формируются. Если наилок представляет собой довольно бедный минеральными веществами переотложенный ручьем водно-ледниковый песок (су-песь), то формируются серовейниковые редколесья. При более сильно развитой пойме, в которой отлагается относительно богатый питательными веществами наилок, растительность дна долины ручья представляет собой весьма мозаичный разнотравно-крупнопоротниково-кустарниково-липняковый березо-ельник (в разных пятнах напочвенного покрова доминируют *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*, *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Ranunculus repens*, *Filipendula ulmaria*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Mentha arvensis*, *Lysimachia vulgaris*). С одной стороны, в этом сообществе сильно выражено клонообразование, в частности липой, черемухой и крушиной. С другой стороны, разные участки поймы заметно различаются по режиму увлажнения и дренированности (рис. 3).

Выявлены некоторые взаимосвязи между почвенными характеристиками и строе-нием растительных группировок на модельной трансекте. Наиболее существенным фактором, обуславливающим смену растительности в ряду от песчаного водораздела до дна долины, является влажность почвы (коэффициент линейной корреляции между оценкой влажности почв по Элленбергу и высотой над локальным базисом эрозии 0.95). В более влажных условиях мхи, как правило, играют более важную фитоцено-

ТАБЛИЦА 1

Влажность основного корнеобитаемого горизонта (верхние 10 см), в баллах

| Площадка | 23.05.98 | 20.06.98 | 28.07.98 | 09.09.98 | 16.09.99 | Среднее значение | Ширина амплитуды |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|------------------|------------------|
| 1 | 2.5 | 2 | 2.5 | 2.5 | 2 | 2.3 | 0.5 |
| 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 1.5 | 2.1 | 1.5 |
| 3 | 2.5 | 2 | 2.5 | 3 | 2 | 2.4 | 1 |
| 4 | 3.5 | 4 | 4.5 | 4.5 | 4 | 4.1 | 1 |
| 5 | 5.5 | 5.5 | 5.5 | 5.5 | 5 | 5.4 | 0.5 |
| 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 5.5 | 5.9 | 0.5 |
| 7 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 |
| 8 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 0 |

Примечание. Баллы: 1 — сухой, 2 — свежий, 3 — влажный, 4 — сырой, 5 — мокрый, 6 — стоит вода. Переходный балл был дан в случаях, когда в пределах рассматриваемого слоя проходила граница по влажности. Площадки расположены от края водораздела до дна долины.

тическую роль. С увеличением общего проективного покрытия мхов интенсивность торфонакопления имеет тенденцию к возрастанию (коэффициент корреляции 0.41). Но среди мхов есть виды с очень разным отношением к влажности почвы. И если взять экологически более однородную в данных местообитаниях группу сфагновых мхов, которые преимущественно и ответственны за формирование торфянистых и торфяных горизонтов, то связь оказывается гораздо более сильной (коэффициент корреляции между общим проективным покрытием сфагновых мхов и мощностью органических горизонтов составляет 0.82). Увеличение влажности почвы приводит к увеличению продуктивности растительных сообществ в данном ряду (коэффициент корреляции общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса с влажностью почвы составил 0.64, а если брать только травы, то 0.94). Увеличение интенсивности биологического круговорота с возрастанием влажности приводит к увеличению богатства почвы азотом (коэффициент корреляции суммарного проективного покрытия трав и оценки богатства почвы азотом по Элленбергу — 0.97, коэффициент корреляции оценок влажности и богатства почвы азотом — 0.91).

Из-за того, что лето 1998 г. было очень влажное и прохладное, значительных изменений во влажности почвы не было (табл. 1). В нижней части крутых склонов и на краю водораздела в мае влажность почвы была выше, чем в летние месяцы. Амплитуда изменчивости влажности верхнего слоя почвы минимальна на дне долины (на площадках 7 и 8 влажность не опускалась ниже максимальных значений), весьма мала в верхней части полого наклоненного дна долины (площадки 5 и 6) и на краю сухого водораздела (площадка 1), более значительна на крутом склоне долины (площадки 2, 3 и 4).

Глубина границы между свежим и нижележащим влажным горизонтом мало зависит от времени вегетационного сезона (табл. 2). Видимо, существенным фактором, определяющим влажность почвы, была давность и интенсивность последнего

ТАБЛИЦА 2

Глубина верхней границы влажного слоя почвы, см

| Площадка | 23.05.98 | 20.06.98 | 28.07.98 | 09.09.98 | 16.09.99 |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 22 | >35 | 30 | 6 | >35 |
| 2 | >35 | >35 | 30 | 2 | >35 |
| 3 | 12 | >35 | 30 | 2 | 30 |

Примечание. Площадки расположены на краю водораздела (1) и крутом склоне долины (2, 3).

ТАБЛИЦА 3

Кислотность основного корнеобитаемого горизонта, рН

| Площадка | 23.05.98 | 20.06.98 | 28.07.98 | 09.09.98 | Среднее значение |
|----------|----------|----------|----------|----------|------------------|
| 1 | 3.9 | 4.6 | 4.6 | 3.9 | 4.3 |
| 2 | 4.5 | 4.2 | 5.0 | 4.4 | 4.5 |
| 3 | 4.5 | 4.8 | 5.2 | 5.0 | 4.9 |
| 4 | 3.6 | 4.0 | 4.3 | 3.8 | 3.9 |
| 5 | 4.7 | 4.6 | 4.9 | 4.6 | 4.7 |
| 6 | 5.8 | 5.2 | 5.4 | 4.7 | 5.3 |
| 7 | 5.7 | 6.0 | 5.5 | 4.9 | 5.5 |
| 8 | 6.0 | 5.3 | 5.6 | 5.0 | 5.5 |

Примечание. Площадки расположены от края водораздела до дна долины.

