

Старостина К. Ф. Опыт изучения динамики травяного покрова в различных типах лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Проблемы ботаники. 1962. Вып. 6. С. 283—296. — Нешатаев Ю. Н., Плавников В. Г., Самилък С. И. и др. Лесостепная дубрава «Лес на Ворскле» // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. 1974. № 367. С. 7—40. — Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 207 с. — Смирнова О. В., Чистякова А. А. Анализ фитоценологических потенций некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 3. С. 350—352. — Смирнова О. В., Чистякова А. А. Анализ поведения некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М., 1982. С. 52—56. — Смирнова О. В., Чистякова А. А., Понадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушчино, 1990. 92 с. — Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Статья поступила в редакцию 6 октября 1994 г.

УДК 581.524.3

Вестник СПбГУ. Сер. 3, 1995, вып. 4 (№ 24)

Ю. И. Самойлов, В. С. Ипатов

ПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА СУХИХ СОСНЯКОВ НА ПЕСКАХ

Каждое растительное сообщество существует в пространстве, занимая определенный тип экотопов, и во времени — как стадия в сукцессионном ряду. Поэтому совмещение в пределах одной классификации экологических и динамических принципов представляется весьма перспективным [Ипатов В. С., 1990]. Такой подход применялся в лесной типологии, однако, по нашему мнению, он заслуживает более детальной проработки, в частности более полного учета динамики напочвенного покрова.

Данная работа является фрагментом многолетних исследований сухих сосняков на песках, выполнявшихся сотрудниками лаборатории геоботаники Биологического института ЛГУ (СПбГУ). Ее задача — охарактеризовать ход пирогенной (постпожарной) сукцессии нижних ярусов зеленомошно-лишайниковых сосняков по материалам прямых наблюдений и изучения пространственно-временной мозаичности.

Исследования проводились на северо-восточном побережье Ладожского озера, в Олонецком районе Карелии, в сухих сосняках на древних дюнах и береговых валах, протянувшихся узкой полосой (0.5—1 км) между поселками Тулокса и Видлица.

Из литературы известно, что ход посткатастрофического восстановления (демутации) напочвенного покрова лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков отличается значительной определенностью: в разных климатических условиях после пожаров и после рубок прослеживаются одни и те же стадии сукцессии [Корчагин А. А., 1954; Пушкина Н. М., 1960; Магомедова М. А., 1981]. На 1-й стадии развиваются пионерные мхи (*Seratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.), затем господство переходит к *Polytrichum piliferum*, который на 3-й стадии вытесняется трубчатými и бокальчатыми кладониями (*Cladonia deformis*, *C. cognata*, *C. coccifera*, *C. pixidata*, *C. gracilis* и др.). Четвертая стадия — заключительная — характеризуется господством кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и др., позднее — *C. stellaris*). Такое направление сукцессии обусловлено в первую очередь различием адаптивных стратегий господствующих синузий. Засе-

© Ю. И. Самойлов, В. С. Ипатов, 1995.

ление вырубок и особенно гарей идет в основном за счет приноса зачатков со стороны, поэтому преимущество оказывается у эксплерентов-анемохоров — пионерных верхоплодных мхов с обильным спороношением. Массовое распространение бокальчатых лишайников сдерживается не столько особенностями размножения, сколько недостатком подходящего субстрата (веточный опад, трухлявая древесина, подстилка, отмирающий политрихум). Кустистые лишайники появляются тоже на органическом субстрате, но их зачатки (преимущественно обломки подоцетий) распространяются гораздо медленнее. Однако кустистые лишайники значительно конкурентоспособнее своих предшественников и при неизменности условий среды завершают сукцессию. В случае развития сомкнутого древостоя или густого кустарничкового яруса лишайниковый покров сменяется зеленомошным из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и других видов.

При наличии аналогичных по стратегии групп мхов и лишайников порядок сукцессионных фаз сохраняется. Так же, например, идет пирогенная сукцессия вересковых пустошей [Legg C. J., 1980; Gimingham C. H. e. a., 1981].

Рассмотрим ход пирогенной сукцессии в районе исследования на материале 8-летних наблюдений на постоянных трансектах, заложенных в 1977 г., на 3-й год после беглого низового пожара, произошедшего в 1975 г. Трансекты были расположены на открытом участке с отдельными соснами 70—90 лет (часть спелого древостоя была вырублена в 1974 г.), окруженном группами молодняков высотой 4—6 м. Немногочисленный подрост сосны высотой до 1 м почти полностью погиб при пожаре. Выгоревшая площадь невелика — порядка 0.2—0.3 га. Судя по обгорелым остаткам покрова (мертвый вереск *Calluna vulgaris*, кустистые лишайники, кое-где — политрихум) и растительности за границей гари, до последнего пожара здесь преобладали политрихово-лишайниковые и вересково-политрихово-лишайниковые пятна, вероятно, тоже постпожарные. Поскольку весь район исследования в 1944 г. находился в зоне активных боевых действий, мы датировали этот пожар 1944 г., что подтверждается возрастом молодых сосняков (в 1977 г. — 28—32 года).

