

Е.М. Лавренко

Полевая геоботаника

Том 4. Сезонная динамика растительного сообщества

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Е11

Е11 **Е.М. Лавренко**
Полевая геоботаника: Том 4. Сезонная динамика растительного сообщества / Е.М. Лавренко – М.: Книга по Требованию, 2013. – 348 с.

ISBN 978-5-458-32227-0

"Полевая геоботаника" является наиболее полным руководством, в котором 1) излагаются основные теоретические вопросы геоботаники, которые необходимо знать при изучении растительного покрова; 2) описывается большинство современных методов полевого, маршрутного и стационарного изучения растительного покрова и приводится их критическая оценка.

ISBN 978-5-458-32227-0

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

И. В. Борисова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

І. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Большинство признаков растительного сообщества, как частных, так и общих, обладает способностью изменяться в течение года наряду с изменениями условий среды. Изменчивость их обусловлена в первую очередь различными проявлениями жизнедеятельности растений, образующих фитоценоз. Каждое растение в периоды роста и покоя проходит ряд определенных фенологических фаз развития. Различаются циклы фаз вегетативных и генеративных побегов, а в подземной части — циклы фаз подземных побегов и корней. Чаще всего в сообществе имеются виды с разным (по времени) ходом смены фенологических фаз. Кроме того, одни из них растут или вегетируют в течение круглого года, тогда как другие какую-то определенную часть года находятся в состоянии покоя. Обычно часть взрослых особей ценопопуляции каждого вида проходит полное развитие (вегетативный и генеративный циклы), остальные — неполное (только вегетативный цикл). Лишь в отдельные благоприятные по метеорологическим условиям годы все взрослые особи какого-либо вида могут быть генеративными, а в неблагоприятные — вегетативными. Эти особенности фенологического развития ценопопуляций также сильно влияют на ход сезонных изменений признаков фитоценоза.

Таким образом, сезонная динамика растительного сообщества представляет собой изменчивость его признаков, обусловленную ростом и развитием растений и сезонными изменениями факторов среды обитания. И. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951) и А. П. Шенников (1964) указали на периодичность всех признаков растительного сообщества, однако они не раскрыли различный характер этой периодичности. Между тем следует различать признаки, имеющие годичный цикл изменчивости, и признаки с иными (пока еще не выявленными) циклами.

Признаки ассоциации как типа фитоценоза обычно делят на аналитические и синтетические (Braun-Blanquet et Ravillard, 1922; Алехин, 1924а, 1925, 1936; Сукачев, 1928). Рассматривая сезонную динамику растительного сообщества, мы будем иметь в виду аналитические признаки, так как они являются признаками фитоценоза. Синтетические признаки (константность, верность и коэффициент общности) необходимы

только для сравнения описаний конкретных площадок, кроме того, они целиком зависят от аналитических признаков, поэтому мы на них останавливаться не будем.

Аналитические признаки в свою очередь можно разбить на две категории: простые (или частные) и сложные (или общие).¹

I. Простые признаки:

- 1) состав (флористический, популяционный, возрастной, жизненных форм, феноритмотипов и др.);
- 2) сложение (показатели обилия и размещения, по Понятовской, 1964) — численность, проективное покрытие, продуктивность, встречаемость, общественность и др.

II. Сложные признаки:

- 1) строение — синузальный состав (ярусы, микроценозы, социэты,² разновременные сезонные синузии);
- 2) физиономичность;
- 3) взаимоотношения растений и др.

Такое (и вообще любое) разделение признаков растительного сообщества весьма условно, так как между ними существует сложная связь и зависимость, но оно необходимо в данном случае для выяснения характера их сезонных изменений.

В фенологической и геоботанической литературе очень часто вместо термина «ход сезонного развития», или, вернее, «ход сезонных изменений» неправильно употребляют термин «ритм сезонного развития», или «сезонный ритм развития». Сезонных ритмов в природе не существует. Сезоны — фазы годового ритма, или цикла. Говоря о ритмике³ развития сообщества, мы должны иметь в виду многолетний ход сезонных изменений с частотой колебаний в один год (годовой ритм) или, другими словами, ежегодное повторение в основных деталях определенного законченного цикла фенологических явлений.

Для каждого растительного сообщества характерен свой ход сезонных изменений (Сукачев, 1903; Ильинский, 1937; Кожевников, 1937; Работнов, 1962; Шенников, 1964), свои сроки начала и окончания вегетации, периода (или периодов) максимального развития, общей длительности цветения, изменения числа вегетирующих, цветущих и плодоносящих видов, смены аспектов и фаз сезонного состояния. В связи с этим в каждом сообществе по особому проходят нарастание органической массы, разложение отмерших остатков и обмен веществ между растениями, почвой и окружающим воздушным пространством. Все это в конечном итоге определяется соотношением двух причин — влиянием исторического прошлого и современных условий существования (Сукачев, 1903; Кожевников, 1937; Ярошенко, 1961).