дождя. Уровень грунтовых вод в нижней части долины был близким к поверхности. Его динамика имела неустойчивый характер, и по-видимому, мало зависела как от времени вегетационного периода, так и от давности дождя.

Так же как влажность почвы, кислотность верхнего десятисантиметрового основного корнеобитаемого слоя в течение вегетационного сезона менялась сложным образом (табл. 3). В соседних контурах изменения кислотности за один и тот же период могли оказаться разнонаправленными. Более выражена тенденция снижения кислотности с весны до середины лета во всех частях крутого склона и на бровке долины ручья. Наименее изменчива кислотность верхнего слоя почвы у перегиба между крутым склоном и полого наклоненным дном долины (табл. 3, площадка 5). Наибольшей изменчивостью и наименьшей упорядоченностью изменений кислотности характеризуется дно долины. В разное время сезона рН верхнего слоя почвы с одних и тех же площадок может различаться более чем на 1.

Изменения соотношений между видами приречьевых лесов во влажные годы оказались не связанными с сезонными изменениями экотопических и биотопических факторов и определялись только различиями в биологических свойствах видов.

Было выявлено небольшое смещение в фенофазах одних видов (*Luzula pilosa* и *Vaccinium myrtillus*) в разных частях долины ручья в весенний период. Судя по времени распускания листьев *Vaccinium myrtillus*, *Paris quadrifolia* и зацветания *Luzula pilosa*, самое теплое место в глубоких песчаных долинах — это перегиб между крутым склоном и дном и верхняя часть полого наклоненного дна (на этих участках указанные фенофазы отмечались на 1—2 дня раньше). Выводы по наблюдениям за прохождением фенофаз отдельными видами растений подтвердились результатами измерений максимальной температуры поверхности почвы в разных частях долины. Наблюдения проводились в течение недели. Наиболее прогреваемым участком субмеридионально ориентированной долины оказалась верхняя часть полого наклоненного дна долины и подножие крутого склона. При расчете коэффициента линейной корреляции¹ (Пирсона) наиболее высокие значения и единственное достоверное на 95%-м уровне значимости были получены для корреляции между максимальной температурой и условной прогреваемостью. Коэффициенты корреляции по дням сильно варьировали, что связано с погодными условиями (например, с изменением облачности в течение суток). Среднее значение коэффициента корреляции максимальной температуры с прогреваемостью составило 0.54, со средней сквозистостью — 0.23, со сквозистостью верхнего круга² — 0.43, со сквозистостью в

¹ Корреляционный анализ проводился отдельно по периодам измерения температуры.

² При расчете сквозистости верхнего круга учитываются только оценки сквозистости древесного полога, полученные по 5 направлениям от характеризуемой точки под углом 55° к горизонту (нижний круг — это 10 направлений под углом 25° к горизонту).

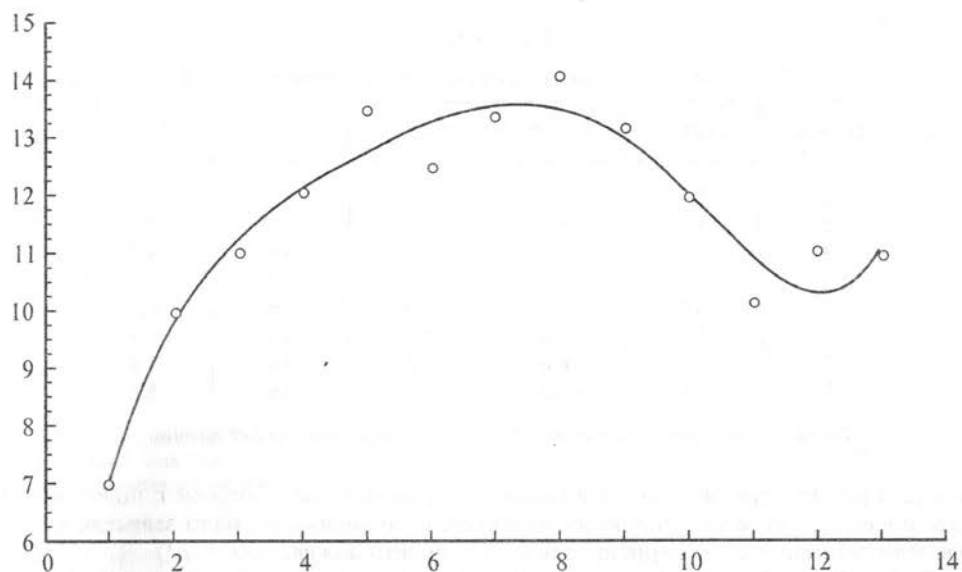


Рис. 6. Распределение максимальной температуры на поперечном профиле долины ручья (трансекта 1 — 19.05.1998).

Площадки заложены от дна долины до края водораздела. Подножие крутого склона — площадки 7 и 8. По оси ординат — температура, °C; по оси абсцисс — номера площадок.

зенит — -0.52 . Отрицательное значение коэффициента корреляции температуры со сквозистостью в зенит объясняется тем, что наиболее низкие температуры наблюдались в редколесье на дне долины и под светлым сосновым древостоем на краю водораздела, а наибольшие — под сомкнутым чисто еловым древостоем у подножия крутого склона долины. Балл прогреваемости был дан участкам, исходя из наиболее частого распределения максимальных температур на поперечном профиле долины: 1 — у ручья, 2 — в нижней части дна, верхней части крутого склона и на краю водораздела, 3 — в средней по высоте части дна и средней части крутого склона, 4 — в верхней части дна и нижней части крутого склона (рис. 6).