Трансекты длиной 19.5 и 21.5 м состояли из 30 и 33 примыкающих площадок 0.63×0.63 м (0.4 м²). Обе захватывали не поврежденный в 1975 г. огнем покров, поэтому мы могли наблюдать не только начало зарастания свежей гари, но и изменения растительности на поздней стадии восстановления.

На первом этапе анализа стояла задача охарактеризовать динамику видов в среднем, не учитывая мозаичности. Результаты такой обработки показаны на рис. 1 и 2. За 8 лет наблюдений (10 лет после пожара) живой напочвенный покров заселил около 70% площади при исходном покрытии 4% (рис. 1). Существенные изменения произошли в составе мертвого покрова. Если в 1977 г. 60% площади занимали сгоревшая подстилка и обгорелые остатки кустистых лишайников, то в 1984 г. вся незаросшая территория была покрыта опадом, на 3/4 — хвойным.

Скорость развития мохово-лишайникового покрова оказалась разной: на площадках трансекты 1 зарастание шло медленно, на трансекте 2 — существенно быстрее (рис. 2). Возможно, ускорение связано с наличием там нескольких площадок, выгоревших слабее остальных, и с переносом зачатков по склону.

Из видов травяно-кустарничкового яруса активно развивался вереск. Генеты *Calluna vulgaris*, появившиеся уже в 1976 г., к концу срока превратились в генеративные особи. Если учитывать только те площадки, где вереск присутствовал, то его среднее покрытие возросло

с 1 до 14%. Брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), сильно пострадавшая от пожара (ее корневища обнажились после сгорания подстилки), новых побегов не образовывала, и ее роль не изменилась. В первые годы кое-

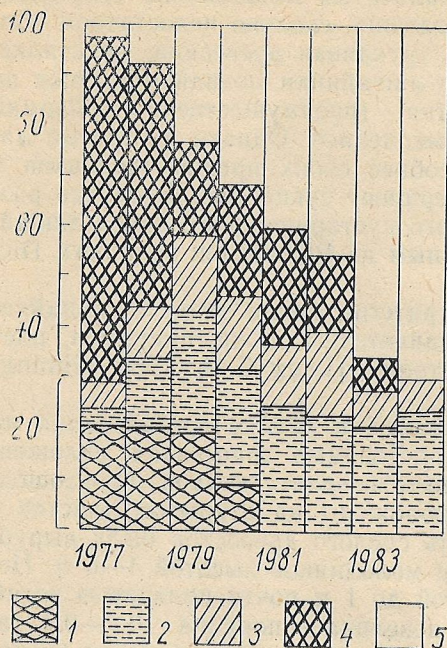


Рис. 1. Диаграмма изменений состояния напочвенного покрова гари в первые годы после пожара.

1 — обгорелые лишайники; 2 — хвойный опад; 3 — веточный опад, кора; 4 — горелая подстилка; 5 — живой напочвенный покров. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — проективное покрытие, %.

Развивалось и послепожарное возобновление сосны. Средняя численность его в 1984 г. составила 8.2—9.3 шт/м, а проективное покрытие — 6—7.5%. На негорелом участке жизнеспособность подростов этой же генерации была выше — при одинаковой численности среднее покрытие достигло 23.5%. Используя данные, полученные на трансектах, мы попытались реконструировать ход послепожарной сукцессии. Допустив, что после пожара 1944 (?) г. состояние гари и ее заселение примерно соответствовали наблюдавшимся на гари 1975 г., можно передвинуть зафиксированные в 1977—1984 г. отрезки кривых по оси времени на 30 лет назад (рис. 3). Это позволяет связать начальный период пирогенной сукцессии с завершающим, описанным на ненарушенной части тех же трансект. Поскольку в 1944 г. пожар был более сильным, вероятно, что ход развития кустистых лишайников точнее отражает нижняя кривая, построенная по материалам трансекты 1. По-видимому, роль бокальчатых лишайников преувеличена, так как мы использовали для экстраполяции покрытие слабо дифференцированного первичного слоевища. При этом весьма возможно, что значительная часть его в действительности принадлежала корковым лишайникам типа *Viatoga* и *Lecanoga*, которые развиваются раньше бокальчатых [Пушкина Н. М., 1960]. В то же время даже гиперболизированная крутизна кривой покрытия недостаточна для выделения стадии господства бокальчатых кладоний. Можно предположить, что сукцессия идет по-разному в зависимости от характера первичного зарастания гари, когда растительность очень мозаична. Приведенная на рис. 3 графическая схема основана на усредненных данных и мозаичности напочвенного покрова не учитывает.