В настоящее время следует различать природную (естественную) сезонную изменчивость и преобразованную, видоизмененную человеком (Работнов, 1962), но не только на лугах, а и в степях, лесах и других типах растительности. Природная сезонная изменчивость может быть обычной для данных условий произрастания и отклоняющейся от обычной в результате своеобразных сочетаний условий погоды (засухи, сильные и обильные дожди, поздние или ранние заморозки и т. п.). Видоизмененная человеком сезонная изменчивость связана с сенокосением, выпасом, распашкой, рубками и др.

В настоящей работе мы не касаемся двух очень важных разделов сезонной динамики растительного сообщества: изменений продуктивности фитомассы в годовом цикле и специального вопроса сезонных изменений взаимоотношений растений. Ниже особое внимание обращено на простые и слож-

¹ Эти категории близки группам признаков А. Г. Воронова (1963), но относятся к фитоценозу и поэтому не охватывают всех признаков ассоциации, указываемых им.

² Социэты — внутриярусные синузии, образующие мозаику внутри яруса (Корчагин, 1968).

³ Под ритмичностью обычно понимают строгую повторяемость одних и тех же процессов (Эмме, 1962).

ные признаки сообщества, обладающие годичным ритмом изменений, и степень их выраженности. В первую очередь рассматривается периодичность признаков состава и сложения, так как она определяет сезонную изменчивость более общих признаков — строения и физиономичности. Изменения тех и других признаков в общей сложности обуславливают смену фаз сезонных состояний (сезонные модификации сообщества).

Сезонную динамику растительного сообщества в основном определяет состав растений разных типов ритмики (феноритмотипов). Поскольку о них не говорилось в статье, посвященной фенологии отдельных растений (Бейдеман, 1960), с этого раздела мы и начинаем рассмотрение сезонных изменений состава, строения внешнего вида фитоценоза и методов их изучения.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ РАСТЕНИЙ (ФЕНОРИТМОТИПЫ)

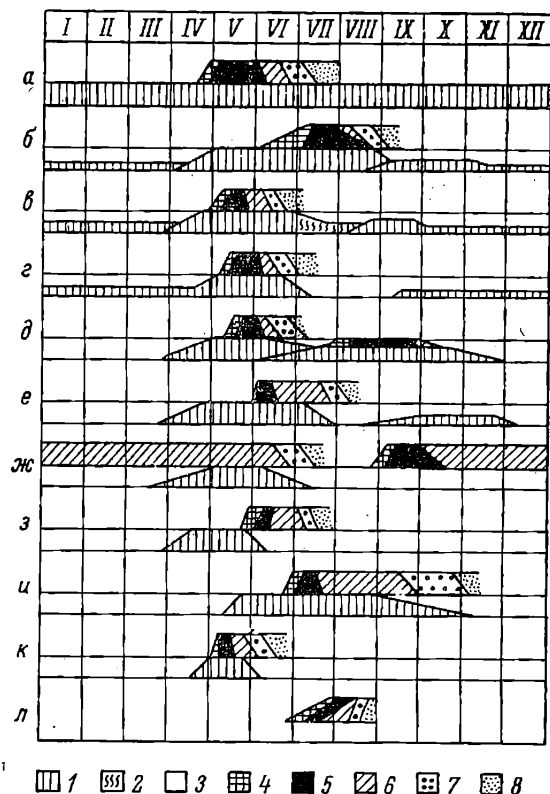
Фенологическое развитие растений в его обычном понимании (как смена определенных фаз) является внешним проявлением ритмики процессов побего- и корнеобразования. Фенофазы и смена их, наблюдаемая в годичном цикле, отражают ход возобновления, нарастания, генеративного состояния и отмирания побегов. Длительность периодов роста и покоя и время года, к которому они приурочены, неодинаковы у разных растений и зависят в первую очередь от их происхождения (Diels, 1918; Scharfetter, 1922, и др.), а кроме того, от тех узких эколого-исторических (фитоценологических) факторов, которые обуславливают развитие растения на данном местобитании (Трофимов, 1939; Сенянинова-Корчагина, 1954; Серебряков, 1959; Савоськин, 1960; Ярошенко, 1961). В связи с этим различают растения с разным характером фенологического развития в годичном цикле, которые называют феноритмотипами (Борисова, 1965б), или фенологическими типами (Łukasiewicz, 1967).

