

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ

И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ



Б. В. ВИНОГРАДОВ

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ

*Допущено
Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов географических,
биолого-почвенных и геологических факультетов
государственных университетов*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫСШАЯ ШКОЛА»

Москва 1964

*Жене, товарищу, другу,
Галине Александровне
Виноградовой
с любовью посвящаю.*

Автор

Борис Вениаминович Виноградов

**Растительные индикаторы
и их использование
при изучении
природных ресурсов**

Редактор *Г. М. Проскурякова*

Художественный редактор *Н. Л. Кузнецова*

Технический редактор *Р. К. Воронина*

Корректор *В. А. Орлова*

Сдано в набор 17/VI-63 г. Подписано к печати 3/II-64 г. Бумага 60×90¹/₁₆.
20,5 печ. л. 22,34 уч.-изд. л. Тираж 3 000. Т—03634. Изд. № Е/15. Цена 77 к.
Переплет № 5. Тип. зак. № 841.
Издательство «Высшая школа».
Москва, К-62, Подсосецкий пер., 20

Отпечатано на комбинате печати имени Камилля Якуба Управления по делам
печати при Совете Министров ТАССР.
г. Казань, ул. Баумана, 19, 1964 г.

«Структурные особенности каждого ландшафта основаны на столь тесных внутренних связях, что при правильном анализе этих связей можно по одному звену сложного комплекса устанавливать и остальные почти одним только дедуктивным путем».

С. В. Калесник. «Основы общего землеведения», 1947, стр. 473.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Уже неоднократно отмечалось, что при современном развитии науки наиболее плодотворны направления, затрагивающие «контакты» отдельных «частных» наук. Таковы биофизика, геохимия и т. п. Одной из таких «контактных» наук является ботаническая география с одним из главных ее направлений — учением о растительных индикаторах, которое разрабатывается в тесном контакте ботаники, с одной стороны, и климатологии, почвоведения, гидрогеологии, геологии, геоморфологии, зоогеографии, с другой. Каждый отдельно взятый метод в большей или меньшей степени дефектен; лишь показание различных методов позволяют вскрыть разнообразные свойства природных объектов. Один из таких методов, который применяют в комплексе с другими, — метод растительных индикаторов. Он заключается в использовании ботанических данных для изучения различных природных явлений.

Автор попытался собрать материал и осветить основные разделы учения о растительных индикаторах в виде руководства для студентов и специалистов в этой области исследования, отдавая, однако, себе отчет в том, что дать исчерпывающую сводку по всем вопросам индикации очень трудно. Кроме того, ограниченный объем издания не позволил включить в сводку многие индикационные материалы.

Обобщение материала по такому сложному и многостороннему вопросу, как растительные индикаторы, было бы не под силу автору, если бы не помощь и благожелательное отношение со стороны многих лиц. Пользуюсь случаем выразить благодарность своим учителям — М. В. Корчагиной и А. А. Корчагину, С. В. Викторову, от которого я неоднократно получал ценные практические советы по вопросам разработки растительных индикаторов, И. Н. Бейдеман и безвременно скончавшемуся В. Л. Леонтьеву, в течение ряда

лет оказывавшим научную и духовную поддержку в работе, а также всем сотрудникам Лаборатории аэрометодов АН СССР, способствовавшим проведению исследований, сбору и оформлению материалов.

Буду признателен всем читателям за все замечания и дополнительные указания по использованию растительных индикаторов в различных исследованиях.

Просьба все пожелания и замечания присылать по адресу: Ленинград, 0—84, Красная улица, 60, географический факультет Ленинградского Государственного университета, кафедра ботанической географии, Виноградову Б. В.

Автор

ОСНОВЫ ТЕОРИИ И ПРАКТИКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ИНДИКАТОРОВ

Растительными индикаторами* могут служить как отдельные растения и фитоценозы, так и особенности строения и состава растений, которые в силу их тесной связи с различными элементами ландшафта указывают на характер, распределение и динамику условий окружающей среды.

РАЗВИТИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ УЧЕНИЯ О РАСТИТЕЛЬНЫХ ИНДИКАТОРАХ

Очерки истории изучения растительных индикаторов и близких вопросов экологии приводятся Клементсом (Clements, 1920), Мейнцером (Meinzer, 1927), Сэмпсоном (Sampson, 1939), С. В. Викторovým (1955). Отрывочные сведения есть также в работах Грина (Green, 1909), П. А. Ососкова (1909—1913), О. Линстова (Linstow, 1929), А. П. Виноградова (1954) и др.

Учение о растительных индикаторах тесно связано с развитием экологии и географии растений.

Впервые экологическую характеристику условий произрастания растений дали античные авторы. Много экологических наблюдений содержится в сочинении Феофраста («Природа растений», 327—287 гг. до н. э.).

Наблюдения за составом и состоянием растительности издавна использовались в сельском хозяйстве для определения производительности земель (Катон, 234—149 гг. до н. э.). Плиний Старший (23—79 гг. до н. э.) пишет о «признаках, по которым можно судить о достоинстве самого поля». «Бузник, терн, ежевика, полевой лук, клевер, луговая трава, дуб, дикая груша и яблоня являются признаками хлебной почвы» (стр. 271, изд. 1957). Значение растительных указателей качества почв подчеркивал Колумелла (1 в. до н. э.). Он писал, что «рачительному хозяину подобает по листве деревьев, по травам или по уже поспевшим плодам иметь

* Слово индикатор происходит от латинского глагола *indicare*, что значит «указывать».

возможность здраво судить о свойствах почвы и знать, что может хорошо на ней расти» (изд. 1957, стр. 165).

Ученые античного периода писали о значении признаков растительности при поисках питьевых подземных вод. Витрувий (I в. до н. э.) пишет: «Признаки воды в описанных выше земных породах следующие: там произрастают тонкий камыш, тростник, тальник, ольха, витекс, прутняк, плющ и другие, обладающие тем свойством, что не могут зародиться без влаги» (изд. 1936, стр. 153).

Изучение экологии и географии растений в XVII—XVIII вв. приносит новые научные сведения об экологической приуроченности растительности: Трагус, Кордус в Германии (Green, 1909), Ломоносов в России (Ломоносов, 1949), европейские путешественники в разных странах (Spix, Martius, 1823—1829 и др.).

Последовательная разработка различных разделов ботанической географии и экологии, на которых основываются выводы о растительных индикаторах, началась в XIX в.

Основоположник ботанической географии А. Гумбольдт обосновал зонально-климатические закономерности распределения растительности (Humboldt, 1805). Ботанико-географические данные послужили Гризебаху (Griesebach, 1866) основой для первой классификации и карты климатов. А. Де Кандоль (Candolle, 1874) выделил пять климатических поясов согласно отношению растительности к климату: мегатерм, ксерофитов, мезотерм, микротерм и хекистотерм. Эти исследования явились основой для развития естественных классификаций климатов в XX в. (Кеппен, Берг и др.).

Начавшиеся в Германии еще в средние века наблюдения за влиянием среды на рост различных растений привели к разработке методов бонитировки лесных и сельскохозяйственных земель. Гартиг (Hartig, 1795—1805) отмечал, что ботанические критерии являются основными для оценки производительности лесных почв. Котта (Cotta, 1809) выделил ряд бонитировочных категорий лесных местообитаний.

Изучавшаяся в начале XIX в. приуроченность растений к различным местообитаниям имела значение для последующего развития геологии и почвоведения. Унгер (Unger, 1838), изучая растительность Северного Тироля, выделил на карбонатных и кислых почвах экологические типы растений кальцефилов и силицифилов. По степени приуроченности к почвам различного химического состава он дифференцировал растения на три группы: 1) почвобезразличные — более или менее индифферентно относящиеся к химической природе субстрата, 2) почвопредпочитающие — тяготеющие к известной почве, но не связанные с нею непременно и 3) почвостоянные — строго приуроченные к той или иной почве. Две последние группы

растений он назвал «почвенными указателями». Тюрман (Thurmann, 1839) изучал влияние физических факторов среды на распределение растений и разделил растения на группы ксерофилов и гигрофилов. Изучение вопросов кальцефильности и силицифильности значительно продвинуло вперед экологию растений и явилось «пробным камнем» растительных индикаторов в области почвоведения и геологии.

В начале XIX в. была отмечена приуроченность растений к различным горным породам. Первые схемы растений-индикаторов горных пород были составлены А. Карпинским (1841). В середине и конце XIX в. вместе с наблюдениями за растительностью известняков появились сообщения о приуроченности растений к другим горным породам: доломитам, серпентинитам, гранитам, глинам, пескам (Planchon, 1854, а, б; Jolis, 1861; Chemberlin, 1877; Schnizlein, Frickhinger, 1848; Dunal, 1847—1850; Stur, 1853, 1856—1857 и др.).

Основоположителем учения о растительных индикаторах почв можно считать Ф. И. Рупрехта (1866), который в своем геоботаническом исследовании о черноземе писал, что «свойство растительного слоя зависит от рода его покрова» (1866, стр. 36) и что сам «чернозем представляет вопрос ботанический». «Лес не образует никогда чернозема», наоборот, «степные формации служат прямыми показателями чернозема». Им приведен пример практического использования индикаторов почв (1866, стр. 82).

В Америке первым исследователем, придававшим большое значение растительным индикаторам при изучении почв, был Хильгард (Hilgard, 1860). После исследований Рупрехта, Хильгарда появились другие почвенно-геоботанические работы, проведенные в различных районах России (Нидергофер, 1895; Костычев, 1890) и за границей (Chemberlin, 1877; Contejean, 1881).

Вместе с экспериментальным изучением почв и физиологии растений в середине и конце XIX в. появляются сведения о накоплении некоторых химических элементов в растениях (Linstow, 1929; Виноградов, 1954). Так, была обнаружена высокая концентрация меди в растениях из областей с медной минерализацией; были изучены галмеевые и серпентинитовые концентраторы на почвах с повышенным содержанием цинка и магния.

Дальнейшее развитие учения о растительных индикаторах было подготовлено крупными географическими исследованиями конца XIX в. В результате изучения взаимосвязи между различными элементами ландшафта В. В. Докучаевым был сформулирован «закон постоянства соотношений между почвой и обитающими на ней растительными организмами как во времени, так и в пространстве» (1951 а, стр. 316). Этот

закон определенности географических взаимосвязей и разработанные Докучаевым принципы «естественноисторической оценки почв» (1898) явились теоретической и практической основой широкого развития учения о растительных индикаторах.

Широкое изучение и применение растительных индикаторов в начале XX в. было обусловлено освоением малообжитых отдаленных районов России, Америки и в других странах. За первые три десятилетия XX в. растительные индикаторы использовались многими исследователями при изучении почв сельскохозяйственных угодий (Чаянов, Шанц, Келлер, Кирней, Бриггс, Клементс, Ларин, Федоров¹), климата (Кеппен, Фигуровский, Павари), микроклимата (Клементс и Гольдшmidt, Ильинский), палеоклимата (Шведов, Дуглас), гидрогеологических условий (Келлер, Майнцер, Ларин), горных пород и полезных ископаемых (Высоцкий, Ососков, Симон, Фернольд, Новак, Линстов).

Общее развитие наших знаний о взаимосвязи между различными природными явлениями привело к развитию в последние 20—30 лет ряда отдельных направлений в разработке и использовании учения о растительных индикаторах.

Широко используют растительные индикаторы при изучении сельскохозяйственных угодий. Последовательный анализ экологических условий земель и их оценка по растительному покрову содержатся в трудах Л. Г. Раменского и его школы. Эти исследования позволили провести качественную оценку сельскохозяйственных угодий на территории Центра и Юго-Востока Европейской части СССР.

Экологические исследования с помощью растительных индикаторов продолжались в сельскохозяйственной лаборатории в штате Юта (США), где под руководством Шанца изучались растения — показатели засоления и увлажнения аридных почв США. В Германии крупные работы по изучению индикаторов и составлению шкал для оценки почв лугов, лесов, залежей и других угодий провели Элленберг, Крюденер, Тюксен.

Очень плодотворным в индикационном отношении оказалось учение о типах леса, развитое А. Каяндером, В. Н. Сукачевым и др., а за границей — учение о «сайтах» (Корстиан, Бурн и др.). В Австралии и Африке в основу исследования приуроченности растительности было положено изучение катен — почвенно-геоморфологических рядов растительности (Прескот). В США широкое распространение получило изу-

¹ Исследования перечисленных авторов более подробно рассматриваются в последующих главах, и ссылки на их работы приведены после соответствующих глав книги.

чение индикаторов эрозии почв и состояния пастбищ (Сэм-сон, Тальбот и др.). Растительные индикаторы пустынных почв исследовались в Алжире Кийяном. В СССР растительные индикаторы детально изучались рядом опытных станций (Голодностепной — Федоров, Муганский — Бейдеман, Преображенский и др.).

Специфичны индикаторы болотных почв и торфяных залежей, изученные в СССР и Финляндии. В последние годы индикаторы почв привлекают внимание ученых Китая (Хоу, Ли). Индикационные исследования почв начаты также в странах, где ранее подобные работы не производились (Индия, Аргентина, Родезия, Конго, Мадагаскар и др.). Некоторые современные индикационные работы сопровождаются комплексной почвенно-геоботанической съемкой (Ларин, Цаценкин в Прикаспии, Визлендер, Стори в Калифорнии, Зохари в Палестине и др.). Ряд исследований индикаторов связан с разработкой аэрометодов при изучении почв (Преображенский, Виноградов, Леонтьева).

В гидрогеологии разработаны растительные индикаторы при изучении водного баланса растительного покрова. Основы этого направления заложены В. П. Отоцким в России и Мейнцером в США. Детальные исследования по изучению водного баланса фреатофитов, определяющие взаимозависимость развития растительности и динамики грунтовых вод, выполнили И. Н. Бейдеман в СССР и Шанц, Уайт, Робинзон — в США.

Второе направление гидроиндикационных исследований основано на использовании геоботанических методов. Растительные индикаторы применялись для определения относительных ступеней увлажнения почв (Ларин, Келлер, Раменский, Элленберг, Шанц) и поисков грунтовых вод в засушливых областях СССР (Викторов, Востокова). Многие растительные индикаторы постоянной мерзлоты были выявлены на Аляске, в Канаде и на севере СССР. В последнее время при изучении грунтовых вод методом растительных индикаторов стали использовать аэрофотоснимки (Востокова, Виноградов).

В геологии разработка метода растительных индикаторов проходит по двум направлениям: биогеохимическому и геоботаническому. Первое направление последовательно развивается в СССР (Виноградов, Малюга, Ткалич), а также в США и Канаде (Уоррен, Деловольт, Кэннон, Робинзон и др.), в Финляндии (Ранкама, Харбо), в Швеции (Пальмквист, Брандин) и Норвегии (Фохт).

За последние десять лет в СССР стало обычным применение геоботанического метода и при геологических исследованиях. Одним из основных организаторов и пропагандистов этого направления стал С. В. Викторов. Одной из важных областей разработки и применения растительных индикато-

ров явились аэрогеологические исследования (Викторов, Востокова).

Из теоретических, обобщающих индикационных работ наиболее фундаментальным и выдающимся трудом явилась сводка Ф. Клементса (Clements, 1920). Эта работа положена в основу учения о растительных индикаторах как одного из направлений ботанической географии. Более современные сводки по растительным индикаторам почв — состава грунтов, условий увлажнения — дают труды Л. Г. Раменского (1938, 1956), а также немецких ученых Элленберга (Ellenberg, 1950, 1952) и Крюденера (Kruedener, 1951). Необходимо отметить также обзорную статью Сэмпсона (Sampson, 1939), обобщающую в духе Клементса, индикационные исследования в США.

Большой методический интерес представляет определитель почв по растениям И. В. Ларина (второе издание, 1953), как наиболее последовательный опыт разработки растительных индикаторов в условиях определенного географического района. Интересны также ботанико-географические данные и исследования растительных индикаторов китайского ученого Хоу-Сюе-юй (Hou-Hsioe-yu, 1954, 1956). Ряд сводок и теоретических обобщений имеются в области биогеохимических исследований (Linstow, 1929; Rankama, 1945, Виноградов, 1954, Ткалич, 1959).

Геоботанические методы при геологических исследованиях обобщены С. В. Викторовым (1955 б), а затем чешским исследователем Сикорой (Sýkora, 1959). Вопросы общей систематизации в теории растительных индикаторов рассматриваются в работах С. М. Ткалича (1952), С. В. Викторова (1953), Б. В. Виноградова (1957), В. В. Петрова (1960).

Заканчивая исторический очерк, нужно отметить, что на протяжении всей истории изучения растительных индикаторов господствовал эмпирический подход к этому вопросу. При индикационных исследованиях пользовались в большинстве случаев теми скупыми данными, которые удавалось получить из попутных наблюдений и исследований по геоботанике, экологии, почвоведению. Мало проводилось специальных индикационных исследований, они велись без использования методов геоботаники, экологии, морфологии и физиологии растений.