Продольные профили долин

От истока к устью ручья закономерно меняются экологические условия в его долине и соответственно растительность. В связи с изменением уклона стока ручья на продольном профиле и увеличением выработанности его долины меняется (не монотонно) гидрологический режим, как правило, появляется аллювиальность и возрастает трофность местообитаний дна долины. По-видимому, экологические условия и растительность склонов долины меняются независимо от характера дна долины. При однотипных литологических условиях на всем протяжении закономерность повышения богатства почвы к устью ручья свойственна и склоновым сообществам. В разных типах долин растительность образует различные комплексы фитоценозов на продольном профиле. Ниже приводится их описание.

1-й профиль. В среднем течении р. Луги описана короткая (длиной около 150 м) долина ручья, начинающаяся на краю горелого верхового болота и заканчивающаяся в пойме р. Кемки (рис. 7). Исток ручья представляет собой ложбинку с уклоном менее 5° глубиной в нижней части не более 0.4 м и шир. около 1.5 м с маленьким, пересыхающим в засушливые периоды, ручейком на дне. Эта ложбинка занята ивняково-травяно-сфагновым пятном с доминированием в кустарниковом ярусе *Salix aurita*, в травяно-кустарничковом ярусе — *Eriophorum vaginatum* и *Molinia coerulea*

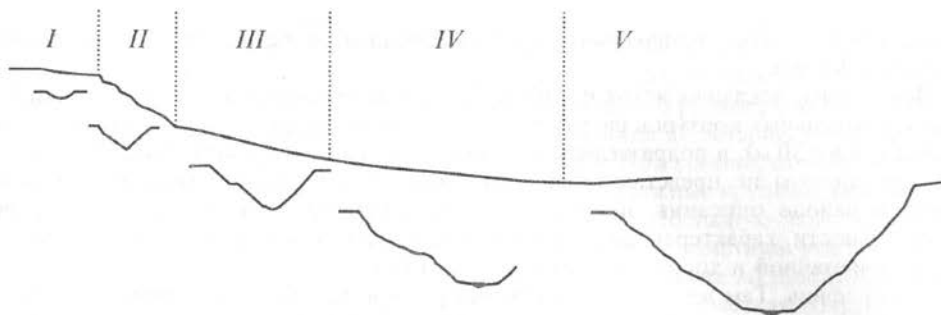


Рис. 7. Продольный профиль «классической» долины ручья.

I—V — отрезки продольного профиля, под каждым отрезком изображен поперечный профиль долины на данном участке.

в сообществе водораздельного верхового болота, облесенного сосной (может быть, является самостоятельным фитоценозом).

Далее уклон русла резко возрастает. Второй отрезок продольного профиля долины ручья начинается каскадом микроводопадов. Средний уклон составляет около 30° , долина V-образная с крутизной склонов более 30° . Нижняя часть склонов занята крупнопапоротниковым пятном с доминированием *Dryopteris expansa*, большая часть склона испытала 5 лет назад воздействие пожара и занята беднотравными пятнами с *Chamaenerion angustifolium* и другими эксплерентными или ценотически случайными видами из соседних сообществ (*Carex globularis*).

Третий отрезок продольного профиля долины имеет меньший уклон русла ручья (в среднем 15°). Долина V-образная с крутизной склонов $20\text{--}30^\circ$ (иногда немного больше), имеются отдельные участки плоского дна шириной менее 1 м. Глубина долины 4—7 м. Нижняя часть склонов занята крупнопапоротниковым пятном с содоминированием *Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*. Горелая часть склона занимает его верх, в средней части склона появляются мелкотравно-черничные (наиболее обильные виды *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*) и кислично-разнотравные (преобладают *Oxalis acetosella*, *Melampyrum nemorosum*, *Epilobium palustre*, *Vaccinium myrtillus*) пятна.

На переход к четвертому отрезку продольного профиля указывает появление сплошной относительно узкой (1—4 м) полосы плоского дна, занятой разнотравно-сфагновой растительностью. Уклон русла около 5° . Глубина долины 7—8 м. Крутизна склонов $15\text{--}25^\circ$. Основание правого склона выположено. Нижняя часть склонов занята разнотравно-крупнопапоротниковым напочвенным покровом (к доминантам этого пятна на третьем отрезке добавляются *Crepis paludosa*, *Actaea spicata*). Выше по склону располагаются разнотравно-широкотравно-папоротниковые (наиболее обильны *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*, *Crepis paludosa*, *Pyrola rotundifolia*) и широкоотравно-разнотравные (*Maianthemum bifolium*, *Viola riviniana*, *Anemonoides nemorosum*, *Hepatica nobilis*, *Athyrium filix-femina*) пятна доминирования. В верхней части склона на вскрытой морене формируются кислично-разнотравные и разнотравные (*Fragaria vesca*, *Hieracium chlorellum*, *Rubus saxatilis*, *Viola riviniana*) пятна доминирования, на водно-ледниковых песках — мелкотравно (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*)-черничные и разнотравно (*Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*)-черничные пятна.

Перед входом в пойму р. Кемки у ручья формируется U-образная долина с узкой (до 3 м шир.) поймой. Пойма ручья занята кустарниковыми пятнами, образованными *Tilia cordata* и *Padus avium*, в разреженном травяном ярусе преобладают виды гигрофильного разнотравья (*Chrysosplenium alternifolium*, *Stellaria nemorum*, *Viola palustris*, присутствует *Cinna latifolia*). Пойма не дифференцирована на части. Уклон русла ручья $2\text{--}3^\circ$. Склоны долины по строению и растительности такие же, как на

предыдущем участке продольного профиля долины, объединяются со склонами долины р. Кемки.