Для выявления мозаичности покрова и ее динамики были использованы возможности специализированной компьютерной программы КАРТА [Ястребов А. Б., 1991]. Объединив погодичные описания каждой трансекты в единый блок таким образом, чтобы одна его ось соответствовала варьированию растительности в пространстве (вдоль трансекты), а вторая — изменениям во времени (по годам), мы провели компонентный и кластерный анализы. Программа позволяет полу-

чить результаты и в графической форме, в виде карт, что облегчает их интерпретацию.

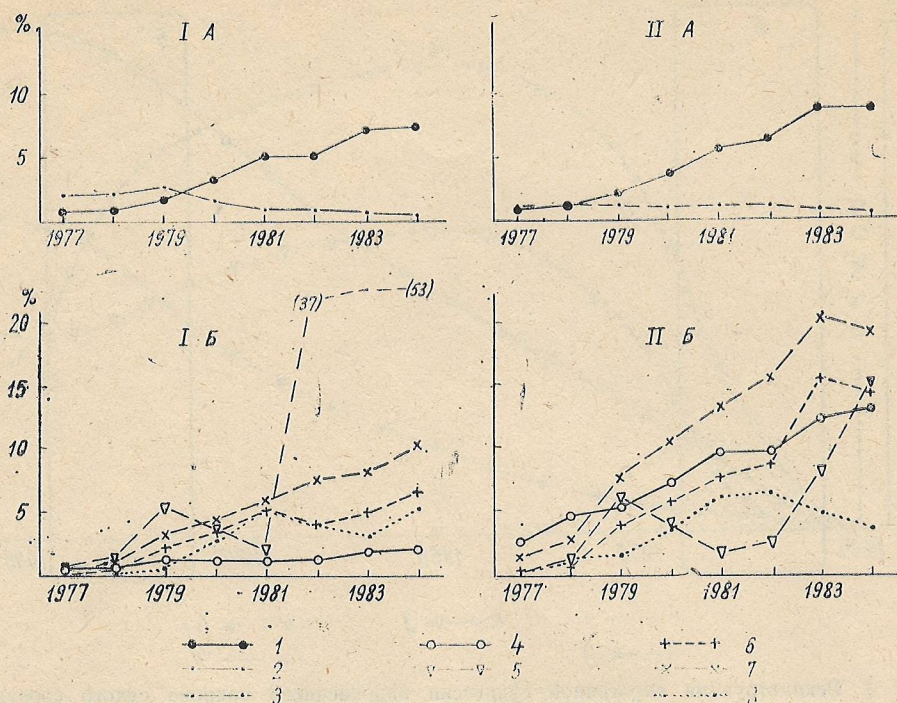


Рис. 2. Постпожарная динамика живого напочвенного покрова на постоянных трансектах 1 (I) и 2 (II).

А — травяно-кустарничковый ярус, Б — мохово-лишайниковый ярус. 1 — *Calluna vulgaris*; 2 — *Festuca ovina*; 3 — *Vaccinium vitis-idaea*; 4 — кустистые лишайники; 5 — бокальчатые лишайники; 6 — *Polytrichum piliferum*; 7 — *P. juniperinum*; 8 — *Seratodon purpureus*. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — проективное покрытие, %.

Как следовало ожидать, первые 3 оси главных компонент (ГК) с суммарным вкладом в общую дисперсию 0.473 определяются и временным градиентом, и пространственной неоднородностью растительности. Как-либо «взвесить» роль того или иного слагаемого в разных компонентах сложно, поскольку во всех случаях мозаичность усиливается со временем. Существенным обстоятельством является отчетливое и устойчивое разделение пятен с обилием *Polytrichum piliferum* и пятен с *P. juniperinum*. Эти виды приурочены к противоположным концам 2 оси ГК, причем *P. piliferum* в пространстве 1-й и 2-й осей ГК близко соседствует с кустистыми лишайниками, а *P. juniperinum* — с вереском.