Эмпиризм подхода к изучению растительных индикаторов проявляется и в слабом синтезе индикационных данных. К настоящему времени собрано и продолжается накопление значительного количества самых разнообразных индикационных наблюдений. Однако различные вопросы индикационного учения разрабатываются неравномерно, методы оценки индикаторов часто несравнимы, вопросы экстраполяции индикаторов изучены слабо.

Теорию растительных индикаторов необходимо рассмотреть с двух точек зрения — индикаторных признаков и индикационных функций растительности¹. Разнообразные индикаторные свойства растительности являются показателями условий окружающей среды. Индикационная роль растительности определяется объемом информации об условиях среды, получаемой с помощью индикаторов.

Индикаторные признаки растительности

Индикаторными признаками служат самые разнообразные свойства растительности, которые являются показателями каких-либо условий среды. Индикаторные «критерии» (т. е. признаки) Клементс (Clements, 1920) подразделяет на две группы: индивидуальные, касающиеся отдельных растений, и ценотические, характеризующие растительные сообщества.

Основными индивидуальными признаками служат таксономические единицы (виды, роды, семейства, разновидности). К индивидуальным признакам относятся жизненные формы в классификациях Паунда и Клементса (древесные растения, полукустарники, плейоциклические травы, дициклические травы), Раункиера (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты), Варминга (древесные, суккулентные, мягкостебельные полукустарники, ползающие травы, стелющиеся кустарники), Друде и др. Экологические формы Варминга (мезофиты, галофиты, психрофиты, оксилофиты, ксерофиты) имеют особенно большое индикационное значение. Важными индивидуальными индикаторами являются формы роста — особенности строения отдельных особей растений в разных экологических условиях.

Ценотические индикаторные признаки включают «ассоциативные» характеристики растительных сообществ (колонии, ассоциации, микрогруппировки, субклимаксы). Пространственные структурные признаки сообществ представлены ярус-

¹ По правилам словообразования определения, производные от предметного существительного «индикатор», пишутся как «индикаторные». Они служат для обозначения разнообразных свойств растительных индикаторов, их строения и состава. Определения же, производные от функционального существительного «индикация», пишутся как «индикационные». Они используются при характеристике роли и функции растительных индикаторов, методов их применения, оценки взаимосвязи растительности с условиями среды и др.

ностью синузий и сочетаемостью ассоциаций. Структурные признаки во времени характеризуют смены аспектов.

В последних работах наметилось разделение индикационных методов, применяемых в геологии, на ботанические и биогеохимические (Ткалич, 1952). С. В. Викторов (1953) дает практическую классификацию геоботанических индикаторных признаков: эколого-физиономические, флористические, структурные и различия в ритмах развития. Единая классификация индикаторных признаков была проведена Б. В. Виноградовым (1957): флористические, физиологические, морфологические, фитоценотические.

Индикаторные признаки делят на статические и динамические. Последние, в свою очередь, подразделяют на ритмические (функциональные, фенологические) и собственно динамические (ростовые, сукцессионные).

Флористические признаки являются основными индикаторными свойствами растительности. Под ними понимают различия во флористическом составе исследуемых участков, являющиеся следствием приуроченности отдельных видов (и внутривидовых форм) к определенным экологическим условиям. Основной индикационной единицей в этом случае служит вид. Каждому виду соответствует в одних случаях более узкая, в других — более широкая экологическая амплитуда местообитания. Как присутствие, так и отсутствие вида может иметь определенное индикационное значение. Низшие таксономические единицы, например разновидности, обладают более узкой экологической амплитудой. Повышенное индикационное значение имеют молодые виды с признаками прогрессирующего эндемизма. Чем крупнее таксономическая единица, тем более широка ее экологическая амплитуда. Иногда используют отдельные роды, секции и даже семейства в качестве индикаторов. Флористические индикаторные признаки дают основную качественную характеристику местообитания, а другие признаки в большинстве случаев дополняют и уточняют показания отдельных растений.

К **физиологическим индикаторным признакам** относят характеристики химического состава и обмена веществ растений. Физиологические индикаторные признаки можно подразделить на вещественные и функциональные. Вещественные признаки включают изменения, и в особенности аномалии, содержания в тканях растений металлических соединений и легкорастворимых солей, различия в составе и концентрации пигментов, формы растительных масел и белков, водосодержания, водоудерживающей способности, осмотического давления. Биохимические особенности пигментов определяют такой физиономический индикаторный признак, как цвет растений. Выявление функциональных индикаторных призна-

ков предполагает наблюдения за обменом веществ растений, водным балансом, транспирацией. Широко используют в качестве индикаторов эколого-физиологические особенности растений (ксерофиты, мезофиты, гликофиты).

Использование **морфологических индикаторных признаков** основано на анализе внутренней (анатомической) и внешней структуры отдельных растений. Анатомические признаки включают ширину годичных колец деревьев, особенности строения водопроводящей ткани, относительное развитие различных видов ткани, различия в строении клеток и клеточных оболочек, обусловленные экологическими причинами и т. п. Внешние морфологические признаки изучают, измеряя высоту растений, диаметр кустов и дернин, диаметр стволов деревьев и стеблей мелких растений, размер листовых пластинок и др. Качественные морфологические признаки (жизненные формы, экотипы, тераты, формы роста, а также отдельные механические повреждения растений, нарушения их естественного положения и т. п.) также служат индикаторами.

Фитоценотические индикаторные критерии — признаки ассоциированности растений и особенности структуры растительного покрова подразделяются Клементсом (Clements, 1920) на социальные и структурные. Первая группа фитоценотических признаков характеризует ассоциированность растений и включает количественные данные: обилие, проективное покрытие, встречаемость, дисперсность и т. п. Вторая группа состоит из структурных признаков фитоценоза, характеризующих синузальное строение сообщества (ярусность и мозаичность) и структурных признаков растительного покрова (формы комплексов и сочетаний фитоценозов, их конфигурация, взаимное расположение).

В индикационном отношении важно различать признаки **статические** и признаки **динамические**. Например, присутствие какого-либо вида индикатора, его форма — статические признаки, а скорость его роста или другие изменения, происходящие за определенный отрезок времени, динамические. Динамические индикаторные признаки подразделяются на функциональные, фенологические, ростовые и сукцессионные.

К **функциональным признакам** относят показатели водного баланса растений и накопления в тканях различных химических веществ.

Фенологические признаки основаны на учете отдельных фаз и полных ритмов развития растительности. Различаются нормальные и аномальные ритмы. Можно выделить положительные аномалии, когда длительность вегетации и фаз развития увеличивается, и отрицательные, когда их продолжительность сокращается.

Анатомические **ростовые признаки** основаны на изменении числа и ширины годичных колец ствола и анализе скорости прироста древесины. Аналогичными признаками служат показатели соотношений возраста дерева и его высоты или диаметра ствола. Ростовые признаки травянистых растений нашли широкое использование при вегетационном методе, при котором скорость роста является основным критерием для оценки условий произрастания. В качестве ростового признака используется также выживаемость и жизненность растений. Выживаемость характеризуется соотношением числа живых, отмирающих и мертвых экземпляров, жизненность определяется по формам роста и репродукционной способности растений.

Большое индикационное значение имеют **сукцессионные признаки**. Эндогенные сукцессии часто предшествуют изменениям условий местопроизрастания, а экзогенные следуют за этими изменениями.

В качестве индикаторов могут быть использованы не только ныне живущие растения, но и ископаемые остатки вымерших (Геккер, 1957).

В заключение нужно подчеркнуть, что ни один отдельно взятый индикаторный признак не является достаточно надежным, и лишь по сочетанию ряда признаков можно делать выводы. Поэтому различные индикаторы необходимо комбинировать между собою и взаимно контролировать. Флористические признаки наиболее часто сочетаются с морфологическими и фитоценоотическими (геоботанический индикационный метод), а также с физиологическими и морфологическими (биогеохимический метод). При взаимной комбинации отдельных частных признаков повышается их индикационное значение (встречаемость и обилие, покрытие и численность, высота и диаметр и т. п.). Если отдельные растения обладают определенной экологической пластичностью и часто имеют слишком широкую амплитуду условий местообитания, то растительные ассоциации с их суженным синэкологическим ареалом отражают всякие, даже незначительные, изменения в условиях среды.

Индикационные функции растительности

Несомненно, что «каждое растение или сообщество представляет лучшую меру условий, в которых оно произрастает» (Clements, 1920, стр. 76). В качестве экологических факторов, по отношению к которым может быть использована прямая индикация, Ф. Клементс (1920) рассматривает увлажнение, свет, температуру, засоление, карбонатность, аэрацию.

Кроме того, он выделяет «факторы — комплексы», такие как типы почв, экспозиция и высота.

Основой для более последовательной классификации индикаторов может служить теория биогеоценоза В. Н. Сукачева (1947), в которой природные факторы местообитания подразделены на ряд экологических сфер: атмосферу, педосферу, гидросферу и литосферу. В соответствии с этим индикационные функции растительности могут быть подразделены на: **климаиндикационные, педоиндикационные, гидроиндикационные и литоиндикационные.**

Кроме физических факторов, важны также влияние зооценоза и деятельность человека. Анализу каждой из индикационных функций растительности ниже посвящена особая глава.

По растительности можно дать оценку не только воздействия тех или иных факторов местообитания, но и степени неоднородности среды в вертикальном и горизонтальном направлении и взаимного расположения отдельных микросред.

Индикатором вертикальной стратификации условий местообитания служит совмещенность экологических групп растений (синузий), которые характеризуют экологические условия в различных надземных ярусах и почвенных горизонтах. Индикаторами горизонтальной структуры среды являются многообразные формы распределения растительности: микрогруппировки, комплексы, сочетания и т. п.

Растительные индикаторы указывают не только на статичное положение факторов, но и на их ритмику и динамику. О ритмике можно судить по фенологическим наблюдениям и сезонной совмещенности разных экологических групп. Надежным показателем динамики природной среды являются экзогенные сукцессии растительности (Сукачев, 1947). Изменение ареалов и направление миграции растений, изученное по ископаемым остаткам и современному распределению растительности, используется как индикатор палеогеографических условий (Hubbard, Wilder, 1930). Ископаемые фитоценозы служат индикаторами при определении геологического возраста и условий образования осадков (Геккер, 1957). Ценные данные об исторических изменениях среды дает анализ роста растений по годичным кольцам. Наконец, изучение влияния растительности на местообитание может дать ботанический прогноз эволюции, если это влияние не перекрывается более мощным воздействием экзогенных факторов.

Растительность может быть использована не только как индикатор отдельных факторов среды, но так же и как показатель суммарных условий типов местообитания: типов почв, типов климата, полей горных пород, сельскохозяйственных угодий. Последовательно продолжая это направление, можно

говорить о том, что растительность является надежным индикатором ландшафта, в особенности элементарных его единиц — географических фаций.

Экологическая замещаемость растительности и компенсация факторов местообитания

Замещаемость растительности наблюдается в тех случаях, когда в сходных экологических условиях находятся различные фитоценозы. В. В. Алехин (1925) рассматривал генетически, биотически, синэкологически, географически и исторически замещающие ассоциации.

Генетически замещающие ассоциации представляют собой близкие стадии смен растительности. Они отсутствуют при адекватности смен растительности и среды, но встречаются, когда стадии смен растительности не совпадают со стадиями эволюции условий среды. Генетически замещающие группировки наблюдаются как на участках, где изменения растительности еще не успели отразиться в условиях среды, так и на участках, где эволюция среды опережает изменения растительности.

Культурная и биотическая замещаемость связана с нарушением первичной, коренной растительности человеком и животными. В аналогичных условиях среды замещающими являются различные стадии восстановительных или, наоборот, разрушительных смен растительности.

Синэкологическая замещаемость растительности определяется относительной и временной экологической равноценностью некоторых видов. Экологическая равноценность — это одинаковые требования у разных растений к местообитанию. Она позволяет произрастать в сходных, но не тождественных местообитаниях разным растительным группировкам. Таковы климатически и эдафически викарирующие ассоциации Каяндера (Cajander, 1906): *Lariceta sibirici* — *Lariceta dahurici*, *Piceeta excelsi* — *Piceeta obovati*, *Heleochariteta palustris* — *Heleochariteta acicularis* — *Equiseteta fluviatile*.

Географическая замещаемость растительности связана с различиями во флористическом составе однородных местообитаний в различных областях. Такие географически замещающие ассоциации Гамс (Gams, 1919) назвал изоценозами. В качестве примера изоценозов он приводит калифорнийский чаппараль и корсиканский маквис, русские типчаково-ковыльные степи и американские короткотравные прерии из буйволовой травы и травы грама. Анализ географической замещаемости растительности имеет значение для экстраполяции индикационных данных.

Историческая замещаемость растительности вызвана тем, что одни виды заняли территорию раньше других, хотя

последние имеют на нее столько же или даже больше экологического «права». Многие виды еще не дошли до границ своих экологических ареалов. В результате этого вдоль границ прогрессирующих ареалов наблюдается замещение первоначальных видов новыми. Таков, например, прогрессирующий ареал лиственницы сибирской.

Компенсация факторов среды приводит в различных местопроизрастаниях к формированию близких или почти тождественных фитоценозов (Rübel, 1936). В большей степени компенсируются факторы, которые косвенно влияют на экологические условия, в меньшей степени — факторы, оказывающие прямое воздействие. Результатом компенсации факторов является возникновение временно конвергирующих группировок, пути дальнейшей эволюции которых расходятся (Шенников, 1929, Каяндер, 1933). Существуют четыре основных типа компенсации климатических, эдафических, биотических (Rübel, 1936) и антропогенных факторов, а также их взаимные сочетания.

Компенсация климатических факторов приводит к распространению одинаковых растительных сообществ в разных климатических условиях. Сухость воздуха компенсируется сильными и продолжительными ветрами, длительность вегетационного периода — высокими летними температурами. Большое значение имеет эдафо-климатическая компенсация климатических и почвенных условий, которая изменяет эдафическую приуроченность одних и тех же растений в разных климатических зонах и районах. Для исключения трудно учитываемых явлений климатической компенсации необходимо индикаторы экстраполировать в пределах климатически однородных ландшафтных зон и областей.

Компенсация эдафических факторов обуславливает приуроченность одинаковых растительных группировок к разным почвам. Наиболее широко распространена литолого-гидрологическая компенсация механического состава и влажности. При гидролого-химической компенсации доступность питательных веществ и вредное воздействие токсических солей регулируются влажностью почвы. При литолого-химической компенсации изменяется соотношение механического и химического состава почв. В результате компенсации эдафических факторов происходит частичное замещение одного фактора другим в одном и том же месте в климатически однородных условиях. Надежным методом контроля эдафической компенсации является учет ландшафтной приуроченности индикаторов. Необходимость ландшафтного контроля вызвана тем, что соотношение факторов может изменяться по отношению к растительности. Такого изменения не происходит по отношению ко всему комплексу признаков (ландшафту).

Тип компенсации биотических факторов интересует нас с точки зрения воздействия биоценозов на эдафические условия. Зооэдафическая компенсация факторов наблюдается в пределах многих кормовых стадий животных. Фитоэдафическая компенсация связана с тем, что растение находит одинаковые экологические условия в различных сообществах. Условия конкуренции могут значительно сократить экологический ареал растения, а условия благоприятствования — расширить. Обычно явления биотической компенсации учитываются при полном и всестороннем анализе фитоценоза.

Компенсация антропогенных факторов приводит к изменению экологической приуроченности индикаторов. Широко распространена культурно-эдафическая компенсация, связанная с сельскохозяйственной деятельностью человека. Эта компенсация контролируется определением формы и степени влияния человека на ландшафт.

Явления индикаторной замещаемости вызваны различиями в соотношении объема местопроизрастания (геотопа), местобитания (эктопа) и экологической ниши фитоценоза (фитотопа). Под геотопом автор понимает весь комплекс географических факторов, как оказывающих непосредственное воздействие на растительность, так и связанных с нею лишь косвенно. Экотоп, по мнению автора, включает лишь комплекс прямодействующих факторов (свет, тепло, влага, минеральное питание, аэрация), которые биологически доступны для жизни растений. Объем фитотопа определяется экологическими потребностями конкретных фитоценозов. Различия между тремя указанными экологическими категориями аналогичны различиям между валовым, эффективным и используемым богатством почвы, или между абсолютной доступной и потребляемой влагой почвы. В одних случаях различные геотопы могут давать близкие, практически тождественные экотопы и, следовательно, сходные растительные группировки. В других случаях в одинаковом геотопе может наблюдаться ряд сообществ, экологические требования которых укладываются в его рамках.

МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ, ОЦЕНКИ И ЭКСТРАПОЛЯЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ИНДИКАТОРОВ

Методы выявления индикаторов¹

Существует ряд методов выявления растительных индикаторов.

При использовании флорогенетического метода исходят

¹ В настоящей работе автор стремился отразить состав и структуру растительных индикаторов, поэтому методические и технические вопросы их разработки и применения, естественно, остались в стороне.