Фенологические типы растений (феноритмотипы) объединяют растения со сходными длительностью и сроками начала и конца вегетации, а также с одинаковым направлением смен основных фенологических состояний — вегетации и покоя. Абсолютного покоя в природе не существует, поэтому условно периодом покоя мы, как и многие другие авторы (Сенянинова-Корчагина, 1954; Цельникер, 1958; Серебряков, 1959; Ворошилов, 1960; Савоськин, 1960; Медведев, 1961), называем период пониженной жизнедеятельности растения — замедленного обмена веществ и скрытого (эмбрионального) роста. Он характеризуется отсутствием у растений ассимилирующих органов (зеленых листьев или побегов).

Периодичность развития листьев, отражающая ритмику побегообразования, в большей степени, чем сроки прохождения отдельных фаз генеративного цикла, определяет ход сезонного развития растений. Согласно представлениям И. Г. Серебрякова (1964) и некоторых других авторов, к которым присоединяемся и мы, этот признак и должен быть положен в основу разграничения фенологических типов растений.

Исторический обзор классификаций растений по характеру хода их сезонного развития, имеющийся в работах А. П. Ильинского (1937), А. В. Кожевникова (1937) и И. Г. Серебрякова (1947), показал, что авторы их учитывали не одни и те же признаки. Кроме вышеназванного признака, чаще всего использован характер перезимовывания растений (Warming, 1884; Diels, 1918; Salisbury, 1925; Кожевников, 1937; Алехин, 1950), а также время и характер цветения (Бекетов, 1896; Scharfetter, 1922; Алехин, 1925; Кожевников, 1937; Трофимов, 1939; Лавренко, 1940; Шнелле, 1961, и др.). Созданные классификации в большинстве своем

основаны на изучении растений одного типа растительности (одной зоны) или небольшого района исследований, а потому, естественно, не охватывают всего природного многообразия объектов. Между тем назрела необходимость в создании единой классификации феноритмотипов. Такая классификация может быть разработана только в результате изучения фенологического развития растений, произрастающих в различных кли-



матических условиях, т. е. характерных для разных типов растительности. В связи с этим весьма перспективен путь изучения эволюции фенологических типов растений отдельных таксономических единиц растительности, предложенный Б. П. Степановым (1968).

И. Г. Серебряков (1964) на основании обзора материалов по ритму развития растений различных природных зон Советского Союза выделил пять основных фенологических типов растений.

Рис. 1. Спектр представителей различных фенологических типов растений. По А. Лукасевичу (Łukasiewicz, 1967) с добавлениями автора.

а — *Arabis caucasica* Willd.; б — *Veronica incana* L.; в — *Berteroa spathulata* (Steph.) C. A. Mey.; г — *Ranunculus illyricus* L.; д — *Lamium album* L.; е — *Papaver orientale* L.; ж — *Colchicum autumnale* L.; з — *Ferula caspica* M. B.; и — *Asclepias syriaca* L.; к — *Corydalis cava* (Mill.) Schweigg. et Korte; л — *Orobanche coerulescens* Steph. 1 — вегетация; 2 — полупокой; 3 — покой; 4 — бутонизация; 5 — цветение; 6 — плодоношение; 7 — зрелые семена; 8 — обсеменение.

Более поздние работы (Борисова, 1965б; Голубев, 1965; Баканова, 1966; Шамурин, 1966а; Łukasiewicz, 1966, 1967; Барабанов, 1966, 1967, 1968; В. В. Скрипчинский и Вл. В. Скрипчинский, 1968, и др.) позволили нам расширить эту классификацию. Она учитывает длительность вегетации растений, периодичность развития листьев, зимнее состояние растений. Можно различать следующие основные группы типов и типы растений по характеру их фенологического развития в годичном цикле (рис. 1).⁴

1. Длительновегетирующие. Период вегетации продолжается в течение всего или большей части года. Период покоя имеется, но не у всех типов.

1. Вечнозеленые. Листья функционируют больше года (до 14—16 месяцев и более; рис. 1, а), безлистного состояния побегов не бывает (*Asarum europaeum* L., виды р. *Pyrola* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Arabis caucasica* Willd.).⁵

⁴ Ниже приведены только основные типы. Некоторые из них, например вечнозеленые (Massart, 1908, 1910; Серебряков, 1961; Андреева, 1966) или летне-зимнезеленые (Łukasiewicz, 1966), имеют разные варианты смен генераций листьев или побегов. Как исключение выделены два подтипа: 2а и 6а, имеющие важное ценотическое значение или особенно интересные. В работе К. Г. Антоновой (1970) указан еще один тип коротковегетирующих растений: зимне-весеннезеленые с летне-осенним периодом покоя, который не вошел в нашу классификацию.