Типы пятен, выделенные в пространственно-временном блоке с помощью кластерного анализа евклидовых расстояний между описаниями площадок, показаны на рис. 4. Тип 1 объединяет состояния первичного зарастания гари в первые два года наблюдений (общее покрытие в среднем равно 6%) и более поздние состояния на тех площадках, где формировался разреженный покров с преобладанием *Seratodon purpureus* и *Cladina arbuscula*, а в конце периода кустистые лишайники господствовали.

Во 2-й тип выделились площадки, обильно зараставшие *Polytrichum piliferum* (среднее покрытие в типе 30.8%), причем к концу срока — с участием бокальчатых лишайников. Характерно развитие

Cladina arbuscula, в последние годы (1983—1988) достигшей покрытия 15%.

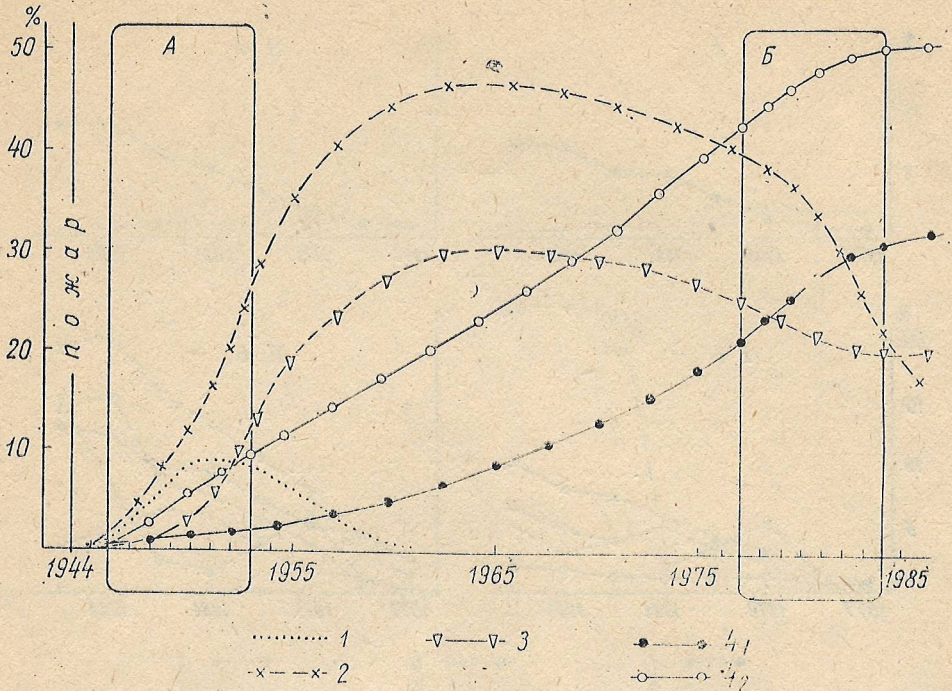


Рис. 3. Реконструкция пирогенной сукцессии напочвенного покрова сухого сосняка после пожара в 1944 г.

В рамках — отрезки кривых, полученные при наблюдениях 1977—1984 гг.: А — на гари 1975 г., В — на гари 1944 г., 1 — *Ceratodon purpureus*; 2 — *Polytrichum piliferum* + *P. juniperinum*; 3 — бокальчатые лишайники; 4 — кустистые лишайники (4₁ — на трансекте 1, 4₂ — на трансекте 2). По оси абсцисс — годы, по оси ординат — проективное покрытие, %.

Типы 3 и 4 характеризуются обильным развитием *Polytrichum juniperinum*. В пятна типа 3 вошли состояния, в которых покрытие кустистых лишайников не превышало 1—2%. На части площадок в небольшом количестве присутствовал вереск. Тип 4 можно рассматривать как позднюю стадию развития 3-го типа. Его отличает господство *Polytrichum juniperinum* (покрытие в 1983—1984 гг. до 50—70%) и

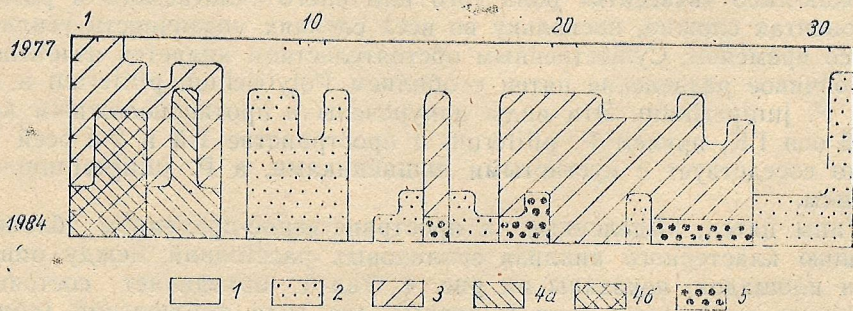


Рис. 4. Пространственно-временная мозаичность напочвенного покрова при зарастании гари (трансекта 2).