из того, что неоформившиеся виды с прогрессирующим эндемизмом отличаются строгой приуроченностью к специфическим местообитаниям, способствующим их дальнейшему оформлению. В результате многие формы, разновидности и молодые виды имеют индикационное значение. Определенное индикационное значение имеют также некоторые регрессирующие палеоэндемичные виды. Полиморфные виды с разнообразным составом экотипов имеют обычно более широкий экологический ареал, что понижает их индикационную роль.

Эколого-физиологический метод основан на изучении физиологических показателей в зависимости от режима условий среды. Растения с низкими абсолютными величинами и значительным постоянством транспирации имеют низкую индикаторную ценность по отношению к водному режиму местопроизрастания. Растения с небольшими абсолютными величинами биогеохимического накопления соединений металлов также, как правило, имеют низкое индикационное значение по отношению к геохимическим аномалиям. Наоборот, растения с высокими абсолютными значениями и большими колебаниями показателей интенсивности транспирации, концентра-

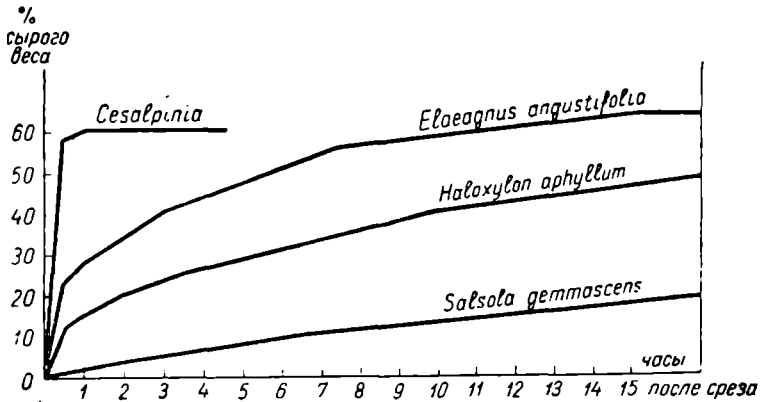


Рис. 1. Водоудерживающая способность пустынных растений различного водного режима (Западная Туркмения):

отрицательный гидроиндикатор-омброфит *Salsola gemmascens*, переменный гидроиндикатор-трихогидрофит *Haloxylon aphyllum*, постоянный гидроиндикатор-фреатофит *Elaeagnus angustifolia*, мезофит *Caesalpinia gilleasii*

ции химических веществ оказываются более чувствительными индикаторами. Например, виды с быстрым расходом воды на транспирацию и низкой водоудерживающей способностью часто служат гидроиндикаторами, а виды с медленным расходом — не имеют индикационного значения (рис. 1).

Экспериментальный вегетационный метод состоит в том, что в условиях контролируемого опыта выращивают испытуемые растения при различной интенсивности природных

факторов и наблюдают за реакцией растений (рис. 2). Обычно максимальных размеров растения данного вида достигают в оптимальных экологических условиях. Этот метод обладает наибольшей объективностью. Недостатком его является то, что он дает аутоэкологический (или физиологический) ареал, в то время как синэкологический (или фитоценотический) ареал, особенно у растений, не отличающихся значительной фитоценотической активностью, может существенно от него отличаться.

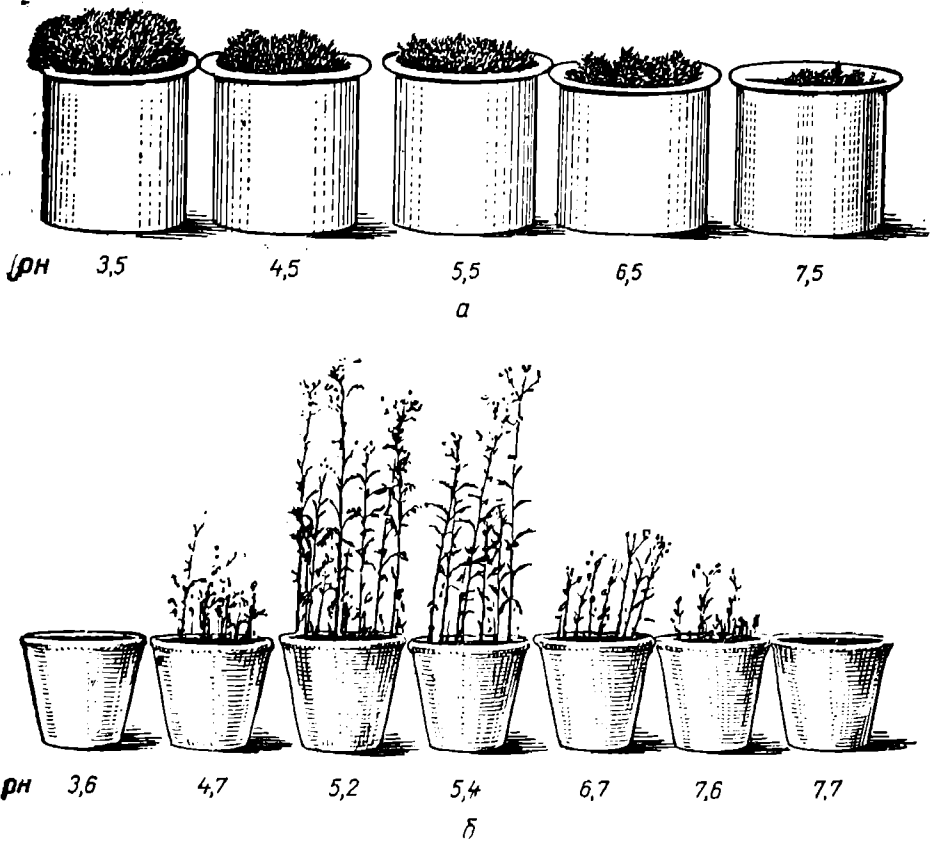


Рис. 2. Рост *Sphagnum rubellum* (а) и *Senecio silvaticus* (б) в питательных растворах различной степени кислотности (по Ольсену, 1923)

Полевой бонитировочный метод заключается в определении жизнеспособности, выживаемости, соотношения возраста и высоты, величины ежегодного прироста и других показателей скорости роста многолетних растений в зависимости от условий среды. При этом исходят из того, что максимальная жизнеспособность и прирост соответствуют оптимальным экологическим условиям. Показателем неблагоприятных экологических условий служит слабый рост, неполный цикл развития

(цветут, но не плодоносят, растут, но не цветут), а также различные тератологические отклонения.

Полевой эколого-морфологический метод заключается, главным образом, в изучении строения и приуроченности корневых систем. При этом принимается, что оптимальные условия для роста растений создаются в тех горизонтах почв и грунтов, в которых расположены активные части корневых систем. Многие индикаторы грунтовых вод в аридных зонах были установлены путем параллельного изучения их корневых систем и почвенно-гидрологических условий с помощью специальных шурфов или скважин до грунтовых вод.

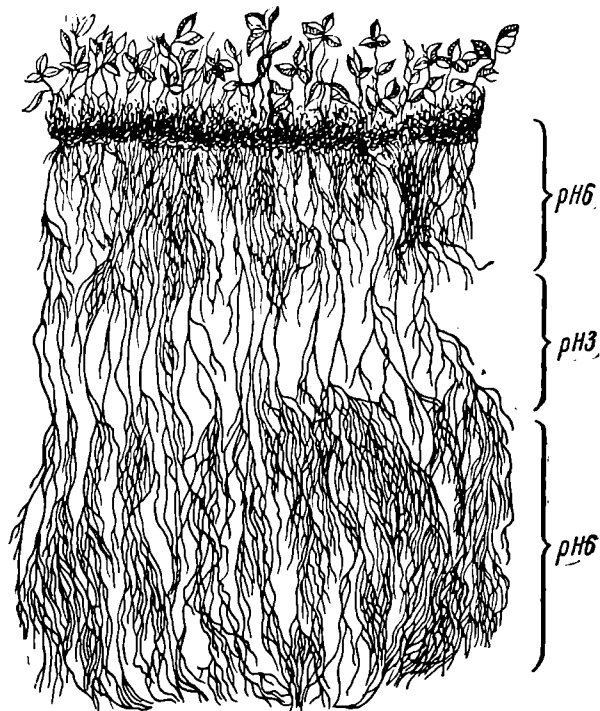
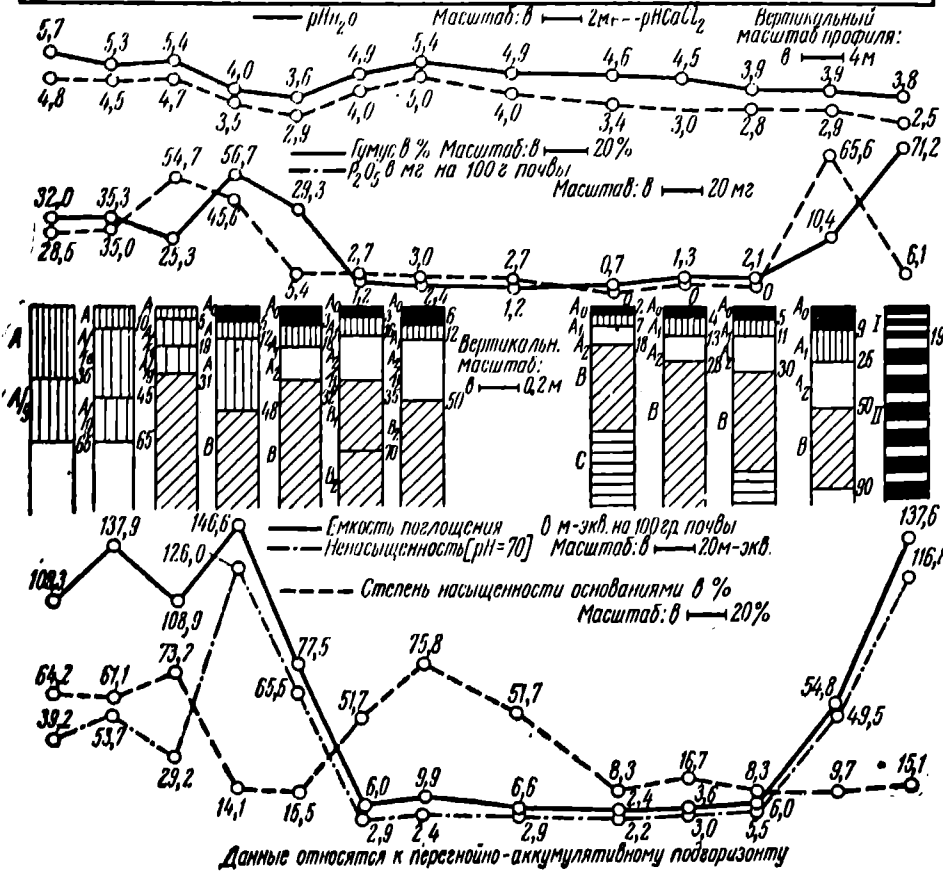
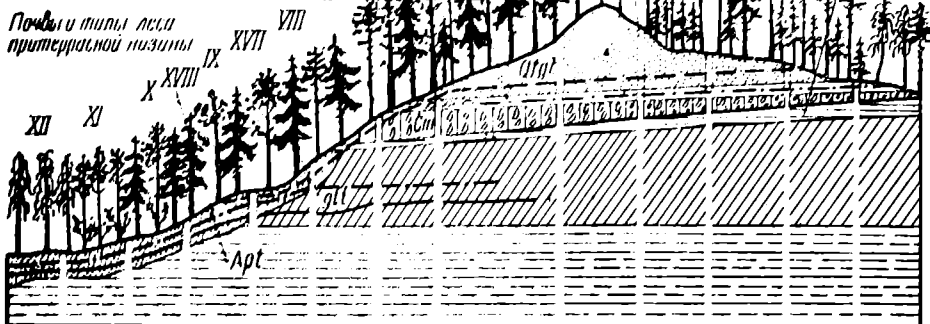


Рис. 3. Изменение густоты разветвления корней *Trifolium pratense* в зависимости от степени кислотности отдельных горизонтов почвенного профиля (по Бейтсу, 1934)

При анализе распределения корневых систем можно установить те горизонты, которые корни избегают, — это горизонты, неблагоприятные для растения, а в тех горизонтах, где корни ветвятся особенно сильно, условия близки к оптимальным (рис. 3).

Полевые геоботанические методы основаны на анализе изменений фитоценологических признаков сообществ в разных условиях среды. Максимального проективного покрытия расте-



ния достигают в условиях синэкологического оптимума, оно падает с изменением условий среды (см. рис. 13). Этот признак наиболее широко использован при выявлении индикационных свойств растительности (Раменский, 1929, 1938). Высока индикаторная ценность признака встречаемости (см. рис. 15). Анализ встречаемости видов позволяет наиболее точно установить их приуроченность к различным местообитаниям. Максимальная встречаемость соответствует оптимальным синэкологическим условиям. Отсутствие вида также является своеобразным индикатором, так как исключает наличие экологических условий, соответствующих его экологическому ареалу. В ряде случаев может быть использован признак численности экземпляров, особенно в комбинации с встречаемостью.

Одним из наиболее перспективных методов выявления растительных индикаторов является **эколого-географический (ландшафтный)**. При этом изучают экологические профили, на всем протяжении которых изменения растительности сопоставляют с изменениями рельефа, почвенного засоления, механического состава, влажности, гумусности почвы, состава коренных пород, глубины грунтовых вод, микроклимата, воздействия человека и животных и других факторов (рис. 4). Этот метод позволяет всесторонне обосновать выделенные индикаторы и обеспечивает надежный ландшафтный контроль их экстраполяции.

Эффективен и **сравнительно-географический метод**, основанный на сопоставлении описаний одних и тех же сообществ из различных структурных элементов ландшафта или даже из разных ландшафтов. При этом выделяются условия общие, к которым изучаемая группировка приурочена, и отличные, с которыми она, очевидно, не так тесно связана.

При **картографическом методе** сопоставляют контуры геоботанической карты, на которой показано распространение растительности, с контурами климатических, почвенных, гидрогеологических, геологических и других специальных карт

Рис. 4. Экологический профиль, характеризующий связь растительности с почвами, рельефом, глубиной грунтовых вод и составом подстилающих пород в долине р. Десны в Брянском опытном лесничестве (по Ковригину, 1937):

I — *Pinetum cladinoso-hylocomiosum* на слабо оподзоленных песчаных почвах, *II* — *Pinetum vacciniosum* на среднеподзолистых песчаных почвах, *III* — *Pinetum myrtillosum* на сильноподзолистых песчаных почвах, *IV* — *Pinetum polytrichoso-moliniosum* на торфянисто-подзолисто-глееватых песчаных почвах, *V* — *Pinetum sphagnosum* на торфяно-глеевых почвах, *VI* — *Pinetum oxalldoso-illiosum* на слабоподзолистых песчаных почвах, подстилаемых песками, *VII* — *Quercetum illiosum* на дерново-слабоподзолистых почвах, подстилаемых суглинками, *VIII* — *Piceetum illicoso-oxalldosum* на торфянисто-иловато-подзолистых почвах, *IX* — *Piceetum filliosum* на торфянисто-иловатых оглеенных почвах, *X* — *Piceetum ulmariosum* на иловато-железисто-глееватых почвах, *XI* — *Alnetum ulmariosum* на иловато-железисто-глеевых почвах, *XII* — *Betuletum phragmitosum* на иловато-глеевых почвах; *Q:gl* — флювиогляциальные пески, *Сп* — глауконитовые пески с фосфоритами и слюдяные суглинки, *Ап* — темноцветные глины

(рис. 5). Сопоставление позволяет сделать предварительные индикационные выводы. Этот метод дает весьма неполный состав индикаторных признаков, так как содержание легенд карты обычно бывает весьма ограничено. Наконец, он может

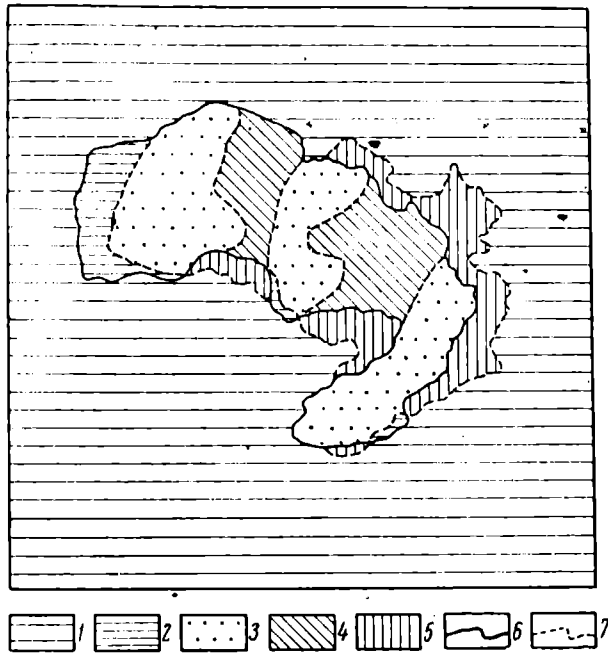


Рис. 5. Сопоставление контуров карты растительности с контурами выходов коренных пород в сухой степи Северного Казахстана:

1 — ковыльно-типчаковые группировки, 2 — петрофитноразнотравно-типчаковые группировки, 3 — сосняки петрофитноразнотравно-лишайниковые, 4 — смешанные сосново-березовые насаждения, 5 — березняки мезофитнотравяные, 6 — границы выходов гранитов на поверхность или неглубокого их залегания, 7 — границы растительных группировок

вовсе не установить зависимости, если контуры индикаторной растительности такой протяженности, что не укладываются в масштабе карты.