⁵ Примеры взяты из работ А. В. Коженикова (1937), И. Г. Серебрякова (1964), И. В. Борисовой (1965б), В. Н. Голубева (1965), В. В. Бакановой (1966), А. Лукасевича (Łukasiewicz, 1967) и В. В. Скрипчинского и Вл. В. Скрипчинского (1968).

2. Летне-зимнезеленые. Все время имеют зеленые листья за счет двух или трех генераций, сменяющих друг друга в течение года (рис. 1, б). Листья новой генерации обычно начинают отрастать еще до момента окончательного подсыхания листьев предыдущей генерации (*Briza media* L., *Geum rivale* L., *G. urbanum* L., *Veronica incana* L., *V. spicata* L.).
- а) Летне-зимнезеленые с периодом летнего полупокоя. Это — степные растения, в сухие годы имеющие период вынужденного полупокоя (отсутствие роста, постепенное подсыхание листьев; рис. 1, в). Окончательного подсыхания всех листьев у них не происходит и полупокой сменяется не покоем, как обычно, а новой вспышкой вегетации [*Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Stipa kirghisorum* P. Smirn., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Astragalus testiculatus* Pall., *Berteroa spathulata* (Steph.) C. A. Mey.].
3. Летне-зимнезеленые с кратковременным периодом осеннего покоя. Развитие их начинается после выпадения первых осенних дождей (в конце осени) и заканчивается в начале осени следующего года (Барабанов, 1966). Развивают обычно две генерации листьев, период покоя кратковременный, 1—2 месяца (*Plantago lanceolata* L., *Achillea filipendulina* Lam., *Pimpinella affinis* Ledeb.).
4. Осенне-зимне-весеннезеленые с периодом летнего покоя. Многолетние виды вегетируют с осени до весны (рис. 1, г), а на лето сбрасывают листья [*Ranunculus illyricus* L., *Allium caesium* Schrenk, *A. pallasii* Murr., *Pseudosedum lievenii* (Ledeb.) Berger]. Однолетние виды отмирают к лету или в начале лета, а семена их находятся до осени в состоянии покоя (*Androsace turczaninowii* Freyn, *Ceratocephalus orthoceras* DC.).
5. Весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя. Вегетируют с весны до осени (рис. 1, д). Осенью сбрасывают листья [листопадные древесные и кустарниковые растения умеренной зоны, а также многие лесные, луговые и степные травы — *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Ranunculus auricomus* L., *Heracleum sibiricum* L., *Linosyris villosa* (L.) DC., *Gypsophila paniculata* L., *Lamium album* L.].
- II. Коротковегетирующие. Период вегетации охватывает наиболее благоприятные сезоны года: весну и начало лета или лето и осень.
6. Весенне-осеннезеленые с периодами летнего и зимнего покоя. Растения этого типа имеют две генерации листьев — весеннюю и осеннюю (рис. 1, е), обособленные периодами покоя [*Centaurea mollis* Waldst. et Kit., *Ficaria verna* Huds., *Phlomis puberula* Kryn. et Serg., *Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk., *S. kirghisorum* Iljin, *Papaver orientale* L.].
- а) Весенне-осеннезеленые с периодом летнего покоя и зимним плодоношением (безвременники, по Беляниной, 1962). Цикл генеративных фаз у них значительно длиннее цикла вегетативных фаз и сдвинут по времени на осень и зиму (рис. 1, ж). Генеративные органы зимуют подземно (*Colchicum autumnale* L., *C. laetum* Stev., *C. speciosum* Stev., *Crocus speciosus* M. B., *C. pallasii* Goldb.).
7. Весенне-раннелетнезеленые с периодом летне-осенне-зимнего покоя (гемиэфимероиды). Вегетируют с весны до середины лета (*Adonis wolgensis* Stev., *Ferula*

caspica M. B., *F. songorica* Pall. ex Schult., *F. tatarica* Fisch.) (рис. 1, з).

8. Летне-осеннезеленые с периодом зимне-весеннего покоя. Вегетируют с начала лета (рис. 1, и), иногда с конца весны и захватывают часть осени или всю осень [*Euphrasia tatarica* Fisch., *Odontites serotina* (Lam.) Dum., *Nepeta micrantha* Bge., *Asclepias syriaca* L.].