1—5 — типы пятен (объяснение в тексте). По оси абсцисс — номера площадок. По оси ординат — годы.

обилие кустистых лишайников (до 15—20%). Подтипы 4а и 4б различаются степенью участия вереска: в 4а его почти нет, в 4б он покрывает в среднем 27,5% площади.

Перечисленные типы пятен охватывают 240 состояний из 248 описанных. Последний (5-й) сформировался в последний год наблюдений там, где на фоне из *Polytrichum juniperinum* обильно разрослись слоевища бокальчатых (корковых ?) лишайников.

Таким образом, при зарастании гари уже на 4—5 год после пожара возникает пространственная неоднородность растительности. Основные варианты первичного зарастания сохраняются в дальнейшем и влияют на скорость сукцессии и выраженность ее стадий. Некоторые стадии могут выпадать, некоторые вообще слабо выражены и кратковременны. Так, стадия пионерных мхов (*Ceratodon*, *Pohlia*) — это стадия несомкнутого покрова: пионерные мхи поселяются локально, т. е. большая часть территории в это время лишена растительности. Описанная в литературе схема стадий должна рассматриваться как усредненная. Стадии накладываются одна на другую, и наступление очередной стадии означает, что характерный для нее растительный покров становится преобладающим в мозаике. Даже при полном господстве растительности заключительной фазы (кустистых лишайников) в покрове присутствуют (редко или единично) виды всех предшествующих (политриховые мхи, бокальчатые лишайники) [Пушкина Н. М., 1960].

Как показали наши исследования, постпожарная мозаичность в ходе развития напочвенного покрова становится более разнообразной благодаря появлению новых типов пятен на фоне образовавшихся ранее (рис. 4). Это означает, что мозаичность усиливается из-за различной скорости смен в разных частях гари: там, где скорость почему-либо низка, долго сохраняются первичные пятна, в благоприятных условиях формируются новые. На темпы сукцессии влияет множество факторов: размеры выгоревшей площади, сила пожара, состояние поверхности почвы, рельеф местности, характер и степень повреждения древостоя и т. д. Так, на краях и в «языках» пятен выгорания облегчается инспермация не только пионерных видов, но и прочих. В местах, слабо затронутых огнем, сохраняются некоторые растения кустарничкового яруса и их семена, которые быстро прорастают на освободившейся площади. При сохранении древостоя обгоревшие места быстро покрываются опадом, что обеспечивает возможность поселения видов поздних стадий и ограничивает поселение видов-пионеров. В итоге напочвенный покров, восстанавливающийся на гари, по прошествии нескольких десятилетий представляет пеструю мозаику пятен, относящихся к разным фазам демутиации. Поэтому датировка пожара по степени восстановления покрова невозможна. Можно говорить лишь о «сукцессионном возрасте» пятен по аналогии с возрастными состояниями растений.

За счет локальных различий в скорости смен возникает множественность путей смены. Эквифинальность сукцессии достигается через разные промежуточные состояния. Это было показано нами при анализе матриц переходов [Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н., 1985]. К такому же выводу приводят результаты изучения оснований дернин *Cladina arbuscula*. Работа выполнялась на серии контуров с разной «продвинутостью» сукцессии — от преобладания политриховых мхов до полностью сомкнувшихся дернин кустистых лишайников. Оказалось, что под крупными дернинами лишайника возможно как высокое обилие остатков ксерофитных политрихумов (иногда слоем до 2 см), так и полное их отсутствие. В последнем случае под дернинами находился слой подстилки (хвоя и т. п.). Бокальчатые кладонии, которые сохраняются значительно хуже, тем не менее почти всегда обнаруживались вместе с *Polytrichum* под мелкими дернинами кустистых. Под крупными сомкнутыми дернинами их уже не удается дифференцировать, но

нередко встречаются отдельные живые сцифы, вплетенные в края дернин.

Из этого следует, что покров из бокальчатых кладоний чаще всего предшествует возникновению дернинок *Cladina arbuscula*, хотя возможно и синхронное развитие в контакте, когда бокальчатые в конце концов поглощаются кустистыми. В то же время существует несколько вариантов покрова, предшествующих поселению бокальчатых лишайников: покров из *Polytrichum* (*P. juniperinum* или *P. piliferum*), опад (подстилка, древесная труха) и *Polytrichum* с опадом. Если развитие бокальчатых почему-то замедленно, *Cladina arbuscula* поселяется непосредственно в покрове политриховых мхов или на подстилке.