Близок к эколого-географическому и картографическому **аэрометод** выявления индикаторов (Виноградов, 1959). Он заключается в совместном дешифрировании растительности и экологических условий и прослеживании по аэроснимкам приуроченности тех или иных группировок к определенным элементам почв, рельефа, гидрологических условий, геологического строения и т. п.

Экологическая оценка индикационных функций

Сообщества, растения и особенности их строения и состава, имеющие узкую экологическую амплитуду, являются стенотопными. Они могут быть использованы в качестве индикаторов. Другие растения, сообщества и признаки, экологическая амплитуда которых слишком широка, могут быть отнесены к эвритопным.

По степени надежности растительные индикаторы подразделяются на постоянные и переменные. Еще Унгер (Unger, 1838) разделил индикаторы карбонатности на почвопостоянные и почвопредпочитающие. В дальнейшем эта система нашла отражение в делении экологической приуроченности растений на облигатную и факультативную (например, галофильную и галоксенную и мн. др.).

Под **постоянными индикаторами** понимают растения, фитоценозы или отдельные ботанические признаки с узкой экологической амплитудой, показания которых удовлетворяют требованиям необходимой точности и детальности наблюдений. Постоянные индикаторы, хотя и используют весьма широко, остаются в некоторой степени условными. В зависимости от принятой детальности исследований располагают различным количеством индикаторов. Так, например, в работе С. П. Смелова и Т. А. Работнова (1929) мы находим свыше 50 индикаторов почвенной кислотности, взятой с двумя градациями рН; 28 индикаторов почв с интервалом рН, равным 1,5; 16 индикаторов — с одной градацией рН и лишь 7 индикаторов ограничены наиболее узкой ступенью рН около 0,5.

Переменные индикаторы имеют слишком широкую экологическую амплитуду. В одних случаях они обеспечивают необходимую точность наблюдений, в других — нет. К этой группе принадлежит большая часть индикаторов. Она растет за счет постоянных индикаторов в связи с все возрастающими требованиями точности наблюдений. Кроме того, многие растения, считавшиеся ранее постоянными индикаторами, оказываются переменными после обстоятельного изучения их распространения. Наконец, эта группа увеличивается за счет «безразличных» растений в результате выявления их приуроченности, остававшейся ранее незамеченной.

При картировании, особенно при поисках природных ресурсов, нас интересует не вся протяженность того или иного фактора, не весь комплекс природных условий, а лишь их узкий диапазон и отдельные природные объекты (наличие грунтовых вод, карбонатность, каменистость, чрезмерное засоление почвы, выходы горной породы и т. п.). Их индикаторы можно разделить на положительные и отрицательные.

Положительные индикаторы указывают на проявление

определенных природных условий в данном местообитании, по отношению к которым они «топофильны». Они галофильны по отношению к засолению, гигрофильны — к увлажнению, ацидофильны — к кислотности и т. п. **Отрицательные индикаторы** представляют собой растения, сообщества и отдельные признаки, исключаящие определенные условия в данном местообитании. Галофобными являются гликофильные растения; наличие эвксерофитов исключает избыточное увлажнение почв; ацидофобы являются показателями достаточной известковости почв и т. п. По терминологии Унгера растения этой группы можно назвать «почвоизбегающими». Отрицательные индикаторы часто дают столь же ценные сведения о природных условиях, что и положительные.

В зависимости от характера связи растений с теми или иными природными условиями индикаторы подразделяются на прямые и косвенные. **Прямые индикаторы** функционально связаны с индицируемым фактором, проявление которого является необходимым условием их жизнедеятельности. Так, прямые гидроиндикаторы — гигрофиты и фреатофиты непосредственно связаны водоснабжением со свободной влагой грунтовых вод и капиллярной каймы. **Косвенные индикаторы** не связаны непосредственно с индицируемыми условиями, но, являясь показателями сопряженных с этими условиями факторов, находятся с ними в корреляционной зависимости. Так, косвенными индикаторами грунтовых вод служат псаммофиты и некоторые ксерофиты, указывающие пористые породы, благоприятные для накопления и сохранения воды.

Можно экологически дифференцировать растения по приуроченности их к различной напряженности какого-либо непрерывного фактора: засоления, увлажнения, богатства питательными веществами и т. п. Эти индикаторы напряженности факторов подразделяют на три группы. Первые указывают наибольшую напряженность фактора, которую выносят лишь узко специализированные формы: эвгалофиты — по засолению, ацидофилы — по кислотности почвы, ультрагигрофиты — по увлажнению, гиперксерофиты — по степени иссушения почв, полисапробионты — по загрязненности воды и т. п. Исследователя интересуют, как правило, именно эти виды, которые часто служат в то же время постоянными индикаторами, так как приуроченность к крайним экологическим условиям обычно выражена в природе наиболее четко. Вторая группа приурочена к средним экологическим условиям с умеренной напряженностью факторов, что понижает их индикационное значение. Это — широкая экологическая группа, состоящая из гликогалофитов, мезогалофитов — по засолению, мезофитов, гемиксерофитов — по увлажнению и т. п.

Для растений средних условий обычна широкая экологическая амплитуда. Наконец, выделяют группу растений, которые указывают на небольшую напряженность фактора и начальные стадии его проявления в местообитании. Это — группа растений достаточно узкой экологической амплитуды, которая часто используется в качестве отрицательных индикаторов: гликофиты в отношении засоления, олигосапробионты в отношении загрязненности воды и пр.

Значение индикаторов определяют по их сопряженности с природными условиями и выраженности этих условий в изменении признаков (достоверности и значимости по Викторову, Востоковой, Вышивкину, 1961). Уменьшение одного из этих показателей — сопряженности либо выраженности, либо обоих вместе — снижает индикационное значение признака. Оценка индикаторов может проводиться как при индикации непрерывного фактора, так и при индикации выборочных ступеней фактора и отдельных явлений.

Для количественного выражения сопряженности индикатора с непрерывным фактором используют графические и математические методы. При изучении однофакторной зависимости на оси абсцисс откладывают величины какого-либо ботанического признака: высоты, диаметра, веса, облилия, встречаемости, а на оси ординат — значения изменений изучаемого фактора: засоления, увлажнения, глубины грунтовых вод и т. п. В результате получают ряд точек, который анализируют статистическим методом.

Прямолинейные формы зависимости растительности от природных факторов используют редко, обычно вычисляют коэффициент корреляции по параболе второго порядка. Постоянные индикаторы имеют высокий коэффициент корреляций изменений индикаторного признака и экологического фактора, переменные — пониженный. Так, коэффициент корреляции изменений проективного покрытия и глубины грунтовых вод у постоянного гидроиндикатора *Tamarix ramosissima* равен 0,81, у переменного *Haloxylon aphyllum* — 0,69. Индифферентные виды имеют коэффициент корреляции ниже 0,5.

Второе условие значимости индикатора — выраженность фактора в изменениях признаков. Выраженность среды в признаках растительности характеризуют экологической амплитудой и градиентом признака. Экологическая амплитуда фактора представляет, по Л. Г. Раменскому (1938), широту экологических условий, соответствующих тому или иному ботаническому признаку. Ее величину определяет число ступеней фактора, приходящихся на одну градацию признака. Объем градации определяется заданной точностью исследований. Экологический градиент признака, наоборот, характеризует величину изменений этих признаков в зависимости

от изменений экологических условий. Его величину определяет число градаций признака на одну ступень фактора. Выраженность фактора обратно пропорциональна экологической амплитуде и прямо пропорциональна градиенту признака.

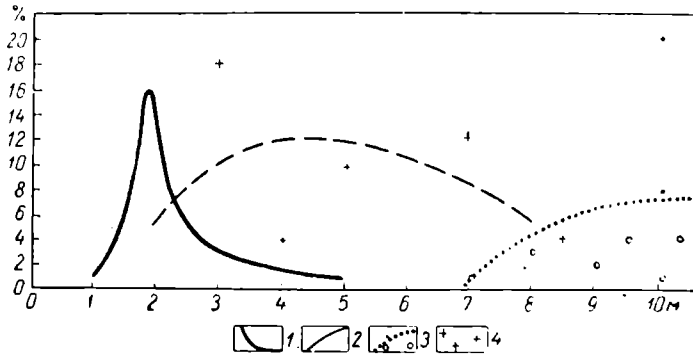


Рис. 6. Основные типы экологической приуроченности растений и их гидроиндикаторная ценность (южные пустыни Западной Туркмении):

1 — экологическая кривая постоянного гидроиндикатора *Tamarix ramosissima*, 2 — экологическая кривая переменного гидроиндикатора *Haloxylon aphyllum*, 3 — граница экологического ареала и распределение отдельных значений отрицательного гидроиндикатора *Calligonum arborescens*, 4 — распределение отдельных значений относительно индифферентного вида *Salsola rigida*; по оси абсцисс — проективное покрытие в %, по оси ординат — глубина грунтовых вод в м

Выраженность зависимости признаков от экологических условий иллюстрирует соотношение проективного покрытия и глубины грунтовых вод у растений различных индикационных групп. Эта выраженность в ассоциациях постоянного

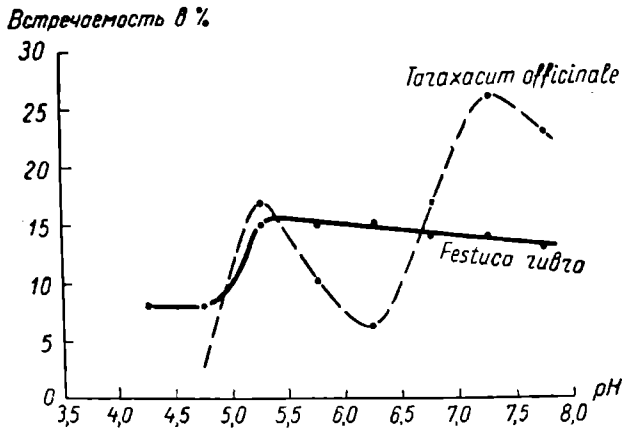


Рис. 7. Переменные индикаторы почвенной кислотности с асимметричной (*Festuca rubra*) и многовершинной (*Taraxacum officinale*) формой зависимости встречаемости кислотности почв (по Ольсену, 1923)

гидроиндикатора *Tamarix ramosissima*, переменного гидроиндикатора *Haloxylon aphyllum*, отрицательного индикатора *Calligonum arborescens* и индифферентного растения *Salsola rigida* различна (рис. 6). Постоянные индикаторы имеют малую амплитуду фактора и большой градиент признака. Число градаций признака на большей части кривой превышает или равно числу ступеней фактора. Переменные индикаторы имеют растянутый ход кривой зависимости. Они имеют увеличенную амплитуду фактора и пониженный или переменный градиент признака. Как правило, градации признака у переменных индикаторов захватывают по несколько ступеней фактора.

Формы экологических кривых переменных индикаторов по соотношению восходящей и нисходящей части делят на симметричные и асимметричные. У индикаторов с асимметричным ходом зависимости в различных частях экологического ареала изменяется градиент признака (рис. 7). Эти растения в ассоциациях служат детерминантами (Раменский, 1938): не обладая высокой индикационной ценностью, они могут резко ограничивать и определять индикационную функцию других растений в фитоценозе.

Специфическую группу переменных индикаторов представляют растения, имеющие многовершинную экологическую

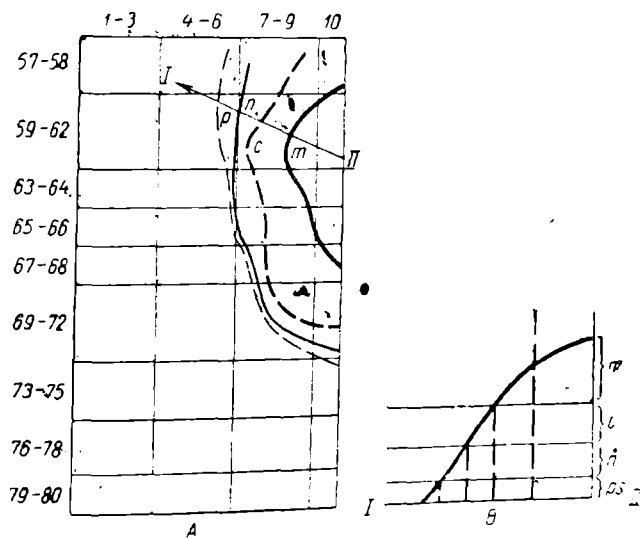


Рис. 8. Построение и оценка двухфакторной зависимости (по Раменскому, 1938):

А — распределение значений проективного обилия *Trifolium repens* (*m* — покрытие свыше 8 — 10%, *n* — около 3 — 7%, *c* — около 0,5 — 2%, *p* — около 0,2% и меньше) по ступеням увлажнения и активного богатства почв; Б — оценка приуроченности по профилю I—II на экологической сетке увлажнения и богатства почвы

кривую. В качестве примера такой кривой Ольсен приводит ценотический ареал *Taraxacum officinale* с двумя оптимумами встречаемости (см. рис. 7). Многовершинность экологической кривой у переменных индикаторов связана с конкуренцией и влиянием других факторов на распространение растений. Сложные формы кривой могут быть связаны также с наличием экотипов внутри полиморфных видов, таких как пырей, зубровка и т. п.

При изучении двухфакторных зависимостей на оси абсцисс откладывают один фактор, а по оси ординат другой. Точки с одинаковыми значениями ботанического признака соединяют изолиниями. Для оценки этой зависимости изолинии пересекают прямой по определенным направлениям и строят линейный график (рис. 8, Б). Примером построения многофакторных зависимостей могут служить эколого-фитоценотические ряды (увлажнение и богатство) В. Н. Сукачева, эдафическая сетка П. С. Погребняка, гидроиндикационные схемы (глубина и минерализация грунтовых вод) Е. А. Востоковой.

Парциальную зависимость используют при оценке индикаторов отдельных ступеней фактора или отдельных явлений. Для определения связи индикаторов с отдельными объектами индикации вычисляют величины сопряженности индикатора с объектом индикации (достоверность индикатора, по Викторову и др., 1961). Величину экологической сопряженности вычисляют в процентах числа нахождения индикатора на объекте индикации от общего числа пробных площадок с индикатором.

Исключительные индикаторы распространены только на объекте индикации и почти не встречаются на других. Сопряженность 95—100% (V_{5a}).

Постоянные индикаторы распространены почти всегда на объекте индикации и редко встречаются на других. Сопряженность 80—95% (V_5).

Переменные индикаторы распространены большей частью на объекте индикации, но встречаются и на других. Сопряженность 60—80% (V_4).

Относительные индикаторы с пониженной сопряженностью 40—60% (V_3) распространены на объекте индикации в том же количестве, что и на всех остальных объектах вместе взятых.

Виды индифферентные не имеют преимущества в распространении на объекте индикации и встречаются равно на других объектах. Сопряженность 40—10% (V_2).

Отрицательные индикаторы распространены на объектах фона и не встречаются совсем или встречаются очень редко на объекте индикации. Сопряженность 0—10% (V_1).

В солончаках Западного Закавказья при минерализации

грунтовых вод 24—26 г/л встречаемость *Salsola dendroides* 17%, при минерализации 40 г/л — 71%, при 62 г/л — 12 (Рахманина, 1957). По величине сопряженности карган является переменным индикатором грунтовых вод минерализацией 40 г/л.

Для того, чтобы определить, насколько характерен и распространен индикатор для той или иной категории объектов, вычисляют частоту встречаемости (*frequency*) индикатора на объекте индикаций (значимость индикатора по Викторову и др. 1961). Частота встречаемости вычисляется в процентах числа нахождения индикатора на объекте индикации от общего числа площадок на всей категории объектов.

Фоновые индикаторы встречаются в 80—100% (F_5) площадок на объекте индикации.

Обильные индикаторы — в 60—80% (F_4).

Спорадические индикаторы — в 40—60% (F_3).

Редкие индикаторы — в 20—40% (F_2).

Единичные индикаторы — в 5—20% (F_1).

На выровненном мелкосопочнике в сухой степи западной части Акмолинской области в пределах поля палеозойских песчаников петрофитноразнотравно-холоднополынные группировки со спиреей имеют встречаемость 46% (F_2), холодно-полынно-типчаковые — 94% (F_5), типчаково-красноковыльные — 32% (F_2), ковыльно-морковниковые 8% (F_1). По частоте встречаемости холоднополынно-типчаковые группировки являются фоновыми индикаторами, а петрофитноразнотравно-холоднополынные — спорадическими индикаторами палеозойских песчаников.