Вся долина, исключая исток и пойму, занята осино-ельником. Площадь долины в целом и отдельных контуров растительности очень незначительна, высота древостоя велика (более 30 м), и подразделить лесную растительность долины на самостоятельные фитоценозы не представляется возможным. Долин такого строения довольно много в районе описания, и, видимо, такой план строения долины ручья и ее растительности характерен для краев заболоченных водоразделов, граничащих с глубоко врезанной и хорошо развитой долиной реки.

2-й профиль. Там же, в среднем течении р. Луги, сделано 3 описания растительности дна долины ручья в разных участках его нижнего течения. Длина ручья, впадающего в р. Лугу, около 600 м. Расстояние между крайними описаниями 250 м, перепад высот — примерно 3 м.

Самое верхнее описание располагается в каньонообразной долине глубиной 15—20 м с узкой (10—12 м) аллювиально-пролювиальной поймой и крутыми (15—30°) склонами. Преобладает, вероятно, снос материала над его приносом. Граница с V-образной долиной располагается на 50 м выше по течению. Уклон русла 5—7°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет 110 см. Дно долины занято клено-ельником с липой разнотравно-широкотравно-крупнопоротниковым. Во всех пятнах напочвенного покрова крупные папоротники (*Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*) занимают доминирующее положение (в фоновых пятнах 50—70% относительного проективного покрытия) или входят в число содоминантов. Значительное участие неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Anemonoides nemorosum*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria nemorum*) характерно для приручьевых лесов, как минимум, еще на 200 м вверх по течению ручья. Ручей берет начало в сфагновом сосняке и в его верхнем течении приручьевым лесам неморальные виды не свойственны. Возможно, высокое обилие неморальных видов в среднем течении ручья связано с выходом на поверхность в нижней части крутых склонов и на дне долины карбонатной суглинистой морены. Именно в местах выхода карбонатной морены на поверхность или высачивания жестких вод формируются пятна с доминированием *Galium odoratum*. Наряду с крупными папоротниками и широколиственным в данном сообществе обильны *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Crepis paludosa*, *Chrysosplenium alternifolium*.

Второе описание располагается в нижней части каньонообразной долины ручья с узким дном, примерно в 20 м от границы поймы р. Луги. Глубина долины здесь невелика, поскольку долина ручья на этом участке прорезает первую надпойменную террасу р. Луги. Уклон русла 3—4°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет 70 см. Участок располагается в 150 м ниже по течению от первого участка и по абсолютным отметкам на 2 м ниже. Почвы аллювиальные (аллювиально-пролювиальные), принос материала преобладает над его выносом. Аллювиальная пойма на этом участке долины ручья довольно молодая, так как с глубины 65 см начинаются не аллювиальные отложения (подстилающие породы), и в толще аллювиальных отложений обнаружена «тень» валуна. Дно долины занято липо-ельником разнотравно-широкотравно-крупнопоротниковым. Крупные папоротники (*Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*) играют меньшую роль, чем выше по течению (в фоновых пятнах 30—40% относительного проективного покрытия) и не входят в состав содоминантов гигрофильно-разнотравных пятен в микропонижениях, где господствуют *Cardamine amara*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*, *Solanum dulcamara*, обильны *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Paris quadrifolia*. На этом отрезке долины ручья у маленького ручейка-притока обнаружены заросли редкого вида *Equisetum scirpoides*. Обилие видов широколиственного сохраняется на том же уровне (60—70% относительного проективного покрытия).

3-й описанный участок располагается в пойме ручья на краю поймы р. Луги. Уклон русла 2—3°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет

40 см. Участок располагается в 80 м ниже по течению от второго участка и по абсолютным отметкам на 1 м ниже. Почвы аллювиальные. Аллювиальная пойма на этом участке долины ручья сложная, образована совместной деятельностью ручья и реки. Дно долины занято елово-липняком широколиственно-крупнопоротниково-кустарниковым. По сравнению с приручьевыми лесами выше по течению ручья в данном сообществе значительно больше роль *Ulmus scabra* и *Tilia cordata*, появляются *Alnus incana* и *A. glutinosa* в древостое. Вегетативно малоподвижные крупные папоротники (*Athyrium filix-femina* и *Dryopteris expansa*) играют небольшую роль (23—27 % относительного покрытия в фоновых пятнах), появляется с заметным участием более нитрофильный и вегетативно подвижный крупный папоротник *Matteuccia struthiopteris*. Обилие видов широколиственного леса на более дренированных участках сохраняется на том же уровне (65 % относительного проективного покрытия), в фоновом пятне снижается до 45 % относительного покрытия.

При увеличении аллювиальности возрастает участие вегетативно подвижных видов (*Tilia cordata*, оба вида *Alnus*, многие виды кустарников, *Matteuccia struthiopteris*). Хотя при приближении к устью появляются или значительно увеличивают свое обилие виды нитрофильной свиты (Ниценко, 1969), оценка азотолюбия растительности по шкале Элленберга не показала различия по фактору богатства почвы азотом между тремя рассмотренными участками (5.8—6.2 балла). Возможно, отсутствие различий в азотолюбии связано с ошибками шкалы для некоторых обильных видов либо при примерно одинаковом общем содержании доступного для растений азота эти участки различаются по соотношению аммонийного и нитратного азота в почве.

3-й профиль. В Нижнесвириском заповеднике были описаны трансекты, проходящие через разные участки среднего течения одной долины. Ручей вытекает с верхового болота. Его длина около 1 км. Расстояние между крайними описаниями 200 м. Долина ручья в среднем течении U-образная, глубиной 7—9 м, самая нижняя трансекта проходит через переходную от U-образной к V-образной долине (дно довольно сильно наклонено к ручью — 5—10°).