III. Эфемерные. Период вегетации очень короткий, охватывающий преимущественно один фенологический сезон. У однолетников период покоя особый (в виде семян).

9. Весеннезеленые с периодом летне-осенне-зимнего покоя (настоящие эфемеры и эфемероиды). Вегетируют только весной [*Corydalis cava* (Mill.) Schweigg. et Korte, *Anemone ranunculoides* L., *Galium spurium* L., *Rochelia leiocarpa* Ledeb., *Scorzonera tuberosa* Pall., *Tulipa patens* J. Agardh. ex Schult. (рис. 1, к)].

10. Летнезеленые с периодом осенне-зимне-весеннего покоя (рис. 1, л). Вегетируют только летом (*Orobanche coerulescens* Steph., *Filago arvensis* L.).⁶

Сезонная периодичность развития мхов, печеночников, лишайников и водорослей, ценолитическое значение которых во многих растительных сообществах различных природных зон и высотных поясов гор велико, в последние годы также получила некоторое освещение. А. А. Корчагин (1960б, 1960в), а вслед за ним и В. Ф. Шамурин (1966а) относят листоватые мхи, печеночники, лишайники и водоросли типа *Stratonostoc comtine* (Vauch.) Elenk. к вечнозеленым растениям.

Установлено, что периодичность их роста не такая, как у высших растений. Лесные мхи в условиях южной тайги (где весна сухая, а осень влажная) лучше всего растут летом и осенью (Елагин, 1968б). Степные мхи и лишайники находятся в жизнедеятельном состоянии в основном весной. Летом и осенью кратковременное их оживление наступает только после выпадения осадков. В будущей классификации феноритмотипов мхи и лишайники должны быть выделены в качестве особых подтипов вечнозеленых растений.

Дальнейшая разработка классификации должна быть направлена по пути учета количества генераций побегов и фаз генеративного цикла развития: сроков и длительности цветения, вызревания и рассеивания семян. По срокам цветения обычно выделяют ранне-, средне- и поздневесенние, ранне-, средне- и позднелетние, ранне- и позднеосенние растения и виды, цветущие зимой. Важность выделения таких сезонных групп несомненна, особенно среди трав, так как большинство их к началу или концу цветения либо плодоношения заканчивает рост и занимает соответственно своей высоте определенное положение в строении травостоя.

Необходимо помнить, что одни и те же виды растений в разных географических районах могут иметь разный ход развития и должны быть отнесены к разным феноритмотипам (так, фенулы в пустыне — эфемероиды, в степях — гемизэфемероиды; виды р. *Filago* в аравийских пустынях — зимние эфемеры, *F. arvensis* в Туркмении — весенний эфемер, в Центральном Казахстане — летний эфемер). Кроме того, длительность вегетации в географическом разрезе — также понятие относительное, ибо в тундре длительно вегетирующие растения развиваются в течение 1.5—3 месяцев (Александрова, 1956, 1960, 1961б; Александрова и Жадринская, 1963;

⁶ В африканских и аравийских пустынях встречаются зимние эфемеры — растения зимнезеленые с весенне-летне-осенним периодом покоя (Вальтер, 1968). Это — некоторые представители родов *Filago*, *Mesembryanthemum* и др.

Шамурин, 1960б, 1966а, 1966б; Полозова, Боч, 1970), что почти соответствует длительности вегетации эфемерных или коротковегетирующих растений в пустынных степях (Борисова, 1965б). У осенне-зимне-весеннезеленых и весенне-осеннезеленых растений период летнего покоя длительнее (1.5—3 месяца) и ярче выражен в степных и пустынных условиях, чем в лесной зоне (0.5—2 месяца).

Слабая изученность состава феноритмотипов в сообществах различных типов растительности еще не позволяет выявить определенных географических закономерностей их распределения. Тем не менее, судя по уже имеющимся работам (Лапшина, 1928; Кожевников, 1937; Серебряков, 1947, 1964; Борисова-Гуленкова, 1960; Белостоков, 1962; Белянина, 1962; Александрова и Жадринская, 1963; Андреева, 1963, 1964, 1966; Борисова, 1965б; Ронгинская, Лащинский, 1965; Шамурин, 1966а, 1966б; Барабанов, 1966, 1967, 1968; Степанов, 1968), видно, что: 1) в тундровых сообществах преобладают летнезеленые растения, но в некоторых из них значительно также участие летне-зимнезеленых видов; 2) в лесах таежного типа господствуют летнезеленые и вечнозеленые виды; 3) на лугах — летнезеленые и летне-зимнезеленые растения; 4) на сфагновых болотах — вечнозеленые виды; 5) в широколиственных лесах преобладают летнезеленые растения, значительно участие летне-зимнезеленых видов, уменьшается роль вечнозеленых, появляются эфемероиды; 6) в степных сообществах при большом общем разнообразии феноритмотипов велико значение летне-зимнезеленых видов, обильны также летнезеленые растения и значительное участие, особенно в южных типах степей, приобретают коротковегетирующие и эфемерные растения; 7) в пустынных сообществах по числу видов преобладают эфемеры и эфемероиды.