Значение индикатора определяют две величины: экологическая сопряженность индикатора (V) и встречаемость индикатора на объекте индикации (F). Общую значимость индикатора можно выразить в виде индекса: в числителе — величина индикационной сопряженности в процентах, в знаменателе — величина встречаемости, также в процентах. При уменьшении одного из этих показателей или обоих сразу значимость индикатора понижается.

Абсолютные индикаторы имеют наибольшее индикационное значение. Они характеризуются высокой сопряженностью индикатора ($V_{5,4}$) и высокой встречаемостью ($F_{5,4}$) на объекте индикации. Абсолютным индикатором серпентинитов на Шетландских островах служит *Thymus drucei* с сопряженностью 82%, встречаемостью 86% и значимостью $\frac{82\%}{86\%} = \frac{V_5}{F_5}$, *Plantago maritima* с такой же значимостью $\frac{83\%}{87\%} = \frac{V_5}{F_5}$ (Spence, 1958).

Уникальные индикаторы имеют высокую сопряженность

($V_{5,4}$) и пониженную встречаемость на объекте индикации ($F_{1,2}$). Исключительный индикатор серпентинитов на Шетландских островах, но очень редкий вид *Arenaria norvegica* имеет пониженную значимость $\frac{100\%}{4\%} = \frac{V_{5a}}{F_1}$, постоянный индикатор *Polygala serpyllifolia* — $\frac{87\%}{20\%} = \frac{V_5}{F_1}$. Уникальны многие эндемы и формы, имеющие ограниченное распространение, например *Armeria bottendorfensis* на почвах, обогащенных тяжелыми металлами в Тюрингии, *Silene cobalticola* на почвах, богатых Со в Катанге, *Lodyginia bucharica* на гипсоносных почвах Бухары и др.

Вульгарные индикаторы имеют низкую сопряженность ($V_{2,3}$), но высокую встречаемость на объекте индикации ($F_{4,5}$) в пределах изучаемого ландшафта. В северной тайге Западной Якутии багульниковые ольховые лиственничники распространены на всех глубоких и теплых почвах траппов, кимберлитов, известняков. Сопряженность их с выходами кимберлитовых тел на поверхность около 18%. Однако встречаемость этих ассоциаций на кимберлитовых трубках 90%. Формула значимости такого индикатора выражается в виде:

$$\frac{18\%}{90\%} = \frac{V_2}{F_5}$$

Методы экстраполяции растительных индикаторов

Помимо экологической оценки индикаторов необходима географическая оценка устойчивости индикатора в пределах ареала. Можно выделить две группы индикаторов: панареальные¹ с устойчивыми экологическими значениями в пределах всего ареала и субареальные с изменяющимися на протяжении ареала экологическими значениями.

Панареальные индикаторы (чаще это постоянные индикаторы) сохраняют свое индикационное значение в пределах всего географического ареала. Таковы постоянные гидроиндикаторы *Phragmites communis*, *Tamarix ramosissima*, облигатные галофиты *Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum* и т. п. Первые сохраняют приуроченность к неглубоким грунтовым водам, вторые — к засоленным почвам в пределах всего ареала, хотя количественные величины увлажнения и минерализации их местообитаний могут несколько изменяться вследствие замещаемости. Панареальными индикаторами служат также некоторые неэндемичные виды, имеющие ограниченный географический ареал. Возникновение и сохранение этих видов связано с воздействием специфических экологических условий: *Thlaspi calaminare* под воздействием Zn,

¹ Термин «панареальные индикаторы» был предложен С. В. Викторовым.

Crotalaria cobalticola под воздействием Со и т. д. Некоторые из них трактуют как универсальные индикаторы.

Группа субареальных индикаторов, изменяющих свою индикационную роль в разных частях географического ареала, включает большинство индикаторных видов и признаков. Они в значительной мере следуют замещаемости географических факторов. Их распространение подчиняется общим закономерностям, свойственным географической оболочке: зональным, региональным и морфологическим. В соответствии с этим индикаторы с географической изменчивостью значений могут быть подразделены на зональные, региональные и локальные (Виноградов, 1961).

Зональные индикаторы сохраняют одинаковое индикационное значение в пределах географических зон и подзон, однако оно может существенно изменяться в меридиональном направлении при переходе из одной зоны в другую. Основное, что ограничивает распространение зональных индикаторов, — климатическая компенсация факторов, обладающая, как известно, зональными закономерностями. Примером зональных индикаторов могут служить *Linosyris villosa* и другие ксерофиты, в зоне северных степей приуроченные к солонцеватым почвам, а в зоне сухих степей — к незасоленным темно-каштановым почвам. Зональным гидроиндикатором может служить *Alhagi pseudoalhagi* — постоянный индикатор грунтовых вод в зоне южных пустынь и переменный — в зоне северных пустынь. Зональны также другие индикаторы: морфологические (снежные формы крон, эдафические формы роста) и физиологические (биогеохимическая концентрация, интенсивность транспирации).

Региональные индикаторы сохраняют одинаковое индикационное значение на территории определенных физико-географических областей и районов. Однако оно изменяется при экстраполяции как в меридиональном, так и в широтном направлении с переходом из одних районов или областей в другие. Возможность использования региональных индикаторов определяет историческая и географическая замещаемость растительности, связанная со своеобразием генезиса растительного покрова и ландшафта в целом в каждой отдельной физико-географической области или районе. В силу этих исторических и географических условий региональные индикаторы в пределах этих областей находятся в определенном соотношении с природными факторами. Региональные закономерности обнаруживаются при сопоставлении индикационных оценок одних и тех же видов в южных пустынях Западной и Центральной Туркмении, полупустынях Прикаспия и Центрального Казахстана, тайги Европейской части СССР и Средней Сибири. Региональными индикаторами карбонатных

пород служат *Fagus sylvatica*, *Larix sibirica*. Изменяют свою приуроченность к кислотности почв в различных областях лесной зоны *Agrostis canina*, *A. alba*, *Deschampsia caespitosa*. У многих региональных индикаторов повышается индикационное значение по направлению от центра ареала к его периферии, так как вид в крайних условиях существования обнаруживает местную, более узкую экологическую приуроченность. Другие региональные индикаторы, наоборот, в окраинных частях ареала понижают индикационное значение, так как изменяют свою фитоценоотическую активность и вытесняются на разнообразные местообитания.

Локальные индикаторы сохраняют индикационное значение в пределах отдельных географических ландшафтов, местностей, урочищ и фаций. Они меняют индикационное значение не только в разных зонах и областях, но и в пределах сравнительно однородных географических районов или ландшафтов. Эти индикаторы обусловлены специфической структурой ландшафтов, закономерным соотношением его элементов, в силу которых локальные индикаторы оказываются приуроченными в условиях данного ландшафта к тем или иным почвам, горным породам, формам увлажнения. Они в значительной степени подвержены разным формам эдафической компенсации факторов.

Локальными индикаторами пресных грунтовых вод в западинах, лиманах и сухих руслах Западного и Северного Казахстана служат группировки мезофильных злаков. В условиях северной пустыни на древнеаллювиальной равнине р. Урал пырейники в урочищах крупных лиманов являются локальными индикаторами неглубоких слабоминерализованных грунтовых вод. Также локальными индикаторами слабоминерализованных подземных вод будут такие виды, как *Stipa capillata*, *Spiraea crenifolia*, *Calligonum aphyllum*, *Elymus giganteus*, которые служат показателями грунтов легкого механического состава, благоприятных для накопления воды в субаридных условиях.

При поисках кимберлитовых трубок среди известняковых водоразделов Сибирской платформы локальными индикаторами служат группировки кустарниковой ольхи. *Viscaria alpina*, приуроченная в Северной Норвегии к альпийским каменистым россыпям, была использована в качестве индикатора медесодержащих пород, хотя она и не связана с медной минерализацией. Большинство установленных в настоящее время индикаторов локальны.

Широко известно, что один и тот же вид или один и тот же признак в одном районе выступает как постоянный индикатор, в другом — как переменный, в третьем — как косвенный, в четвертом — индифферентный. Одни и те же растения

могут иметь индикаторные признаки всех четырех категорий в зависимости от необходимой детальности индикации. *Tamarix ramosissima*, например, как индикатор грунтовых вод вообще является панареальным. При дифференциации по минерализации 5—10, 10—25 г/л он сужается до зонального индикатора. При детальных индикационных характеристиках глубины 1—2, 2—3, 3—4 м и минерализации 5—7, 7—10, 10—15 г/л он локален.

Исходя из географической структуры индикаторов, определяют закономерности их экстраполяции. Надежная экстраполяция возможна лишь в пределах территорий с одинаковым комплексом факторов. Эти территории получили определенную трактовку в ландшафтоведении как географические зоны, ландшафты, типы территорий и т. п.

Основным направлением экстраполяции является широтная протяженность географических зон. Вдоль зон индикаторные признаки можно экстраполировать значительно дальше, чем в меридиональном направлении. Зональное ограничение экстраполяции в значительной мере исключает явления климатической компенсации факторов и обеспечивает распространение в первую очередь зональных индикаторов.

Следующая ступень, ограничивающая распространение индикаторов, — региональная. Наиболее обычным ареалом экстраполяции индикационных данных при полевых исследованиях является географический район, который сочетает определенное соотношение физических элементов ландшафта и определенный состав растительности. Примерами таких индикационных районов могут явиться сухие степи Казахского мелкосопочника, полупустыни Волго-Уральского междуречья, южные пустыни Западной Туркмении и др. Такое районирование обеспечивает надежное распространение региональных индикаторов.

В пределах географических зон и областей наиболее надежной основой для экстраполяции индикационных признаков служит система ландшафтов — аналогов. Эта система исключает формы эдафической замещаемости факторов и обеспечивает экстраполяцию локальных индикаторов.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. Фитосоциология и ее последние успехи у нас и на Западе. В сб. «Методика геобот. исследований», 1925, М.—Л.
- В и к т о р о в С. В. Некоторые методы геологических наблюдений. «Изв. АН СССР», сер. геогр. № 3, 1953.
- В и к т о р о в С. В. Краткий очерк истории развития и современного состояния геоботанического метода в геологии. В сб.: «Геобот. методы при геол. исслед.», 1955 а, М.
- В и к т о р о в С. В. Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях, 1955б, М.

- Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. Некоторые вопросы теории индикационных исследований (тезисы). В сб.: «Вопросы индикационной геоботаники», 1961, М.
- Виноградов А. П. Понски рудных месторождений по растениям и почвам (биогеохимический метод). «Тр. Биогеохим. лабор.», т. 10, 1954.
- Виноградов Б. В. К теории растительных индикаторов. «Бюлл. МОИП», отд. бот., т. 62, № 4, 1957.
- Виноградов Б. В. Вопросы ботанико-географического дешифрирования аэрофотоснимков Северного Казахстана. «Бот. ж.», № 4, 1959.
- Виноградов Б. В. Экологическая замещаемость и ландшафтный метод изучения и распространения растительных индикаторов (тезисы). В сб.: «Вопросы индикационной геоботаники», 1961, М.
- Витрувий М. П. Десять книг об архитектуре, т. 1, 1936, М.
- Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию, 1957, М.
- Гумбольдт А. Прелегомены к географическому распределению растений, согласно температуре воздуха и высоте гор. География растений под ред. Е. В. Вульфа (1817) 1936, М.
- Докучаев В. В. К вопросу о переоценке земель Европейской и Азиатской России с классификацией почв. Собр. соч., т. 4, (1898) 1951, М.
- Карпинский А. Могут ли живые растения быть указателями горных пород и формаций, на которых они встречаются и заслуживают ли местопрозябания их особого внимания геогноста. «Журн. садоводства», № 3—4, 1841.
- Катон. О земледелии, 1957, М.
- Каяндер А. К. и др. Сущность и значение типов леса, 1933, М.
- Колумелла. О сельском хозяйстве, 1957, М.
- Костычев П. А. Связь между почвами и некоторыми растительными формациями. «Тр. 8 съезда русских естествоисп. и врачей», 1890, М.
- Дарин И. В. Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову (1926), 1953, М.
- Ломоносов М. О слоях земных (1763), 1949, М.—Л.
- Нидергофер Э. А. О влиянии почвы и климата на распределение растений по материалам, собранным в Нижегородской губернии. «Тр. СПб. Общ. естествоисп.», т. 16, вып. 1, 1885.
- Ососков П. А. Зависимость лесной растительности от геологического состава коренных пород. «Лесн. журн.», вып. 2—3, 1909.
- Петров В. В. Обзор материалов об использовании естественной растительности в качестве индикатора почвенных условий. «Изв. ТСХА», № 4, 1959.
- Плиний Старший. Естественная история, 1957, М.
- Раменский Л. Г. К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами. Тр. Совещ. геобот. луговед., вып. 2, 1929.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, 1938, М.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову, 1956, М.
- Рупрехт Ф. Геоботаническое исследование о черноземе. Прилож. к 10 т. «Зап. Импер. Акад. наук», № 6, 1866.
- Смелов С. П., Работнов Т. А. Материалы к изучению реакции луговых почв и распределения в связи с ней луговой растительности. «Изв. гос. луг. ин-та», № 1—3, 1929.
- Сукачев В. Н. Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб., посв. 30 лет. Окт. соц. рев., ч. 2, 1947, М.
- Ткалич С. М. Ботанические методы в геологических исследованиях. «Бот. ж.», № 5, 1952.
- Феофраст. Природа растений, 1951, М.

- Шенников А. П. О конвергенции среди растительных ассоциаций. Очерки по фитоц. и фитогеогр., 1929, М.
- Cajander A. Beiträge zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des Nördlichen Eurasiens I. Die Alluvionen des unteren Lena—Thales. ♦Acta Soc. Sci. Fennica♦, v. 32, 1906.
- Candolle A. de. Constitution dans le région végétal de groupes physiologiques applicable à la géographie botanique ancienne et moderne. ♦Arch. des Sci. Phys. et Natur. de la Bibliothèque Univ. de Genève♦, T. 50, 1874.
- Chemnerlin T. C. Geology of Wisconsin. Survey 1873—1877. 1877.
- Clements F. E. 1920. Plant indicators ♦Inst. Carnegie Publ.♦, N 290. N. Y.
- Contejean Ch. Géographie botanique influence du terrain sur la végétation. 1881, Paris.
- Cotta H. Systematische Anleitung zur Taxation der Waldungen. 1809. Berlin.
- Dunal F. De l'influence mineralogique du sol sur la végétation. ♦Mém. de la Section des Sci. de l'Academie des Sci. et Lettr. de Montpellier♦, t. 1, 1847—1850.
- Ellenberg H. Kasuale Pflanzensociologie auf physiologischer Grundlage. ♦Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.♦ Bd. 63, H. 2, 1950.
- Ellenberg H. Wiesen und Wieden und ihre Standortliche Bewertung. 1952. Stuttgart. — Ludwigsburg.
- Gams H. Prinzipien Fragen der Vegetationsforschung. 1918, Zürich.
- Green E. L. Landmarks of botanical history. ♦Smithsonian Misc. Coll♦, v. 54, 1909.
- Griesebach A. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. 1872, Leipzig.
- Hartig G. L. Anweisung zur Taxation und Beschreibung der Forste. Theil 1,2. 1796—1805, Berlin.
- Hilgard E. M. Report on the geology and agriculture of the State of Mississippi. 1860, Washington.
- How Hsiou-yu. Zhongguo digu suanxingtu gaizhiantu yanjiantu di zhishi 'zhiwu. 1954, Peking.
- How Hsiou-yu, Chen Chang-tu, Wang Hsien-pu. The vegetation of China with special reference to the main soil types (with one map in the text). Report for the 6 th intern. Congr. of Soil. Sci. China. 1956, Peking.
- Hubbard G. D., Wilder Ch. G. Validity of the indicators of ancient climate. ♦Bull. Geol. Soc. Am.♦, v. 41, № 2, 1930.
- Jolisse. De l'influence chimique du terrains sur la disposition de plantes. Paris. 1861.
- Kruedener A. Ingenieur Biologie. 1951, Basel.
- Linstow V. O. 1929. Bodenanzeigende Pflanzen. ♦Abhandlungen d. Preuss. Geol. Landesanstalt♦, H. 114, 1929.
- Meinzer O. E. Plants as indicators of ground water. ♦U. S. Geol. Surv. Wat. Supply Pap.♦, № 577, 1927.
- Merriam C. N. Life zones and crop zones. ♦U. S. Dept. Agr. Biol. Surv. Bull.♦ № 10, 1898.
- Needham J. Prospection géobotanique en Chine médiévale. ♦J. Agr. Trop. et Bot. Appl.♦ t. 1. № 5—6, 1954.
- Olsen C. Studies on hydrogenion concentration of soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. ♦Compt. Rendue d. Trav. Labor. Carlsberg♦, t. 15 № 1, 1923.
- Planchon I. Sur la végétation speciale des dolomites. ♦Bull. de la Soc. Bot. de France♦, t. 1, 1854a.
- Planchon I. Sur la végétation des terrains siliceux. ♦Bull. de la Soc. bot. de France♦, t. 1, 1854b.
- Rankama K. On the use the trace elements in some problems of practical geology. ♦Bui. Comm. Geol. de Finland.♦, t. 14, № 126, 1945.
- Rübel E. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. ♦Ecology♦, v. 16, № 3, 1936.
- Sampson A. W. Plant indicators and status. ♦Bot. Rev.♦, v. 5, 1939.