Вниз по течению ручья ширина дна долины уменьшается. Несколько увеличивается уклон русла. Аллювиальной поймы у ручья нет даже в приустьевой части. На дне долины вниз по течению последовательно сменяются березо-ельник крупнопоротниково-хвощово-разнотравно-сфагновый, ельник сфагново-разнотравно-крупнопоротниковый, еловое редколесье разнотравно-крупнопоротниковое. В самом верхнем из описанных сообществ в древостое велика примесь *Betula pubescens* (почти 40 % от суммарной площади сечения стволов). Кроме нижнего сообщества, в древостое имеется неравномерно размещенная по площади небольшая примесь *Alnus glutinosa* и единичная примесь *Alnus incana* (последняя в подлеске присутствует и в еловом редколесье).

Вниз по течению увеличивается сомкнутость травяно-кустарничкового яруса в фоновых пятнах: 60, 60, 90 %. В этом же направлении снижается обилие кустарничков *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* от 15—25 % относительного покрытия в фоновых пятнах березо-ельника через 0—15 % в основных пятнах ельника сфагново-разнотравно-крупнопоротникового до 0—6 % в пятнах мозаики напочвенного покрова елового редколесья. В этом же направлении увеличивается обилие крупных папоротников *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris* (20—25, редко 65 % относительного покрытия; 15—90; 35—95 %). Во всех сообществах данного ряда в травостое велико участие видов гидрофильного разнотравья (*Calla palustris*, *Crepis paludosa*, *Viola palustris*, *Chrysosplenium alternifolium*), высокотравья (*Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*), а на повышениях — мелкотравья и лесного разнотравья (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Paris quadrifolia*). При переходе к еловому редколесью исчезают наиболее олиготрофные (6—7 баллов по шкале Раменского) пятна доминирования в напочвенном покрове. На этой же границе заметно возрастает азотолюбие напочвенной растительности с 3.9—4.4 баллов шкалы Элленберга в основных пятнах березо-ельника и ельника до 4.7—5.7 баллов. Участие сфагновых мхов в моховом ярусе вниз

по течению снижается (60—100 % относительного покрытия в основных пятнах доминирования, 45—100, 10—30 %). При этом в синузии сфагновых мхов возрастает роль эвтрофно-мезотрофного вида *Sphagnum squarrosum* с 5—10 % относительного покрытия в ельнике и березо-ельнике до 10—20 % в еловом редколесье.

Верхняя часть крутых склонов на всем исследованном отрезке долины ручья занята черничными и мелкотравно-черничными ельниками с небольшой примесью сосны и березы. В нижней части склона вниз по течению сменяются ельник мелкотравно-черничный, ельник разнотравно (*Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*)-черничный и ельник кислично-разнотравный (*Gymnocarpium dryopteris*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*). Причем между ельником кислично-разнотравным и разнотравно-крупнопапоротниковым еловым редколесьем выделяется полоса ельника хвощово-разнотравного (с содоминированием *Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Athyrium filix-femina*) в верхней части полого наклоненного дна долины.

Таким образом, в долинах с увеличивающимся уклоном русла и уменьшающейся выраженностью дна долины аллювиальность отсутствует, увеличивается вниз по течению сомкнутость травяно-кустарничкового яруса и обилие крупных папоротников, уменьшается обилие кустарничков и сфагновых мхов, особенно относительно олиготрофных. При смене U-образной долины на переходную к V-образной скачкообразно возрастает требовательность напочвенного покрова к богатству почвы основаниями и, особенно, азотом. Причем увеличение трофности захватывает не только дно, но и нижнюю часть склона долины ручья. Растительность верхней части крутого склона на продольном профиле долины заметно не меняется.

4-й профиль. В бассейне р. Рагуши (Бокситогорский р-н, Ленинградской обл.) описаны участки в нижнем и среднем течении ручейка, впадающего в карстовую воронку. Ручей ключевого происхождения, имеет длину около 100 м. U-образная долина постепенно сменяется более глубокой (до 3 м) V-образной долиной. Уклон русла постепенно увеличивается до впадения ручья в карстовую воронку. Пробные площади (3), в пределах которых растительность описана в естественных контурах напочвенного покрова, заложены встык (их длина вдоль течения ручья 15, 25 и 20 м).

Вниз по течению снижается сомкнутость древостоя; в составе древостоя уменьшается доля ели, рябины, осины, увеличивается доля серой ольхи (табл. 4). При переходе от второго участка к третьему, располагающемуся у края карстовой воронки, доля серой ольхи от общего числа стволов в древостое снижается с 59 до 41 %, ее доля от суммарной площади сечения стволов не изменяется и составляет 38 %.

От верхнего участка к нижнему в долине ручья последовательно сменяются ельник разнотравно-крупнопапоротниковый, сероольхово-ельник крупнопапоротниково-широкотравно-разнотравный, сероольхово-ельник широкоотравно-высокотравно-крупнопапоротниковый.

Вниз по течению, видимо, в связи с увеличением разреженности древостоя и усилением задернованности почвы, из состава травяно-кустарничкового яруса исчезают некоторые лесные виды (*Carex brunnescens*, *Carex disperma*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Poa nemoralis*, *Solidago virgaurea*); в связи с исчезновением участков плоского дна из состава травостоя выбывают *Calla palustris*, *Deschampsia cespitosa*, *Galium palustre*, *Glyceria fluitans*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Scirpus sylvaticus*, *Scutellaria galericulata*, *Viola palustris*. По-видимому, в связи с увеличением богатства почвы (табл. 5) при приближении к карстовой воронке появляются *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis canescens*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Matteuccia struthiopteris*, *Stachys sylvatica*, *Tussilago farfara*. В целом вниз по течению увеличивается роль высокотравья и крупных папоротников в составе сообществ (ряды коэффициентов участия 0.41—0.50—0.50 и 0.44—0.46—0.69 соответственно), повышается общее проективное покрытие травостоя (ряд средневзвешенных по контурам общих покрытий 54—65—91 %). Вероятно, в связи с возрастанием карбонатности почв и редук-