Отрывочные сведения о составе феноритмотипов имеются и для некоторых горных лесов и сообществ других типов. Так, в можжевеловых лесах Крыма велико участие летне-зимнезеленых и эфемерных видов, а в буково-каштановых лесах Колхиды преобладают летнезеленые виды при значительном участии летне-зимнезеленых и вечнозеленых растений. В поясе шибляка и низкотравных полусаванн Памиро-Алая господствуют зимнезеленые виды, вечнозеленых нет совсем, летне-зимнезеленых и летнезеленых видов очень мало, имеются также коротковегетирующие и эфемерные растения.

Состав феноритмотипов и особенно степень участия видов каждого фенологического типа в строении сообществ определяют ход его сезонного развития.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ СОСТАВА И СЛОЖЕНИЯ

В течение года наиболее постоянны признаки состава, так как они менее всего зависят от фенологического развития растений. Сезонные изменения их иногда наблюдаются, но чаще всего носят случайный характер и связаны с катастрофическими переменами погоды (сильными засухами или заморозками), внедрением новых видов (занос семян), уничтожением растений животными или человеком. В связи с этим нельзя говорить о годичном ритме флористического состава сообщества, но можно судить о сезонной периодичности по изменению числа вегетирующих или покоящихся видов. Эти показатели слабо меняются в течение вегетационного периода в сообществах тундрового, лугового и лесного типов. Здесь изменения числа вегетирующих видов происходят только в начале и конце вегетации, причем ярче всего они выражены весной на цоёмных лугах (рис. 2).⁷ В степях же и особенно в пустынях, а также в некоторых сооб-

⁷ К сожалению, в фенологической литературе очень мало полных кривых вегетации для отдельных растительных сообществ (Степанов, 1968). Почти все представлено

ществах других типов растительности, где набор феноритмотипов разнообразнее и возможны резкие колебания засушливых и влажных сезонов года, наблюдаются значительные колебания числа вегетирующих видов в весеннее, летнее, а иногда и в осеннее время (Борисова, 1965б; Барабанов, 1967, 1968; Степанов, 1968; Антонова, 1970).

Наиболее показательным для сезонной динамики фитоценоза, особенно многовидового, является изменение числа цветущих и плодоносящих видов

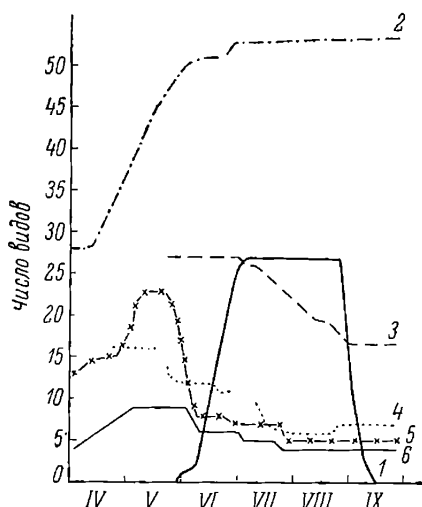


Рис. 2. Ход вегетации растений в сообществах различных типов растительности.

1 — щебнистая разнотравно-злаково-дриадовая тундра (по материалам Шамурина, 1966б); 2 — мелкозлаково-разнотравный краткопоисный луг (по материалам Шенникова, 1964); 3 — грудничково-типчаково-ковыльковая сухая степь (Борисова, 1965б); 4 — тонкоопыльно-типчаково-ковыльковая опустыненная степь (Борисова, 1965б); 5 — типчаково-волоснецово-чиевое сообщество с *Ferula songorica* (по материалам И. В. Борисовой, 1961 г.); 6 — черноопыльник (по материалам З. Г. Беспаловой, 1960 г.).