- Schnizlein A., A. Frickhinger. Die Vegetation Verhältnisse der Jura und Keuperformationen in den Flussgebieten der Wörnitz und Altmühl. 1848 Nördlingen.
- Spix J. B., C. F. Ph. Martius. Reise in Brasilien. Theil 1,11. 1823—1828, München.
- Stur D. Beobachten über Einfluss der geognostischen Unterlage auf die Verteilung der Pflanzen in Oesterreich und Stieremerk. «Verhandlungen des Zoo.—Bot. Vereins zu Wien», T. 111, 1853.
- Stur D. Ueber den Einfluss des Bodens auf Vertheilung der Pflanzen. «Sitzungsberichte der Keis. Acad. d. Wissenschaften Mathem. Naturwissensch. Klasse», T. XX, XXV, 1856—1857.
- Sýkora L. Rostliny v geologickém oýzkumu. Praha, 1959.
- Thurmann F. Essai de phytostatique applique a la chaine du Jura et aux contrées voisines. T. 1—11, 1849, Berne.
- Unger F. Ueber den Einfluss des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse. 1836, Wien.
-

Растительность может быть использована как показатель климата крупных областей, мезоклимата, микроклимата, климатической ритмики и палеоклиматических условий.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛИМАТОВ

В основу классификации, изучения и картирования климатов многими исследователями был положен характер растительности, условия существования которой в общих чертах соответствуют всей совокупности элементов того или иного климата. Для того чтобы исключить влияние различных эдафических условий и сделать возможным сопоставление климатов по характеру растительности, в качестве климатических индикаторов используют растительные группировки, занимающие плакорные местообитания. Последние (по Высоцкому, 1909) характеризуются четырьмя признаками: отсутствие значительного смывания и намывания почвенных частиц, устойчивое положение воздушных слоев при штиле (не считая конвекции), более или менее отдаленный уровень подземных вод и суглинистый механический состав грунтов. Важно, чтобы в качестве индикаторов климата использовались сформировавшиеся устойчивые климаксовые ассоциации.

Ботанико-географические принципы были положены в основу деления климатов еще А. Гризебахом и А. Декандалем в конце прошлого века. Разработка естественной классификации климатов на ботанической основе была продолжена В. Кеппеном.

На ботанико-географической основе Кеппеном (Кёррен, 1900) была составлена карта климатов идеального континента. Царство мегатерм он делит на климаты лианы и баобаба; царство ксерофилов — на климаты вельвичии или гаруа, самума или финиковой пальмы, еспиналя или маквиса, трагакта (по-видимому, трагаканта), восточной Патагонии, бурана или саксаула и прерии; царство мезотерм — на климаты камелии, гикори, маиса, маслины, вереска, фуксии и высокой саванны; царство микротерм — на климаты дуба, березы, антарктических буков; царство гекистотерм — на климаты

песца или арктических тундр, пингвинов или антарктический, яка или памирский, климат серны или высокогорного рододендрона; наконец, царство вечного холода характеризуется отсутствием органической жизни.

Впоследствии эта классификация климатов, построенная на фитогеографической основе, снабжалась метеорологическими показателями, которые подбирались в соответствии с распределением естественной растительности. Этот принцип позволил Кёппену создать классификацию, которая большинством климатологов справедливо считалась лучшей классификацией климатов по выдержанности и стройности.

На естественных принципах основана также классификация климатов Л. С. Берга (1938). Среди климатов низин Л. С. Берг выделяет на ботанико-географической основе климаты тундры, тайги, лиственных лесов умеренной зоны или бука, степей, пустынь (умеренной и субтропической), саванны или тропического лесостепья, влажных тропических лесов.

Как индекс климата и критерий для проведения климатических границ растительность широко используют и в современных климатологических работах (Strahler, 1960).

Рядом исследователей геоботанические принципы использовались в качестве основы для классификации климатов отдельных стран: Павари (Pavari, 1916) в Италии, И. В. Фигуровским (1919) для Кавказа, Стефановым (Stefanoff, 1930) в Болгарии, Е. Я. Достойновой (1931) при выделении климатических аналогов Калифорнии и Черноморского побережья, Мюллером (Müller, 1937) при климатическом подразделении обширной территории штата Мексико и др. Данные редкой сети метеостанций, привязанные к определенным растительным группировкам, распространялись, руководствуясь геоботанической картой, на большие территории.

Экотипический метод сопоставления климатов был предложен Турессоном (Turesson, 1930, 1932). Индикаторами местных климатов служат климатические разновидности вида (климатипы). Различные экотипы одного и того же вида, высаженные в одном месте, обнаруживают заметные морфологические и фенологические различия (рис. 9). Так, например, *Succisa pratensis* в северной Швеции образует широковетвистую низкую густую дернину, а в южной — рыхлую и высоколиственную. Северные экотипы отличаются более ранним развитием и умеренным ростом, в то время как южные развиваются позднее и достигают более крупных размеров. Приморские экотипы гумидной зоны имеют более низкий рост и позднее развитие по сравнению с континентальными (Turesson, 1930). Например, образец *Filipendula ulmaria* с Алтая имел более высокий рост и цвел значительно раньше, чем растение того же вида из Швеции.

С экологической точки зрения к оценке климатов подошел Раункиер (Raunkiaer, 1934). Он отмечал, что на протяжении однородной климатической зоны флористический состав более или менее значительно изменяется, но соотношение жизненных форм, приспособление растений к неблагоприятным факторам климата остается постоянным. Этот показатель, названный Раункиером биологическим спектром, и явился индикатором климата. Раункиер дал фитоклиматический анализ ряда типов климатов: климата фанерофитов, соответствующего тропической лесной зоне, климата терофитов — субтропической зоне, климата гемикриптофитов — умеренно холодной зоне, климата хамефитов — холодной зоне.

Экологическая оценка климата была развита М. В. Сенининой-Корчагиной (1949). Понятие жизненных форм ею



Рис. 9. Климатотипические разновидности *Solidago virga aurea*.

Слева — нормальный экотип умеренного климата зоны широколиственных лесов, справа — экотип умереннохолодного субальпийского климата (по Турессону, 1930)

значительно датализировано и уточнено, что дало возможность более детально исследовать фитоклимат Ленинградской и прилегающих областей. В отличие от несколько упрощенного подхода Раункиера, который ограничивался подсчетом видов разных жизненных форм, М. В. Корчагина учла степень обилия и процент встречаемости видов.

Экологический принцип оценки климатов был использован Торнтвейтом (Thorntwait, 1930). Им была создана такая классификация климатов, которая исходила из требований растительности к теплу и влаге. В основу классификации положены данные о потенциальной эвактранспирации. При помощи сложных вычислений автор пытался определить коэффициенты, отражающие эффективность осадков и температуры по отношению к растительности. Классификация климатов Торнтвейта, как и другие классификации, выработанные на ботанической основе, получила широкое распространение.

Своими достоинствами и недостатками к экологическим классификациям климатов близка агроклиматическая (Селянинов, 1936а), построенная с учетом отношения культурных растений к климатическим условиям.

Анализируя различные климатические классификации и карты нужно отметить, что при их оценке исходили из того, насколько хорошо они сочетаются с естественной и культурной растительностью. Поэтому не случайно, что наибольшее распространение получили классификации и районирования климатов, построенные на естественной основе.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕСТНЫХ КЛИМАТОВ И МИКРОКЛИМАТОВ

Особый интерес представляет изучение местных климатов на границах макроклиматических зон и областей, например на границе умеренного климата и субтропического, где она определяется критическими температурными условиями, а также средиземноморского и аридного субтропического, где граница характеризуется критическими условиями увлажнения.

В субтропиках Кавказа, Крыма, Туркмении в условиях сложного расчлененного рельефа характеристики местных климатов составлялись по распределению естественной растительности и состоянию культурных растений.

Как отмечал Г. Т. Селянинов (1936б), сопоставление фактического размещения культур с климатическими условиями явилось основанием для расчетов возможного размещения тех же культур. Для оценки климатов используются растения, отрицательно реагирующие на низкие температуры, наличие которых свидетельствует об отсутствии более или менее редкой повторяемости низких температур. Индикатором служило состояние культуры и ее внешний вид, отражающий погоду предшествовавших лет.

На этой основе было выделено 3 фитоклиматических зоны нижних склонов Кавказа (табл. 1).

**Индикаторы влажного субтропического климата на
Западном Кавказе (по Селянину, 1936)**

Зоны	Климоиндикаторы	Средний абсолютный головной минимум
Цитрусов	Все виды цитрусовых, пальмы, эвкалипты, австралийские акации, драцены, тунг, древовидные экземпляры олеандра	—2°—6°C
Лавра	Лавр благородный, лавр камфарный, пальма хамеропс, камелия, кустовидные формы олеандра	—6°—8°C
Хурмы и пробкового дуба	Древовидные формы инжира, японская хурма, гранатник, кипарис	—8°—11°C

Последующие метеорологические наблюдения (Сапожникова, 1950) подтвердили правильность этого районирования. Подобным же методом наблюдений за ростом и состоянием интродуцированных культур, которые служили эталонами для оценки местных климатов, в Шотландии пользовался Адам (Adam, 1946), а в Закарпатье В. Н. Грубов (1957).

Сравнительно-геоботанический метод для оценки местных климатов использовал П. Д. Ярошенко (1939 а,б). По распространенным в изученных климатических условиях типам растительности, используемым в качестве индикатора, автор экстраполировал климатические данные на всей площади, занимаемой этой растительностью. Если отдельные виды растений могут выходить значительно за границы какого-либо определенного климата, то растительные сообщества более тесно связаны с ним, поэтому в качестве индикатора участков с влажным субтропическим климатом на Кавказе автор использовал смешанный колхидский лес из граба, бука, каштана, дуба, рододендрона и лавровишни.

Граница влажных и сухих субтропиков, в Западной Палестине также была проведена согласно распределению естественной растительности (Воуко, 1947). Г. Бойко использовал присутствие ряда растений на склонах различной экспозиции в качестве индикатора аридности мезо- и микроклиматов — баланса тепла (инсоляции) и влаги (осадков).

Если оценки макроклиматов и мезоклиматов строятся на основе данных о влиянии на растительность тех или иных климатических факторов, то при сравнении микроклиматов следует учитывать регулирующее влияние растительности на микроклимат.

Различная растительность по-разному влияет на поглощение и отражение солнечной радиации, на температурный режим, влажность и особенно ветер. В оазисах пустыни с зарослями мезофитных растений снижаются амплитуды колебаний температур как суточных, так и годовых, увеличивается абсолютная и относительная влажность, уменьшается скорость ветра, наблюдается увеличение количества осадков и т. д. (Сапожникова, 1951).

Ярусная совмещенность индикаторов климата указывает на наличие вертикальной структуры микроклиматов. Она связана с различиями в освещенности, влажности, температуре воздуха в пределах отдельных ярусов растительных группировок. Хорошо известна совмещенность гелиофитов верхних ярусов и сциофитов нижних ярусов лесных фитоценозов. В субальпийских поясах гор Сибири наблюдается экологическая совмещенность микротермических кустарников (*Betula ermanii*, *Pinus pumula*) и мезотермических трав (*Calamagrostis langsdorfii*). Последние в большей степени защищены снежным покровом от низких температур воздуха, чем высокие кустарники и полукустарники. В некоторых лесостепных древесно-кустарниковых фитоценозах встречается совмещенность разных ярусов по увлажнению, что связано со смягчением засушливого климата внутри фитоценоза.

При индикации мезо- и микроклиматов, помимо наблюдений за естественной и культурной растительностью, был использован также и вегетационный метод. Этот метод «фитоиндикаторов» был разработан в 1914 г. А. П. Ильинским (1925, 1939). По его мнению, вегетационный метод имеет ряд преимуществ перед обычными методами изучения условного «среднего» климата, измеренного в будке приборами по отдельным метеорологическим показателям. При вегетационной оценке климатических условий для исключения влияния различий в почвах предложено выращивать травянистые растения методом поливных культур в сосудах с легким механическим составом почвы и оптимальными условиями питания. Для более полной оценки фитоиндикаторов А. П. Ильинский рекомендует ставить целую «батарею» фитоиндикаторов различных экологических форм: мезофитов, ксерофитов, гигрофитов. Для сравнительной оценки используют различия в развитии растений-индикаторов по их массе, фенологии, транспирационному коэффициенту и т. п.

Подобный же вегетационный метод был предложен Ф. Клементсом в 1918 г. в США (Clements, Goldschmidt, 1924), где получил широкое распространение под названием метода фитометров. По методу фитометров Клементса в качестве эталонов использовались не поливные культуры, а культуры на местных почвах.

Растительность отражает характер ритмики климатических условий, что подтверждают фенологические наблюдения за развитием тех или иных растений. Ход изофан, ограничивающих территории с одинаковыми календарными сроками прохождения фенологических фаз, как указывает Ацци (1932), лучше всяких других показателей выявляет годовые ритмы комплекса метеорологических условий.

Массовые фенологические наблюдения за сменами фаз развития растительности позволяют определить биологические сроки наступления времен года и некоторых метеорологических периодов. Они помогают составлять крупномасштабные метеорологические карты, поскольку даже густая сеть метеорологических станций не может обеспечить такой густоты данных как фенологические наблюдения.

Чтобы использовать фенологические данные в качестве индикатора изменений метеорологических условий, необходимо установить зависимость между сменами времен года и определенными фенологическими явлениями. Инэ (Inpe, 1905, 1911) наступление весны в Германии связывает с зацветанием ряда деревьев и кустарников: вишни, черешни, черемухи, сливы, яблони, груши, смородины. В качестве признака начала лета им использована фаза цветения ржи, бузины, малины, кизила, а начала осени — цветение безвременника осеннего, плодоношение конского каштана и ряда других растений. Обработка большого числа подобных наблюдений по разным сезонам позволяет составлять фенологические календари (Inpe, 1914).

При использовании фазы зацветания яблони и сирени в качестве индикатора весны было выявлено, что наступление весны в Средней Европе с увеличением широты на 1° в среднем запаздывает на 3—4 дня, при поднятии на 100 м — на 3—4 дня, а при движении на восток — на 0,9 дня. Достоинства фенологического метода метеорологического картирования еще более заметны в тех случаях, когда картируются небольшие области.

В различных географических районах используют разные феноиндикаторы. Так, например, П. С. Васильев-Семенов (1927) указывает, что в условиях Татарской АССР цветение *Pulsatilla patens* служит показателем спелости почвы и времени начала пахоты, а индикатором оптимальных метеорологических сроков посева овса — начало пробуждения люцерны и т. п. Многие фенологические индикаторы в приложении к сельскому хозяйству известны из народных примет. Так, в некоторых районах спелость почвы и подходящие

метеорологические сроки посева ячменя связывают с зацветанием калины, озимой ржи — с началом пожелтения листвы деревьев и др.

Поскольку последовательные смены типов погоды связаны между собою, а растительность определенным образом приспособлена к ритмам этих смен, то фенологические данные могут быть использованы для прогноза погодных условий текущего года. Цветение черемухи в условиях Татарской АССР происходит непосредственно перед последним весенним заморозком, а пожелтение листьев у березы — перед ранним осенним (Васильев-Семенов, 1927). Известно много народных прогностических фенологических примет, например, когда в конце октября листья нижних веток березы опадают, а верхние остаются — это признак мягкой зимы.

С более кратковременными изменениями метеорологических условий связаны настические движения растений. Это такие движения лепестков, цветков, листьев, стеблей, побегов растений, которые происходят с изменением освещенности, температуры, влажности воздуха, ветра и давления атмосферы в течение сравнительно коротких промежутков времени. В результате некоторые растения могут служить «предсказателями» близкой смены погоды.

Так, В. В. Маркович (1911) отмечает, что если у *Stellaria media* венчик раскрывается к 9 часам утра и не закрывается до 4 дня, то можно ожидать хорошей погоды. В ожидании дождя закрываются цветки *Anagallis arvensis*, *Convolvulus arvensis*, *Hibiscus trionum*, *Primula* sp., *Sonchus oleraceus*. Тропическая *Dimorphotheca pluvialis* была даже названа Линнеем дождливой за тесную связь ее настических движений с наступающими осадками. Наоборот, цветки других растений — *Lactuca*, *Sedum*, *Telephium*, *Lampsana intermedia*, *Pimpinella*, *Saxifraga* и др. — раскрываются в пасмурную погоду, перед дождем. Листья ряда растений сем. *Papilionaceae*, *Mimosaceae* складываются в пасмурную и ветреную погоду. Перед дождем у *Oxalis acetosella*, *Trifolium montanum* опускаются листочки, у *Pirus aria* скручиваются черешки листьев, у *Rubus saxatilis* скручиваются пластинки листьев; корзинки *Arctium* расправляют обертки, а цветки *Convolvulus* и *Nigella arvensis* наклоняются перед дождем и т. д.