ТАБЛИЦА 4

Некоторые характеристики древостоя на продольном профиле долины ручья, впадающего в карстовую воронку

| Номер участка (сверху вниз по течению) | | 1 | 2 | 3 |
|--|---|------|------|-----|
| Сомкнутость | | 0.7 | 0.6 | 0.4 |
| <i>Picea abies</i> | Число стволов на га | 355 | 160 | 100 |
| | Средняя высота деревьев, м | 27 | 25 | 16 |
| | Площадь сечения стволов, м ² /га | 19.0 | 4.4 | 4.2 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> | Число стволов на га | 44 | 35 | 25 |
| | Площадь сечения стволов, м ² /га | 0.3 | 0.1 | 0.1 |
| <i>Populus tremula</i> | Число стволов на га | 89 | 20 | 25 |
| | Средняя высота деревьев, м | 23 | 24 | 23 |
| | Площадь сечения стволов, м ² /га | 25.8 | 10.9 | 1.9 |
| <i>Alnus incana</i> | Число стволов на га | 44 | 416 | 175 |
| | Средняя высота деревьев, м | 9 | 15 | 13 |
| | Площадь сечения стволов, м ² /га | 0.2 | 9.3 | 5.5 |

Примечание. В таблице приведены средневзвешенные по пятнам доминирования значения.

ТАБЛИЦА 5

Некоторые почвенные характеристики на продольном профиле долины ручья, впадающего в карстовую воронку

| Номер участка (вниз по течению) | 1 | 2 | 3 |
|-------------------------------------|---------|-----|------|
| Богатство почвы азотом, баллы | 5.7 | 5.7 | 6.5 |
| Богатство почвы основаниями, баллы | 8.4 | 8.0 | 8.4 |
| Кислотность почвы, рН | 4.2 | | 6.7 |
| Содержание аммонийного азота, мг/кг | 1.2—5.4 | | 11.8 |

Примечание. Оценка богатства почвы азотом дана по шкале Элленберга, оценка богатства почвы основаниями — по шкале Раменского. Анализы почв проведены для основного корнеобитаемого горизонта.

цией участков плоского дна при приближении к карстовой воронке исчезают из состава мохового яруса сфагновые мхи и *Polytrichum commune*.

Так же, как и в долине 3, при увеличении уклона стока аллювиальная пойма у ручья не формируется. Вниз по течению увеличивается трофность местообитаний, возрастает азотолюбие растительных сообществ, увеличивается сомкнутость травостоя, участие крупных папоротников и высокотравья. Древостой становится более разреженным. Из состава мохового яруса исчезают сфагновые и политриховые мхи. Наиболее резкие изменения на продольном профиле наблюдаются при исчезновении плоских участков дна долины.

5-й профиль. В Устьянском р-не Архангельской обл. выполнены описания растительности в аллювиальной пойме ручья в его нижнем течении. Ручей длиной около 2.5 км берет начало на верховом болоте. Руслó ручья небольшое (ширина менее 80 см), но пойма хорошо выражена. Глубина вреза долины примерно 3 м до среднего уровня поймы. Расстояние между описаниями (2) порядка 200 м. От нижнего описания до устья ручья около 200 м.

Нижнее описание находится, видимо, в зоне подпора ручья паводковыми водами материнской реки (аналогично среднему или нижнему описанию на профиле 2). В отличие от нижнего описания, где аллювиальные отложения имеют мощность более

70 см, аллювиальная пойма, где было сделано верхнее описание, молода, мощность аллювиальных отложений 14 см. Летом 1999 г. ручей почти полностью пересох (вода появлялась чуть выше нижнего описания), ширина русла также ставит под сомнение естественное происхождение поймы. Скорее всего, формирование поймы вызвано распашкой прилегающих водораздельных пространств. Эта пойма довольно быстро обновляется и изменяется, корректные сравнения древостоя на продольном профиле данного ручья затруднительны.

Верхнее сообщество является сероольхово-осинником снытево-высокотравно-малиновым, нижнее сообщество — черемухово-ивняк таволгово-снытевый. Доминирование высокотравья отмечается на несколько сотен метров вверх по течению от верхнего описания и до устья ручья. В обоих сообществах мозаичность выражена слабо. В верхнем описании более заметна мозаичность, вызванная неравномерной густотой древостоя. В обоих описаниях четко выделяются микрогруппировки растений на прирусловых отмелях и обрывах к руслу ручья, включающие большое число видов. Травостой на нижнем описании имеет более сложное строение. Отношение суммы проективных покрытий растений нижних подъярусов травостоя (без видов прирусловых отмелей) к сумме проективных покрытий малины и видов верхнего подъяруса травостоя увеличивается от верхнего описания к нижнему от 0.10 до 0.31. В отличие от нижнего описания (общее проективное покрытие мхов 20%), на верхнем описании мхи на почве не обнаружены. В целом существенных различий в составе, строении и отношении к влажности и богатству почвы растительности верхнего и нижнего описания не отмечено.

Ниже по течению от нижнего описания в сообществах с подобным древесным ярусом, вероятно, в более дренированных условиях (меандры ручья более крутые) в нижних ярусах увеличивается обилие *Rubus idaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, снижается обилие *Filipendula ulmaria*, *Myosotis palustris*, *Cirsium oleraceum*, *Cacalia hastata*, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*, появляются *Dryopteris carthusiana*, *Rosa majalis*. Еще ниже по течению, при тех же условиях дренажа, появляется *Matteuccia struthiopteris*, увеличивают свое обилие наиболее конкурентно сильные (или приспособленные к сообитанию) и поймоустойчивые нитрофилы *Rubus idaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Asarum europaeum*, *Urtica dioica*, снижают свое обилие *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*, *Stellaria holostea*, *Cirsium oleraceum*.