Вывод о существовании разных путей постпожарной демутации напочвенного покрова сухих сосняков подтверждается анализом пятен мозаичности на старых гарях. Для этой работы в районе исследования были выбраны два участка леса площадью 0,3 и 0,5 га, расположенные на заросшей гари примерно 30-летней давности. Пожару предшествовала рубка, причем часть стволов оставлена на месте. Древостой образован 75—80-летними соснами (сомкнутость 0,1—0,15) и группами сосновых молодняков (25—30 лет), занимающими около 30% площади участков. На первом участке растительность была полностью зартирована и описана, на втором сделаны описания пятен.

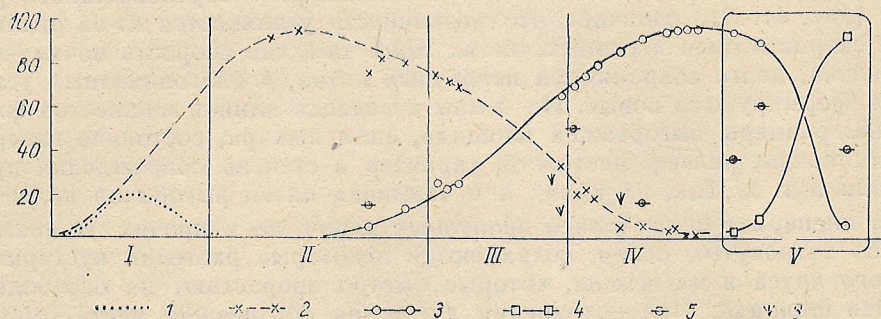


Рис. 5. Стадии пирогенной сукцессии напочвенного покрова сухого сосняка при отсутствии бокальчатых лишайников.

1—*Ceratomodon purpureus*; 2—*Polytrichum piliferum*; 3—кустистые лишайники; 4—*Pleurozium schreberi*; 5—*Calluna vulgaris*; 6—*Festuca ovina*. По оси абсцисс — стадии сукцессий, по оси ординат — проективное покрытие, %.

При обработке оказалось, что описанные пятна не укладываются в один ряд, но образуют четкую последовательность, если разбить их на 2 группы.

Описание элементов мозаичности на участке 1 удалось расположить в ряд, представляющий таксономический [по: Василевич В. И., 1969] континуум от чисто политриховых пятен до кустистолишайниковых (рис. 5). Бокальчатые лишайники в этих пятнах не играют сколько-нибудь заметной роли — их проективное покрытие нигде не превышает 1—3%. Если интерпретировать этот ряд как временной в соответствии с разным сукцессионно-возрастным состоянием пятен, то ход развития растительности после пожара представляется следующим.

При полном выгорании подстилки на обугленной поверхности минерального грунта поселяются пионерные мхи и *Polytrichum piliferum*, который на открытых местах (лишенных источников опада) образует длительно (2—3 десятилетия) существующий чистый покров, достигающий покрытия 90—100%. Обычно такие политриховые пятна, иногда с овсяницей овечьей, сохраняются либо в наиболее сухих местах — на открытых южных склонах, либо на заброшенных дорогах. На бо-

лее благоприятных по микроклимату местообитаниях (северные и восточные склоны, притененные древостоем участки) среди ковра *Polytrichum piliferum* быстро появляются кустистые лишайники, которые, разрастаясь, подавляют и замещают его. Судя по мощности лишайниковых дернин, этот процесс быстрее всего идет в послепожарных сосновых молодняках, где из-за накопления хвойного опада политрихум, по видимому, начинает отмирать, не образовав сплошного покрова, а кустистые кладины поселяются и на опаде, и по мху.

Исходя из таких представлений, полученный ряд можно разделить на 4 отрезка — стадии сукцессии: 1) стадию господства *Polytrichum piliferum*; 2) стадию господства *P. piliferum* и кустистых кладин; 3) господства кустистых кладин и 4) господства *Pleurozium schreberi*. Достраивая ряд влево, выделим еще стадию пионерных мхов (рис. 5). На нашем участке с сомкнутым напочвенным покровом эта кратковременная стадия уже не представлена. Немногочисленные пятна с участием и господством зеленых мхов приурочены к наиболее густому 30-летнему сосняку (сомкнутость 0.7, высота 4—5 м) с обильным вереском (покрытие 35—60%). В отличие от первых четырех стадий, развивающихся при сильно изреженном древостое (абerrационно-демутационный ряд по Ипатову [Ипатов В. С., 1990]), стадия зеленомошного покрова относится к нормально-демутационному ряду, поскольку возникает под пологом древостоя нормальной плотности.