(Хитрово, 1910, 1915; Кожевников, 1937; Голубев, 1969). Для каждого сообщества характерен определенный ход цветения (изменения числа цветущих видов), который отражает кривая цветения, обычно имеющая один, два или несколько пиков, приуроченных к определенным сезонам года. Обычно это время наибольшей биологической активности фитоценоза, а зачастую и наибольшей его продуктивности (Голубев, 1969). Самый ранний максимум цветения — весенний — наблюдается в пустынных сообществах, самый поздний — среднелетний — на лугах и в хвойных лесах (рис. 3). В опустыненных степях и пустынях (исключая песчаные пустыни) кривая цветения носит пульсирующий характер, там чередуются периоды красочные и бескрасочные, когда цветущих видов нет. Очень интересная особенность в ходе цветения растений верхнеамурских широколиственно-хвойных и дубовых лесов выявлена В. В. Липатовой (1969). Кривая цветения имеет двувершинный характер, обусловленный муссонным типом климата. Наибольшее число цветущих видов и наибольшая продуктивность приходится на вторую половину лета.

В различные годы в одном и том же сообществе максимум кривой цветения сравнительно постоянен во времени (Кожевников, 1936, 1937; Капина, 1964; Балаш, 1968; Липатова, 1969).

Постоянство флористического состава в годичном цикле определяет отсутствие сезонной изменчивости состава жизненных форм, фенологических типов и любых других групп видов, выделяемых обычно по тем или иным биологическим или экологическим свойствам. Особенность изменений возрастного состава состоит в том, что они происходят ежегодно, но годичной ритмики в этих изменениях, подчиненных другим закономерностям, нет.

Что касается признаков сложения растительного покрова, таких, как число особей, густота их стояния, встречаемость, занимаемое пространство, производимая масса органического вещества (и связанные с ними накопление и разложение ветоши и подстилки) и др., то эти показатели обладают годичными ритмами (Шалыт, 1946; Braun-Blanquet, 1951; Работнов,

ные на рис. 2 кривые не охватывают всего вегетационного периода, а дают представление только об изменении числа вегетирующих видов в летнее время и отчасти весной и осенью. Недавно появились работы К. Г. Антоновой (1970) и В. Н. Макаревич (1971), в которых показан весь годичный ход вегетации растений.

1962; Понятовская, 1964; Семенова-Тян-Шанская, 1966), поскольку в той или иной мере зависят от сезонного развития компонентов фитоценоза, а также от их биолого-морфологических особенностей. Кроме того, некоторые из них могут изменяться в результате наличия сезонной периодичности других признаков.

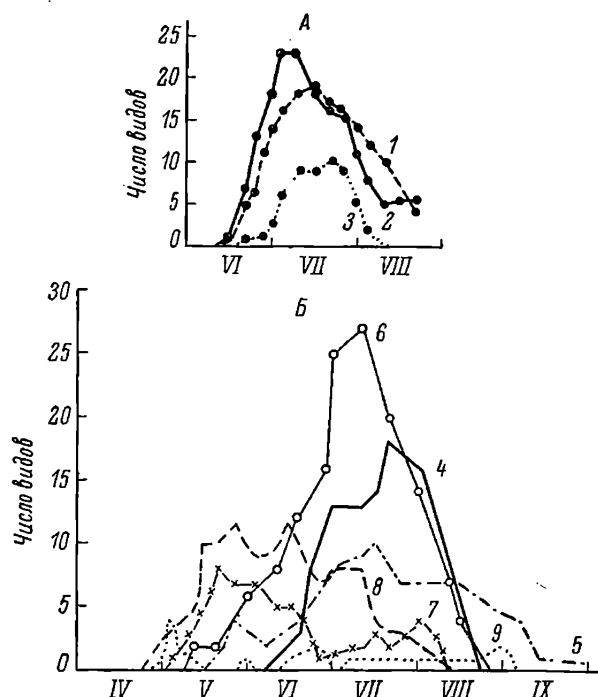


Рис. 3. Ход цветения растений в сообществах одного и различных типов растительности.

А — ход цветения растений в тундровых сообществах о. Б. Ляховского (по Александровой и Жадринской, 1963): 1 — кочковато-пятнистая злаково-ожиково-кустарничково-моховая тундра, 2 — полигональная мохово-разнотравная тундра, 3 — злаково-пушицево-моховое болотце; Б — ход цветения растений в сообществах различных типов растительности: 4 — пятнистая разнотравно-мохово-дриадовая тундра в районе бухты Тикси (по материалам Шамурина, 1960а), 5 — еловый лес в Подмоскowie (по Кожевникову, 1937), 6 — мелкозлаково-разнотравный короткопоясный луг около Вологды (по Шенникову, 1964), 7 — сфагновое болото в Подмоскowie (по Кожевникову, 1937), 8 — сухая грудничково-типчаково-ковыльная степь в Центральном Казахстане (по Борисовой, 1965б), 9 — опустыненная полынно-тырсовая степь в Центральном Казахстане (по Борисовой, 1965б).