Таким образом, в молодых эвтрофных аллювиальных поймах внизу в более старой части поймы несколько увеличивается сложность строения фитоценозов. Существенных различий, обусловленных различным положением на продольном профиле, не обнаруживается на значительном отрезке долины.

6-й профиль. Там же, в Устьянском р-не Архангельской обл., в другом ландшафте были сделаны описания на дне долины ручья в его верхнем и среднем течении. В верхнем течении были заложены встык 3 пробные площади. На расстоянии от них около 2 км было выполнено еще 1 описание. Общая длина ручья около 5 км. Ширина дна долины на верхнем участке 25—30 м (глубина долины 2 м), на нижнем участке ширина дна около 20 м (глубина долины около 2 м), долина (по крайней мере в среднем течении) проходит по ложбине, образованной не действием современного ручья. Пойма ручья на обоих описанных участках не аллювиальная. Уклон стока на верхнем участке примерно 2°, на нижнем участке — 3°.

В верхнем течении ручья описанный участок дна долины занят еловым редколесьем разнотравно (*Rubus humulifolius*, *Linnaea borealis*)-хвощово-сфагновым. В среднем течении ручья описание относится к сероольхово-березово-еловому редколесью крупнопоротниково-высокотравному. Вниз по течению в составе древостоя появляется примесь *Alnus incana*, увеличивается примесь *Betula pubescens*, исчезает примесь *Abies sibirica*.

Вниз по течению насыщенность почвы основаниями практически не меняется (с 8.4 до 8.5 баллов). Увеличивается богатство почвы обменным азотом (средняя оценка азотолюбия травостоя по Элленбергу возрастает с 4.9 до 5.7 баллов, диапазон

азотолюбия по контурам на верхнем участке 4.5—5.4, на нижнем участке — 5.6—5.7). В этом же направлении из состава хорошо развитого мохового яруса выпадают сфагновые мхи (карбонатность почв на нижнем описании довольно высокая). Значительно возрастает обилие высокотравья и крупных папоротников, в том числе появляются характерные для эвтрофных пойм *Filipendula ulmaria* и *Matteuccia struthiopteris*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса увеличивается с 55—60 (в среднем) до 80—85%. Видовая насыщенность возрастает с 7—22 (в среднем 15) видов сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса на пятно доминирования до 21—38 (в среднем 32) видов на контур, и с 20—26 видов на 400 м² до 50 видов на 200 м². На верхнем участке особые пятна напочвенного покрова приурочены к элементам ветровальных комплексов разного возраста, пристволовым повышениям и руслу ручья. На нижнем участке четко выраженная мозаичность напочвенной растительности связана с пристволовыми повышениями и руслом ручья, ветровальных комплексов не отмечено (вероятно, они очень быстро сравниваются с фоновой растительностью).

Таким образом, при движении от верховьев ручья к его среднему течению при незначительном изменении уклона русла сфагновый ковер заменяется покровом из гигрофильных зеленых мхов, лесное разнотравье и мелкотравье почти полностью вытесняется на пристволовые повышения, резко возрастает роль крупных папоротников и высокотравья. В целом увеличивается требовательность растительности к богатству почвы, в древостое увеличивается участие лиственных пород.

Заключение

В разных ландшафтах в долинах разного строения формируются разные комплексы растительных сообществ на поперечном и продольном профилях долины. Долины ручьев, пересекающие песчаные междуречья с глубоким уровнем грунтовых вод, имеют очень крутые склоны (более 20°) и резко отличаются по гидрологическому режиму, почвам и растительности от окружающих территорий. Влияние глубокой долины ручья на биогеоценозы сухого водораздела сказывается на расстоянии около 10 м от бровки долины, на биогеоценозы заболоченного водораздела — на расстоянии около 20 м. Вблизи крутого склона долины происходит улучшение почвенных режимов водного и минерального питания растений. В случае господства сосны на водораздельных территориях при переходе к склону долины ее участие в древостое резко снижается, доминирование переходит к ели. В глубоких долинах среди олиготрофных водоразделов переход от ельников черничных верхней части склона к разнотравно-кисличным или широколиственным нижней части крутого склона не связан с явными геоморфологическими границами и обусловлен изменением баланса транзита питательных веществ в пользу привноса. В мелких долинах среди сухих водоразделов (менее 2 м глубиной) отмечено уменьшение требовательности растительности к богатству почвы. Мозаичность почвенно-растительного покрова дна глубоких песчаных долин выражена значительно сильнее, чем на окружающих территориях. В небольшой долине ручья, где олиготрофный ручей, растекаясь, занимает почти все дно, растительность дна долины однообразна и бедна видами. При наличии аллювиального режима крупнопоротниковые (кроме страусниковых) пятна доминирования в напочвенном покрове и сомкнутый еловый древостой не формируются. Наиболее существенным фактором, обуславливающим смену растительности в ряду от песчаного водораздела до дна долины, является влажность почвы. Увеличение влажности почвы приводит к увеличению продуктивности растительных сообществ в данном ряду. Увеличение интенсивности биологического круговорота с возрастанием влажности приводит к увеличению богатства почвы азотом. Наиболее прогреваемым участком субмеридионально ориентированной долины является подножие крутого склона.