Хвойные и некоторые лиственные породы обладают способностью опускать свои ветви перед дождем и поднимать их вверх перед ясной погодой. Сильное опускание ветвей ели предсказывает примерно за сутки вперед сильные и продолжительные осадки, небольшое опускание — слабые осадки, нейтральное положение — переменную погоду, а подъем — ясную (Наделяев, 1958).

Растительность является ключом к познанию климатов прошлого и происшедших изменений климатических условий. Для реконструкции и сопоставления климатов прошлого могут быть использованы дендрометрические измерения хода роста деревьев, анализ процессов формирования современных флор, изучение климатогенных сукцессий растительности, изменение сроков фенологических дат, определение древнего распространения растений, предполагаемого по находкам ископаемых остатков.

Ф. Шведов (1892) впервые обратил внимание на связь ширины годовых колец некоторых деревьев, растущих в степи, с изменением осадков и температур. Засуха резко снижает прирост древесины, увлажнение — увеличивает. В результате по подсчетам числа колец у хвойных пород и изменению их ширины возможно определить повторяемость засушливых лет в недавнем прошлом. Ф. Шведов нашел, что засухи на юге Украины повторяются приблизительно через 9 лет.

Независимо от русских исследователей, этот метод получил широкое развитие в США, где за отсутствием письменных данных темп роста деревьев явился единственным источником палеоклиматической хронологии. По дендрометрическим измерениям большого числа хвойных деревьев, главным образом секвой (Huntington, 1914 и др.), были получены кривые изменения осадков в США за последние 2000 лет. Дугласс (Douglass, 1919), изучая повторяемость величин ширины колец и темпа роста деревьев, отметил их ритмичность и тем подтвердил наличие малых периодов Брюкнера.

В гумидных районах рост годовых колец определяют режим осадков и колебания температур (Тольский, 1936). Максимальные приросты в этих условиях приходятся на наиболее теплые и влажные вегетационные периоды и наоборот (рис. 10). Как показали наблюдения Е. В. Дмитриевой (1959), характер соотношений прироста древесины и климатических смен изменяется в зависимости от почвенных условий.

Один из приближенных методов выявления изменений климата — сопоставление фенологических наблюдений одних и тех же видов растений. Для Европейской части СССР наиболее старые наблюдения сообщены в летописях, а также в письмах академика Фалька к Линнею. Однако регулярные фенологические наблюдения были начаты только в 1853 г. Ф. Гердером в Петербурге. Особенно значительны данные, полученные с 1871 г. Д. Кайгородовым.

Анализируя эти многолетние фенологические наблюдения в Ленинграде за период с 1855 по 1920 г., О. Д. Святский

(1926) подмечает смещение фенологических дат большого числа растений с каждым новым десятилетием ближе к началу года и объясняет это потеплением климата. Л. С. Берг (1938) также использует сопоставление фенологических наб-

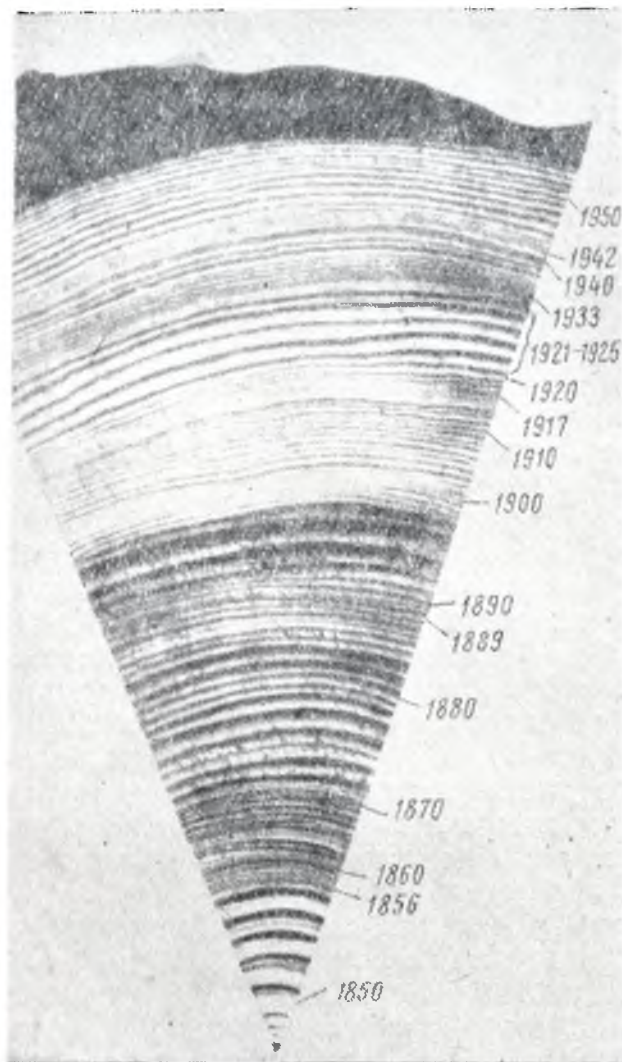


Рис. 10. Изменения прироста древесины в зависимости от колебаний климатических условий (по Дмитриевой, 1959)

людений с 1852 по 1931 г. в Ленинграде для подтверждения гипотезы о постепенном потеплении климата в северном полушарии, начавшемся с середины прошлого века.

Изменения сроков зацветания, указывающие на потепление климата, были отмечены в г. Купянске (Корчагин, 1927).

Там за период с 1866 по 1916 гг. наблюдалось смещение дат цветения на более ранние сроки (у *Chelidonium majus* — на 10 дней, у *Rhamnus cathartica* — на 9 дней, у *Syringa vulgaris* — на 6 дней и др.).

Косвенные данные для характеристики изменений климата более длительного периода, главным образом третичного и четвертичного времени, представляет флоро- и ценогенетический анализ современной растительности. Характер ареалов флористических элементов, помимо существующих географических условий, определяется рядом исторических факторов. В результате анализ современных ареалов растений позволяет решить задачу реконструкции палеоклиматических смен.

Дизъюнктивные ареалы служат индикаторами таких изменений климатических условий, которые привели к отмиранию вида на значительной части ареала и распаду последнего на отдельные фрагменты. Существует аркто-третичная горная дизъюнкция ареалов многих растений, произрастающих на равнинах полярной зоны, с одной стороны, и в горах умеренной зоны, с другой. Таковы ареалы *Phyllodoce taxifolia*, *Potentilla nivea* и ряда других видов, перешедших из арктической тундры в горы Европы; *Alchimilla rigida*, *Astragalus alpinus*, *Gentiana nivalis* и др., перешедших с гор в тундру (Кульчинский, 1924, по Шаферу, 1956). Дизъюнкция ареала растений альпийской тундровой флоры свидетельствует о послеледниковом потеплении климата. В результате этого потепления растения продвинулись к северу и поднялись в горы, уступив место лесной растительности в пределах равнин умеренной зоны.

Наоборот, наличие разорванного ареала теплолюбивой растительности, остатки которой сохранились в естественных убежищах, свидетельствует о похолодании климата в процессе формирования современного ареала. Реликтовые ксеротермические ареалы растений, имевших более широкое распространение в предыдущий более теплый и сухой период, указывают на прогрессирующее увлажнение климата.

На северо-западном Кавказе наблюдается островное распространение ксерофильных видов средиземноморской и нагорно-степной флоры (*Seseli petraeum*, *Genista stenophylla*, *Psephellus troitzkii*, *Peucedanum calcareum* и др.), разобщенных сплошными массивами влажных лиственных лесов (Малеев, 1939). Эти дизъюнктивные ареалы ксерофильной флоры являются свидетельством более сплошного распространения нагорно-степной растительности в прошлом и индикатором современного увлажнения климата вслед за послеледниковым ксеротермическим периодом.

Ценогенетический метод изучения динамики климата ос-

нован на изучении сукцессий растительности как современной, так и ископаемой. Для познания климатов прошлого проводят анализ смен ископаемых растений (их плодов, спор, пыльцы и т. п.) и фитоценозов. Одним из широко распространенных методов палеоклиматической реконструкции является анализ ископаемой пыльцы растений. Использованию ископаемой пыльцы в качестве индикатора палеоклиматов благоприятствует то, что в силу своей летучести она образует на значительной площади очень однообразные спектры, мало меняющиеся с локальной сменой экологических условий. Определение спорово-пыльцевого спектра служит для реконструкции зональных растительных сообществ прошлого, и лишь эти реконструированные типы растительности используются затем в качестве индикаторов прошедших климатических смен (Post, 1946).

Макроостатки и отпечатки растений также позволяют восстанавливать типы растительности и вместе с этим палеоклиматические условия, которые существовали в период формирования отложений, содержащих остатки растений. Ряд хорошо изученных третичных флор указывает на типы климатов и их распределение в этот период. Полтавская флора, в состав которой входили мангровые, папоротники, пальмы, миртовые, гладкоствольные дубы, протейные и другие мегатермные виды, указывает на влажный (осадки 800—1600 мм) и жаркий (среднегодовая температура $+20 + 25^{\circ}\text{C}$) тропический климат.

Примесь средиземноморских видов с признаками ксероморфизма (олеандры, лавры и др.), а с другой стороны, арктотретичных (буки, тополя и др.) отражает понижение температур среднегодовых до $+16 + 17^{\circ}\text{C}$ и увеличение сезонных колебаний осадков и температур.

Тургайская флора включает секвой, болотный кипарис, граб, бук, орех, ясень и служит индикатором влажного (600—1000 мм) и теплого (среднегодовая температура не ниже $+8^{\circ}\text{C}$) субтропического климата с зимними температурами, опускающимися до 0°C и ниже.

Ксерофильностью отличается Туркменская флора (мирт, сумах, майтенус), которая указывает на теплый субтропический климат с заметным дефицитом влаги. Ангарская флора, в состав которой входят ель, пихта, тополь, ольха, береза, бук, дуб, указывает на умеренно теплый (со среднегодовой температурой от $+5$ до $+8^{\circ}\text{C}$) климат с более или менее суровой зимой.

Так же широко были использованы ископаемые растения для реконструкции климата четвертичного периода. В Восточной Сибири и на Камчатке в четвертичных отложениях найдены остатки дуба, граба, грецкого ореха и других мезо-

фильных древесных пород, свидетельствующие о более мягком климате плейстоцена по сравнению с современным (Васильев, 1955).

Изучение остатков лесной растительности в тундровой зоне дало основание для предположения о недавнем похолодании климата в Арктике, с чем была связана регрессия древесной растительности. Многочисленные находки остатков стволов и пней деревьев в ныне безлесных горных тундрах, приведенные Л. С. Бергом (1947) и другими авторами (в Хибинах, на Северном Урале, в Альпах), свидетельствуют об отмирании деревьев у верхнего предела древесной растительности и указывают на похолодание климата в течение последних столетий.

Изучение современных сукцессий растительности позволяет сделать выводы об изменениях климатов, происходящих в настоящее время. Наблюдавшиеся в последние десятилетия процессы постепенного облесения тундр, зарастание тундр кустарниками, усиление роли бореальных видов по сравнению с арктическими свидетельствуют о современном потеплении климата в некоторых областях арктики (Тюлина, 1936 и др.)

ЛИТЕРАТУРА

- А ц ц и Д. Сельскохозяйственная экология, 1932, М.—Л.
Б е р г Л. С. Климат и жизнь, 1947, М.—Л.
В а с и л ь е в-С е м е н о в П. С. Периодичность явлений природы и ее связь с сельским хозяйством «Бюлл. Казан. с.-х. оп. ст.», № 9, 1927.
В ы с о ц к и й Г. Н. О фито-топологических картах, способах их составления и их практическом применении. «Почвоведение», № 2, 1909.
Г р у б о в В. Н. Экзотические растения Закарпатья как показатели климата. «Тр. БИН», сер. III, вып. II, 1957.
Д м и т р и е в а Е. В. Опыт анализа влияния климата на прирост деревьев различных местообитаний на Карельском перешейке. «Бот. журн.», т. 44, № 2, 1949.
Д о с т о й н о в а Е. Я. Фитоклиматические аналоги Южного Крыма и Черноморского побережья Кавказа. Калифорния. «Зап. Гос. Никит. опыт. бот. сада», т. XIII, вып. 3—4, 1931.
И л ь и н с к и й А. П. О живом едином эталоне на биоклимат. «Изв. Русск. Общ. любит. мировед.», 3(50), 1925.
И л ь и н с к и й А. П. Применение фитоиндикаторов при изучении фитоклиматов. ИВГО, т. 71, 5, 1939.
К о р ч а г и н П. В. Некоторые данные о биоклимате южной части СССР. «Тр. секции геофиз. и фенол. Русск. Общ. любит. мировед.», № 2, 1927.
М а л е е в В. П. О следах ксеротермического периода на Северо-Западном Кавказе. «Сов. бот.», № 4, 1939.
М а р к о в и ч В. В. Предсказание урожая и погоды в сельском хозяйстве по местным признакам. Бесплатное приложение к «Черномор. сельское хозяйство», 1911.
Н а д е л ь е в К. М. Естественный барометр. «Природа», № 3, 1958.
С а п о ж н и к о в а С. А. Микроклимат и местный климат. Л., 1950.
С а п о ж н и к о в а С. А. Некоторые особенности климата оазисов в условиях Средней Азии. ИВГО, т. 83, вып. 3, 1951.

- Селянинов Г. Т. Методика сельскохозяйственной оценки климата в субтропиках. «Мат. по агроклимат. районированию субтропиков СССР», 1936 а.
- Селянинов Г. Т. Агро-климатические зоны и районы СССР. «Мат. по агроклим. районирован. субтропиков СССР», 1936 б.
- Селянинова - Корчагина М. В. Фитоклимат Ленинградской и смежных с ней областей «Уч. Зап. ЛГУ», сер. геогр., вып. 6, 1949.
- Тольский А. П. К вопросу о выявлении колебаний климата по анализам хода роста деревьев. «Тр. по с.-х. метеорологии», вып. 24, 1936.
- Тюлина Л. Н. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой. «Тр. Аркт. инст.», 40, 1936.
- Фигуровский И. В. Климаты Кавказа. Деление Кавказа на физико-географические районы и области. «Изв. Кавказ. отд. Русск. геогр. общ.», т. XXIV, в. 2, 1919.
- Фабрис Ф. О современном состоянии пыльцевого анализа как вспомогательного средства изучения четвертичного периода «Вопр. геол. четвертичн. периода», 1955.
- Шведов Ф. Дерево как летопись засух. «Метеорол. вестн.», № 5, 1892.
- Ярошенко П. Д. Восточная граница влажных субтропиков Грузии. ИГГО, т. 71, № 4, 1939 а.
- Ярошенко П. Д. Растительность как индикатор почвенно-климатических условий влажных субтропиков. «Тр. молодых ученых Арм. ФАН СССР», 1939 б.
- Adam. R. M. Plant indicators of local climate. «Scott. Geogr. Mag.», vol. 62, № 1, 1946.
- Boyko H. On the rôle of plants as quantitative climate indicators and the geoecological law of distribution. «Ecology», v. 35, № 1—2, 1947.
- Clements F. E., Coldschmidt. Phytometer method in ecology. «Carnegie Inst. Wash. Publ.», 1924.
- Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth. «Carnegie Inst. Wash. Publ.» № 289, 1919.
- Huntington E. The climatic factor as illustrated in arid America. Wash, 1914.
- Ihne E. Phänologische Karte des Frühlingseinzuge in Mitteleuropa «Peterm. Geogr. Mitteil.», B. 6, H. 5. 1905.
- Ihne E. Phänologische Karte des Frühlingseinzuge im Hessen. «Arb. d. Landwirtsch. f. Hessen.» № 9, 1901.
- Ihne E. Phänologische Biologenkalender. 1914.
- Köppen W. Versuch einer Klassifikation der Klima vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. «Geogr. Zeitschr.», B. 6, H. 11, 1900.
- Müller C. H. Plants as indicators climate in nothern Mexico. «Am. Mid. Nat.», v. 18, № 6, 1937.
- Pavari A. Studio preliminare sulla coltura di specie forestale esotische in Italia. Firenze, 1916.
- Post L. V. The prospect for pollen analysis in the study of the earth's climatic history. «New Phytologist», v. 45, № 2, 1946.
- Raunkiaer C. The life forms of plant and statistical plant geography. Oxford, 1934.
- Stefanoff B. Versuch zur Darstellung einer parallelen Klassifikation der Klima und Vegetations type. Sofia, 1930.
- Strahler A. N. Physical geography., N. Y., 1960.
- Thornthwait C. W. The climats of North America according to a new classification. «Geogr. Rev.», v. 21, № 4, 1931.
- Turesson G. The selective effect of climate upon the plant species «Hereditas», B. XIV, H. 2, 1930.
- Turesson G. Die Pflanzen als Klimaindicator. «Kungl. Fysiogr. Sällsk. Landl. Förhändl.», Bd. 2, № 6, 1932.