В течение периода вегетации меняется также особенность растений реагировать на воздействие человека, например отрастать после скашивания или стравливания (Работнов, 1962).

Изменение числа особей (численности) в годичном цикле чаще всего связано с динамикой прорастания семян, образования всходов и дальнейшего их выживания. Эти колебания могут быть весьма существенными (Морозов, 1949; Работнов, 1950; Braun-Blanquet, 1951, 1964; Воронов, 1963), особенно в ценозах из однолетних растений. Согласно А. Г. Воронову и Л. Н. Тагуновой (1957), в зарослях солероса (*Salicornia europaea*) у оз. Котан-тал (Кустанайская обл.) число особей на 1 м² (1936 г.) с мая по сентябрь изменялось следующим образом: 27 мая — 27 637; 17 июня — 29 198; 15 июля — 26 703; 22 августа — 25 879 и 19 сентября — 21 429. Таким образом, к осени осталось 73% особей от их максимального количества. На другом участке (в 1937 г.) изменения были выражены еще более

резко: 15 июня — 12 313 особей; 15 июля — 10 737; 16 августа — 12 065; 31 августа — 10 682; 16 сентября — 4184 и 14 октября — 959. В этом случае к концу вегетации осталось всего 8% экземпляров солероса.

Изменение численности взрослых особей многолетних растений носит неопределенный характер и наблюдается не ежегодно. Однако численность побегов и зависящие от нее густота стояния и встречаемость подвержены сезонным колебаниям (Шенников и Баратынская, 1923; Ильинский, 1925; Шенников, 1930; Ниценко, 1961). Закономерности этих изме-

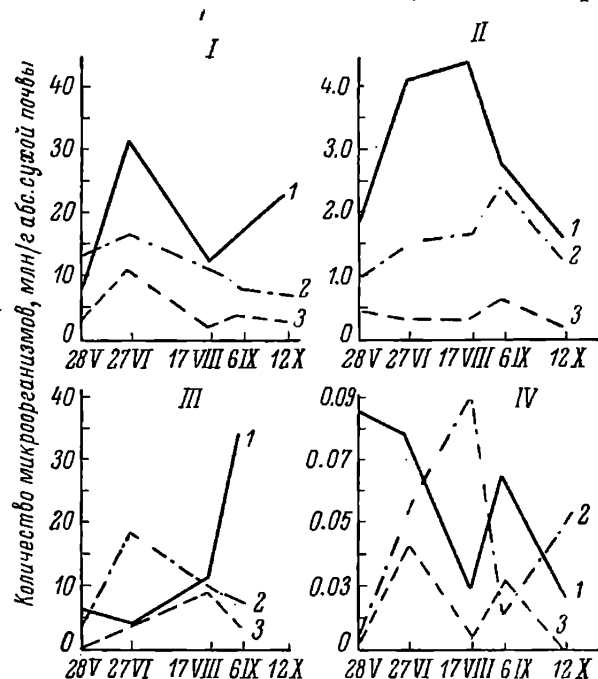


Рис. 4. Динамика численности микроорганизмов в ризосфере 60—70-летних насаждений сосны и березы (по Хреновой и Кулай, 1966).

I — общее количество бактерий; II — спорообразующие бактерии; III — актиномицеты; IV — микроскопические грибы. 1 — ризосфера сосны; 2 — ризосфера березы; 3 — почва вне ризосферы.

нений изучались в основном (и то немного) только на лугах, а для других типов растительности совершенно не выявлены.⁸

Особенно велики сезонные изменения численности почвенной микрофлоры (Хренова и Кулай, 1966; Kol, 1967; Новичкова-Иванова, 1969): бактерий, грибов (рис. 4) и водорослей (табл. 1).

Чрезвычайно слабо изучена сезонная динамика частного и общего проективного покрытия в различных типах растительности, хотя эти данные имеют очень большое значение для работ по классификации сообществ. Степень частного и общего проективного покрытия изменяется в течение вегетационного сезона в связи с ростом побегов и особенно листьев в весеннее время и подсыханием их осенью (Ревердатто, 1927; Шенников, 1938; Работнов, 1957, 1962; Ниценко, 1961; Понятовская, 1964; Грейг-Смит, 1967). Кроме того, у разных видов сообщества время возобновления вегетации и периоды наибольшей активности роста не сов-

⁸ Мы не рассматриваем здесь такой показатель сложения сообщества, как «общественность». Этот признак не обладает свойством сезонной изменчивости, а зависит только от биолого-морфологических особенностей растений и условий их местобитания.