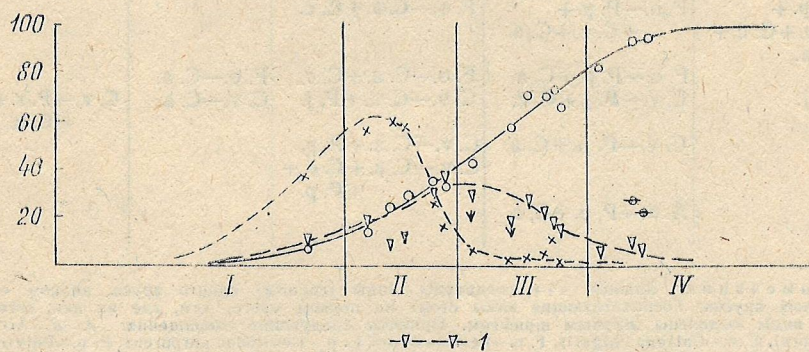


Рис. 6. Стадии пирогенной сукцессии напочвенного покрова сухого сосняка при обилии бокальчатых лишайников.

1 — бокальчатые лишайники; остальные обозначения — как на рис. 5.

Второй вариант пирогенной сукцессии показан на рис. 6. Для построения кривых использованы 15 описаний пятен, в основном сделанные на участке 2. Насколько можно судить по нашим наблюдениям, для развития бокальчатых лишайников благоприятны места неполного выгорания (с остатками кустистых кладин) и пятна накопления опада (в том числе под кронами крупных сосен). На слабогорелых местах бокальчатые лишайники зачастую обильны под пологом кустарничков — вереска и толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*), которые появляются на 2—4-й год после пожара.

Восстановление напочвенного покрова идет примерно так, как мы наблюдали на постоянных трансектах. До смыкания покрова господствует *Polytrichum piliferum*, реже *P. juniperinum* (в кустарничковом ярусе — вереск). Этот период заполнения пространства после деструкции В. С. Ипатов назвал стадией релаксации [Ипатов В. С., 1990; Ипатов В. С. и др., 1991]. На следующей стадии, когда общее покрытие приближается к 100%, бокальчатые и кустистые лишайники постепен-

Но переходят из наполнителей в согосподствующие, совместно подавляя *Polytrichum*, роль которого быстро падает. В этой фазе покрытие бокальчатых и кустистых лишайников увеличивается синхронно, поэтому случаи господства бокальчатых на политриховом фоне очень редки. Они возможны там, где из-за слоя обломков гнилой древесины и опада *Polytrichum* не образует сплошного ковра. Далее наступает период подавления бокальчатых кладоний кустистыми, завершающийся, как и в первом варианте, стадией полного господства последних.

Таким образом, выделяются следующие стадии: 1) господство *Polytrichum piliferum* (*P. juniperinum*); 2) согосподство бокальчатых и кустистых лишайников (в начале стадии господствует политрихум); 3) господство кустистых лишайников при согосподстве бокальчатых; 4) господство кустистых кладоний. Как и первый ряд, этот также относится к абберационо-демутационным и в случае развития древостоя нормальной плотности может завершиться зеленомошной стадией.

Некоторые типы постпожарных пятен напочвенного покрова сосняков

Релаксация	Стадии абберационного ряда			Нормальный ряд
	I	II	III	
P. p. + C. p. P. p. P. p. + C. c. + C. a. F. o. — P. p. + + C. p. + C. c. + + C. a.	P. p. + C. a. C. c. + C. a. + P. p. F. o. — P. p. + + C. c. + C. a.	C. a. + P. p. C. a. + P. p. C. a. + C. c. F. o. — C. a. + C. c.	C. a.	C. a. + P. s. P. s. + C. a.
C. v. — P. j.	F. o. — P. p. + C. a. C. v. — P. j. + C. c.	F. o. — C. a. + C. c. C. v. — C. a. + P. j.	F. o. — C. a. C. v. — C. a.	C. v. — P. s. + + C. a.
	C. v. — P. p. + C. a.	C. v. — C. a. + P. p. C. v. — C. a. + C. c. + + P. p.		
	A. u. — P. p. + C. a.			