Для разных долин отмечено увеличение трофности местообитаний вниз по течению, причем, судя по оценкам по растительности, особо значимо увеличение

содержания подвижного азота. Для глубоких долин характерна очень большая (по сравнению с прилегающими сообществами) высота древостоя. На краях заболоченных водоразделов у глубоко врезанной долины реки формируются очень короткие долины ручьев с «классическим» продольным профилем русла, быстрой сменой в пространствах небольших пятен доминирования в напочвенной растительности, которые существуют под влиянием слабо дифференцированного по профилю долины древостоя. В большинстве вариантов долин участие высокотравья и сомкнутость травостоя вниз по течению возрастают. При появлении аллювиальности крупные папоротники (кроме *Matteuccia struthiopteris*) снижают свое обилие. Усиление аллювиальности способствует распространению в сообществе вегетативно подвижных видов деревьев, кустарников, трав и мхов. В молодых поймах (происхождение которых может быть связано с деятельностью человека) сложность фитоценоза понижена по сравнению со «старыми» поймами со сходными экологическими режимами. В долинах с увеличивающимся уклоном русла выраженность дна долины уменьшается вниз по течению, аллювиальность отсутствует, увеличивается обилие крупных папоротников, снижается обилие сфагновых и политриховых мхов (они полностью исчезают к V-образной долине), древостой становится более разреженным. Наиболее быстрые изменения в долинах с увеличивающимся уклоном русла происходят при переходе от U-образной к V-образной долине. В долинах ручьев, вытекающих из верховых болот, для их верхнего (иногда и среднего) течения характерен развитый сфагновый ковер, который заменяется ниже по течению покровом из гигрофильных зеленых мхов. Повышение трофности местообитаний в нижней части склонов долины несколько запаздывает по сравнению с дном долины и индуцируется меньшим числом смен растительных сообществ на продольном профиле.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49411) и программы «Интеграция».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агрохимические* методы исследования почвы. М., 1975. 656 с.
Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1956. Вып. 7. С. 77—98.
Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 с.
Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.
Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Блычского заповедника // Тр. Печоро-Блычского заповедника. М., 1940. Вып. 2. С. 3—416.
Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.
Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.
Практикум по почвоведению / Под ред. И. С. Кауричева. М., 1980. 272 с.
Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scr. Geobot. 1974. Bd 9. 97 s.

SUMMARY

Different types of vegetation complexes are formed in different types of stream valleys. The influence of deep stream valley on dry watershed ecosystems is noticed within the distance up to 10 m from the edge of the valley. The influence of large valley on swamp watershed ecosystems is significant within the distance up to 20 m. Water and nutrient conditions are improved near the sharp slope of valley. While Scots pine is a dominant on poor watershed, European spruce is a dominant

on slopes of stream valleys. Changing of *Piceetum myrtillosum* in a high part of slope by *Piceetum herboso-oxalidosum* or *nemoralioso-herbosum* in low part of steep slope is not connected with geomorphological borders but caused by changing of transit balance of nutrients in deep valleys among oligotrophic watersheds. Patchiness of soil and vegetation cover on the bottom of deep sandy stream valley is expressed significantly higher than on adjoining territories. Vegetation of valley bottom is monotonous and poor in species if the valley is small and brook spreads and occupies almost whole bottom. Large fern patches (except *Matteuccia*-dominated ones) in underground vegetation and spruce tree stand are not formed if alluvial regime is present. Moisture is the most significant factor which causes changing vegetation in the row from sand watershed to valley bottom. Increasing soil moisture leads to increasing vegetation productivity in that row. Growth of the biological cycle intensity accompanying moisture increasing leads to growth of nitrogen actual richness of soil.

Soil richness, especially contents of mineral nitrogen, increases downstream. Very short stream valleys with «classical» longitudinal profile are formed on the edge of swampy watershed near deep river valley. Such valleys are characterized by quick space changing of small patches in underground vegetation which are developed under the influence of slightly differentiated tree stand. Herb layer density and participating of tall herbs grow up downstream in the most types of valleys. Increasing of alluvial process promotes expansion of vegetatively active tree, shrub, herb and moss species in plant community. Phytocoenosis complexity is decreased in young floodplains which origin could be caused by human activity in comparing with old floodplains with similar ecological regimes. Downstream expressing of valley bottom decreases, alluvial process is absent, abundance of large ferns increases, abundance of *Sphagnum* and *Polytrichum commune* decreases, tree canopy becomes more open in the brook valleys with increasing stream slope. The fastest changes takes place when U-shaped valleys is substituted by V-shaped one.

УДК 581.5

Бот. журн. 2003 г., т. 88, № 5

© Л. Д. Копытова

ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ И БИОМОРФОЛОГИЕЙ

L. D. KOPYTOVA. THE BASIC PARAMETERS OF WATER REGIME OF STEPPE PLANTS
IN THE CONTEXT OF THEIR ECOLOGY AND BIOMORPHOLOGY

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН

664033 Иркутск, а/я 1243

Факс (3952) 510754

E-mail: bioin@sifibr.irk.ru

Поступила 16.03.1999

Окончательный вариант получен 05.12.2002

На основе большого фактического материала анализируются связи интенсивности транспирации и оводненности степных растений Онон-Аргунской степи (Восточная Сибирь) с их экологией, биоморфологией, ритмом сезонного развития.

Ключевые слова: экология, биоморфология, транспирация, оводненность.

Структурно-ритмологические особенности степных растений с большим разнообразием экобиоморф изучены достаточно полно (Горшкова, 1971, 1977, 1988; Серебрякова, 1972; Лукина, 1977, и др.), тогда как связи основных показателей водного режима растений с их экологией и биоморфологией остаются по-прежнему недостаточно исследованными.

В задачу данной работы входило изучение сопряженности интенсивности транспирации и оводненности с экологией видов и некоторыми чертами биоморфологии, в частности с формой роста побегов, глубиной проникновения корневых систем и с ритмом сезонного развития растений.

Наблюдения проводились на территории Онон-Аргунской степи, расположенной в юго-восточной части Читинской обл. По мнению В. Б. Сочавы (1964), Онон —