Примечания. Знаком «+» соединены виды (группы) одного яруса, знаком «—» — виды разных ярусов. Господствующие виды стоят на первом месте; там, где их нет, согосподствующие виды выделены жирным шрифтом. Приняты следующие сокращения: A. u. — *Arctostaphylos uva-ursi*, C. v. — *Calluna vulgaris*, F. o. — *Festuca ovina*, C. p. — *Ceratodon purpureus*, P. p. — *Polytrichum piliferum*, P. j. — *P. juniperinum*, P. s. — *Pleurozium schreberi*, C. c. — бокальчатые лишайники, C. a. — кустистые лишайники.

В заключение приведем список типов пятен напочвенного покрова, зарегистрированных при выполнении данной работы, разделив их по стадиям постпожарных смен (таблица). При наименовании типов использовалась шкала господства [Ипатов В. С. и др., 1966], градации которой выражаются в доле покрытия вида от общей проекции растительности. Из пяти градаций в название вошли три: господствующие (более 67%), согосподствующие (33—67%) и наполнители (5—33%), причем степень обилия определялась отдельно для травянокустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Таблица позволяет проследить временные связи разных пятен. Последовательные стадии развития одинаковых по типу первичных (после пожара) пятен помещены в одну строку.

Рассматривая таблицу, нетрудно заметить, что разнообразие пятен возрастает на средних стадиях демутиации. Отметим также условность деления на стадии, особенно ясно проявляющуюся при разбиении конкретных рядов (рис. 5, 6).

Перечисленные в таблице типы не исчерпывают всего разнообразия вариантов зарастания гарей. В список вошли лишь те, положение которых в сукцессионном ряду наиболее очевидно и подтверждено пря-

мыми наблюдениями. Более полный перечень типов постпожарной растительности будет приведен в следующих работах.

Summary

Yu. I. Samojlov; V. S. Ipatov. Postfire successions in the ground cover of dry pine forests on sands.

The ways of lower layers regeneration and development of its spatial structure studied on permanent plots for 8 years since the second year after fire have been studied. The analysis of spatio-temporal pattern on the sites burnt 30 years ago showed that there were two paths of postfire succession. The problem of distinguishing of stages in the postfire succession is discussed.

Литература

- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с. — Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 8. С. 1121—1126. — Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 818—830. — Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Труды БИН АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). 1954. Вып. 9. С. 75—149. — Магомедова М. А. Послепожарное восстановление лишайникового покрова на севере Тюменской области. // Биол. пробл. Севера. 9-й симпозиум. Сыктывкар. 1981. С. 194. — Пушкина Н. М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. 123 с. — Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Анализ сукцессионной мозаики почвенного покрова с использованием Марковских моделей // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 1. С. 12—22. — Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л., 1991. 200 с. — Gimingham C. H., Hobbs R. J., Mallik A. U. Community dynamics in relation to management of heathland vegetation in Scotland // Vegetatio, 1981. Vol. 46—47. P. 145—155. — Legg C. J. A Markovian approach to the study of heath vegetation dynamics // Bul. Ecol., 1980. Vol. 11. N 3. P. 393—404.
- Статья поступила в редакцию 17 апреля 1995 г.

Н. П. Черепанова

ОБЗОР ВИДОВ *PERONOSPORA* SDA., ПАЗИТИРУЮЩИХ НА РАСТЕНИЯХ СЕМ. *CARYOPHYLLACEAE*

Первым видом *Peronospora*, упоминающимся в качестве паразита многих растений из сем. *Caryophyllaceae*, является *Peronospora conferta* (Ung.) Ung., который был вначале отнесен к роду *Botrytis* (*Botrytis conferta*) и только позднее [Unger F., 1847] перенесен в род *Peronospora*. В это же время Берклей [Berkely J., 1846] описывает под названием *Botrytis arenariae* второй вид, позднее перенесенный в род *Peronospora*.

В последующие годы число видов *Peronospora*-паразитов на *Caryophyllaceae* значительно увеличивается благодаря исследованиям ряда авторов [Caspary R., 1855; Fuckel L., 1863; de Bary A., 1863; Farlow W., 1884; Schröter J., 1886; Fischer A., 1892; Magnus P., 1893; Berlese A., 1898; Wilson G., 1919; Gaumann E., 1923; Savulescu T. et Rayss T., 1930; 1934; Gustavsson A., 1959; Ячевский А. А., Ячевский П. А., 1931; Наумов Н. А., 1954; Ульянищев В. И., 1967; Осипян Л. Л., 1967; Гапоненко Н. И., 1972; Васильева Е. Д., 1973; Станявичене С. Ю., 1985 и др.] Особенно следует подчеркнуть работу Гоймана, который одним из первых экспериментально подтвердил наличие у видов этого рода узкой специализации.

В 1930 г. румынские микологи [Săvulescu T., Rayss T., 1930] описа-