Изучение связи растительности с почвами позволяет выявить индикаторы различных почвенных факторов и основных типов почв в различных географических зонах и ландшафтах.

ИНДИКАТОРНЫЕ ПРИЗНАКИ

При индикаторной оценке почв используют комплекс различных индикаторных признаков: флористический состав, эколого-морфологические и эколого-физиологические свойства отдельных растений, структуру отдельных фитоценозов и формы их сочетаний.

Эколого-флористические индикаторные признаки

Растения относительно их индикаторной ценности можно разделить на четыре группы: постоянные, переменные, отрицательные и растения, лишенные индикаторных свойств.

Постоянные индикаторы приурочены почти исключительно к почвам со значительным проявлением того или иного фактора (засоление, увлажнение, богатство и т. п.). Так, например, в Западной Туркмении постоянными индикаторами засоленных почв служат облигатные галофиты *Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum*.

Переменные индикаторы имеют более широкую экологическую амплитуду и приурочены к почвам различной степени выраженности фактора. Это факультативные галофиты — *Reaumuria fruticosa*, *Artemisia herba alba*, *Convolvulus fruticosus* и т. п.

Отрицательными индикаторами служат растения, не переносящие заметного воздействия какого-либо фактора, например гликофитные мезофиты и ксерофиты, исчезающие при засолении — *Calamagrostis pseudophragmites*, *Ixiolirion tataricum*, *Artemisia santolina*.

Наконец, некоторые растения могут быть отнесены к относительно индифферентным, так как не имеют достаточной корреляции с изменением фактора. Например, глубококорневые гемиксерофиты (*Alhagi persarum*, *Lygium turcomanicum*)

и гигрофиты (*Phragmites communis*) произрастают в высоком обилии как на незасоленных почвах, так и на солончаковых. Аналогично дифференцируются растения относительно их индикаторной ценности к другим почвенным факторам: богатству, кислотности, карбонатности, увлажнению, механическому составу.

Одни и те же растения характеризуются различным отношением к отдельным факторам окружающей среды. Многие гигрофиты (*Beckmannia eruciformis*, *Scolochloa festucacea*, *Phragmites communis*) служат индикаторами влажных почв, но относительно индифферентны к их засолению. Некоторые оксилофиты (*Nardus stricta*) приурочены к кислым почвам различного увлажнения от мокрых до сухих.

В качестве индикаторов могут быть использованы систематические единицы различных категорий. Некоторые семейства тесно связаны с определенными условиями местообитания (*Nymphaeaceae*, *Frankeniaceae* и т. д.). Род, как правило, имеет более ограниченное экологическое распространение: виды родов *Salicornia*, *Kalidium*, *Salsola* приурочены преимущественно к засоленным почвам, виды *Calligonum*, *Ammodendron* — к песчаным почвам и т. д.

Вид является основной индикаторной единицей. Более мелкие, чем вид единицы, — подвиды, разновидности, формы, эдафотипы имеют более узкую экологическую амплитуду и потому дают более точную и детальную характеристику почвенных условий. Много разновидностей и форм выделено на засоленных почвах побережий Балтийского и Каспийского морей: *Polygonum aviculare* var. *litorale*, *Atriplex hastata* f. *salina*, *Armeria vulgaris* var. *maritima*, *Agropyrum sibiricum* var. *dasyphyllum*. Некоторые разновидности в Центральной Туркмении приурочены к почвам разного механического состава, например *Salsola subaphylla* var. *arenaria* распространена на пылеватых песках с глинистыми прослойками, *S. s.* var. *typica* — на такыровидных солонцеватых и каменисто-глинистых серобурых почвах. Наиболее мелкие экотипические признаки. Эдафотипы известны для многих растений (*Myosotis palustris*, *Dactylis glomerata* и др.), но не могут быть еще достаточно четко определены.

Индикатором почвенных условий могут служить и представители вторичной растительности, например, сорняки в посевах и залежах (Баженов, 1927, Dinnwald, 1918). В Бузулукском районе сорняк *Euphorbia virgata* тяготеет к легким почвам, *Mulgedium tataricum* к тяжелым, *Achillea nobilis*, *Potentilla bifurca* указывают на плодородные незасоленные почвы и т. п. Исследования в Саратовской области (Петров, Поддубный, 1959) выявили ряд растений-показателей выщелоченных почв (*Trifolium arvense*, *Cichorium intibus*) и

почв с более высоким уровнем вскипания (*Mulgedium tataricum*, *Nonea pulla*). Сорные растения на полях могут быть использованы в качестве индикаторов обеспеченности известью культурных почв. Массовое развитие эвтрофных сорняков — *Sinapis arvensis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Plantago lanceolata* и др. указывает на почвы с достаточным количеством извести (Ногтев, 1932). Значительное засорение посевов *Herniaria glabra*, *Centaurea cyanus*, *Raphanus raphanistrum* и др. предупреждает о намечающемся недостатке извести. Наконец, появление ацидофильных сорняков *Rumex acetosella*, *Trifolium arvense*, *Filago arvensis*, *Jasione montana* и др. свидетельствует о значительной выщелоченности почв. Появление некоторых сорных растений на полях (*Panicum crus galli*, *Portulaca oleracea*, *Erigeron canadensis*, *Echinopsilon hyssoifolium* и др.) позволяет вовремя заметить начальные стадии вторичного засоления культурных почв (Федоров, 1960).

Индикаторная оценка фитоценоза включает только накладывающиеся части экологических ареалов отдельных растений. В результате экологическая амплитуда фитоценоза, даже состоящего из видов с широкими пределами произрастания, заметно сужается. Л. Г. Раменский (1938, 1956) приводит пример определения условий местообитания методом ограничения экологических ареалов различных видов в фитоценозе. *Antennaria dioica* например, служит эдикатором в ступенях увлажнения 52—60 и богатства почвы 2—6. *Nardus stricta* господствует при большем увлажнении (59—65) и богатстве почвы (3—7). Общий для них экологический ареал расположен по увлажнению 59—60, а по богатству почвы 3—6. Этот ареал значительно ограничивается присутствием *Festuca rubra*, которая указывает на богатство почвы свыше 5. В результате такого взаимного контроля экологический ареал фитоценоза сужается до минимального участка в одну ступень по увлажнению 59—60 и одну ступень по богатству почвы 6—7.

Индикаторные свойства отдельных растений фитоценоза позволяют дать разностороннюю оценку условий местообитания (Раменский, 1938). На заливном лугу Волго-Ахтубинской поймы *Agropyrum repens* свидетельствует о сезонной переменности увлажнения, *Beckmannia eruciformis* — об относительной длительности и проточности затопления; *Juncus Gerardii* — о солончаковатости в условиях переменного увлажнения; *Agrostis stolonizans* — о некоторой обеспеченности увлажнения, не падающего летом до такого низкого уровня, какой переносит пырей; *Inula britannica* — об ослаблении напряженности конкуренции в связи с выпасом, *Limonium gmelinii* — о засоленности или солонцеватости. Таким обра-

зом, сочетание индикаторных оценок отдельных растений в фитоценозе, с одной стороны, ограничивает слишком широкие экологические ареалы, а с другой, указывает на разнообразные свойства местообитания.

Эколого-физиологические индикаторные признаки

Эдафические условия определяют состав эколого-физиологических жизненных форм; они отражаются на процессах солевого обмена, пигментации, водного режима и т. п.

Содержание солей в ассимиляционных тканях растений тесно связано с активным засолением почвы (Harris and oth. 1924; Шукевич, 1939; Келлер, 1940; Ковда, 1944; Fireman, Hayward, 1952 и др.).

Виды с повышенной солеустойчивостью плазмы содержат значительно больше зольных веществ, состоящих преимущественно из растворимых солей (Келлер, 1940; Ковда, 1944). Эвгалофиты, приуроченные к солончакам с наибольшим почвенным засолением, имеют зольный остаток 40—55% (*Halocnemum strobilaceum*, *Salsola crassa*, *Kalidium caspicum*). «Полусухие» солянки, приуроченные к солончакам и такыровидным почвам с меньшим засолением (*Salsola gemmascens*, *Limonium suffruticosum*, *Atriplex cana*, *Gamanthus ovinus*, *Anabasis salsa*), содержат 20—30% зольного вещества. Ксерогалофиты, «сухие» солянки — *Halocharis hispida*, *Kochia prostrata*, *Reaumuria fruticosa*, *Puccinellia dolicholepis*, *Artemisia incana*, *A. pauciflora*, распространенные преимущественно на солонцах, содержат 10—20% золы. Наконец, гликофиты — *Poa bulbosa*, *Carex hostii*, виды *Stipa*, *Phlomis* и др., приуроченные к незасоленным почвам, содержат золы 5—10%.

В результате можно дать следующий ряд по относительному убыванию зольного остатка в тканях: *Salicornia herbacea* — *Halocnemum strobilaceum* — *Salsola dendroides* — *Salsola gemmascens* — *Anabasis aphylla* — *Salsola subaphylla* — *Haloxylon aphyllum* — *Tamarix ramosissima* — *Salsola richteri* — *Salsola arbuscula* — *Reaumuria fruticosa* — *Haloxylon persicum* — *Lycium turcomanicum* — *Ephedra strobilacea* — *Alhagi persarum* — *Aristida karelinii* — *Artemisia santolina*. Этот ряд в основных чертах соответствует относительной солеустойчивости перечисленных растений.

В зависимости от засоления почв, как правило, изменяется содержание солей в тканях отдельных экземпляров одного вида. В общем экземпляры, произрастающие на более засоленных почвах, имеют больший зольный остаток, чем на менее засоленных. Однако изучение содержания солей в эвгалофитах (*Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia herbacea*) показало низкий коэффициент корреляции изменений золь-

ного остатка этих растений с изменением засоления почв. Более тесная зависимость между содержанием солей в тканях и засолением почвы наблюдается у ксерогалофитов, криногалофитов и других близких к галофитам форм (*Reaumia fruticosa*, *Limonium suffruticosum* и т. п.)

Для оценки количества доступных питательных веществ в почве, на которой произрастают растения-индикаторы, могут быть использованы биохимические признаки. Низкая концентрация N, P, K, Mg, Ca, Mn наблюдается в клеточном соке, выжатом из тканей голодающих растений, высокая — из обеспеченных питательными веществами. Используя эту закономерность, К. П. Магницкий (1954) предложил использовать химический анализ сока картофеля и других растений для определения недостатка в почве питательных веществ.

Концентрация вредных веществ в растениях, наоборот, понижается с повышением плодородия почв. По наблюдениям Еймс, Гердель (Ames, Gerdel, 1927, б) содержание поташа в опытных экземплярах пшеницы и ржи отчетливо падает с увеличением плодородия испытуемых образцов почвы. При этом выявляются косвенные биохимические индикаторы: избыток Cl выражается недостатком нитратов, избыток Ca — недостатком K и Mg и т. п.

Среди эколого-физиологических признаков следует рассматривать изменение пигментации растений и нарушения их окраски. Эти нарушения происходят при избытке токсичных солей в почве или при недостатке питательных веществ.

Галофиты при умеренном повышении засоления имеют насыщенную зеленую окраску. При значительном количестве солей в почве у галофитов наблюдается, благодаря выделению солей на поверхности растения, серо-синеватая или сизая окраска. При засолении в условиях недостаточного увлажнения галофиты приобретают оранжево-красный цвет. У гликофитов под воздействием избытка солей в почве происходит разрушение хлорофилла, листья обесцвечиваются, приобретают светло-желтый оттенок.

Диагностические признаки для определения минеральной недос-



Рис. 11. Хлороз на листьях яблони — индикатор недостатка магния в почве

таточности почв по окраске листьев как культурных, так и диких растений, описаны во многих работах (Macdonald, 1894; Рассел, 1936; Магницкий, 1954 б; Симпозиум, 1957 и др.). Частичное обесцвечивание и пожелтение листьев от центральной жилки по направлению к краям до желтовато-зеленого, лимонно-желтого и оранжевого цвета с покраснением жилок и побурение при засыхании наблюдается у растений при недостатке азота в почве. Желтовато-бурые, желтовато-зеленые и хлоротические полосы и пятна появляются на листьях при магниевом голодании (рис. 11). Пожелтение начинается на пластинках листьев, в то время как жилки остаются еще зелеными. Темно-зеленая, тускло-пурпурная, серо-фиолетовая окраска листьев растений за счет разрушения хлорофилла и развития антоциана свидетельствует о фосфорном голодании. Пожелтение с появлением бронзовой, желто-коричневой, желто-белой пятнистости, развивающейся от краев к середине листьев, наблюдается при недостатке калия в почве. Пятнистый хлороз, обесцвечивание, появление светло-желтой окраски происходит при недостатке железа; равномерный хлороз наблюдается при недостатке в почве серы. При этом хлороз начинается с жилок, тогда как пластинки листьев остаются еще зелеными.

Замечено также, что при недостатке азота, фосфора, калия, магния, повреждение возникает на более старых нижних листьях, а при недостатке кальция, железа, бора, серы раньше страдают более молодые верхушечные листья. Уменьшение содержания хлорофилла в листьях наблюдается у растений, произрастающих в условиях сильной инсоляции и значительного недостатка влаги.

Морфологические индикаторные признаки

Эколого-морфологические признаки включают изменения размеров и качественные отклонения в морфологии растений на разных почвах.

Наиболее детально разработаны морфологические признаки древесных пород для бонитировки лесных почв. Высота деревьев и кустарников в зависимости от возраста служит критерием для оценки производительности почв лесной зоны. Так, спелые (160 лет) насаждения сосны высотой 40—36 м в подзонах средней и южной тайги служат показателями почв Iа класса бонитета, насаждения высотой 35—31 м — I класса, 30—27 м — II класса, 26—23 м — III класса, 22—19 м — IV класса, 18—14 м — V класса, 13—10 м — Va класса.

Изменения размеров псаммофитных кустарников служат показателем смены механического состава и засоления пустынных почв. Черный саксаул в песках достигает высоты

5—6 м, на песчано-глинистых почвах преобладают кусты высотой 1,5—2 м, а при суглинистом и глинистом составе грунтов высота взрослых кустов уменьшается до 0,75—1 м.

Эколого-морфологические критерии трав и полукустарников используются в зависимости от сезона развития. Например, пырей *Agropyrum repens*, имеющий очень широкую экологическую амплитуду, в Прикаспии на влажных почвах достигает высоты 0,8—1 м и выше, на влажных почвах с засушливым периодом — 0,6—0,8 м, на временно увлажняемых лиманных почвах — 0,4—0,6 м, а на сухих кратковременно увлажняемых солонцеватых и солончаковатых почвах его высота падает до 0,2 м. Однако большее значение имеет не абсолютная высота травянистых растений, а соотношение высот растений, произрастающих на различных почвах в пределах ограниченного географического района в течение одного и того же сезона.

В качестве индикатора почвенных условий используют и другие биометрические показатели: диаметр крон и стволов деревьев, диаметр дернины злаков и высоту кустарников, форму листьев, длину междоузлий и мн. др.

Важным биометрическим показателем трав и кустарников является средний вес растений. Весовая оценка индикаторов засоления почв в Голодной степи была произведена Б. В. Федоровым (1930). Максимальный вес наблюдался в пределах оптимума засоления, а с увеличением или уменьшением засоления вес отдельных экземпляров падал. По наблюдениям в Западном Казахстане гликофит *Melilotus albus* при засолении до 0,4—0,6‰ имеет средний сухой вес 10—20 г, а при засолении свыше 0,6—0,8‰ его вес падает до 3—5 г. Однако корреляция изменений среднего веса экземпляров с изменением почвенных условий низка.

Для того чтобы исключить влияние фитоценологических, климатических и других «непочвенных» факторов и дать стандартную характеристику почвенных условий, используют вегетационный метод оценки почв, который применяют для оценки почв на полевых опытных делянках или в вегетационных сосудах в лабораториях.

Эколого-морфологические признаки используются при вегетационном методе оценки почв. При этом выращивают растения-индикаторы в специальных сосудах, наполняемых испытуемой почвой, регулируя и учитывая внешние условия. В конце опыта сравнивают рост и урожай растений на различных сериях почв. Максимальные показатели соответствуют наилучшим почвам, снижение роста указывает на те или иные недостатки испытуемых почв. Лабораторный вегетационный метод дает количественную оценку обеспеченности почв питательными веществами и биологической эф-

фективности применяемых удобрений. В опытах Шустера и Стефансона (Schuster, Stephenson, 1940) экземпляры подсолнечника на почвах, обеспеченных бором, имели рост и вес в три раза выше, чем на контрольных почвах с недостатком бора. Ольсен (Olsen, 1923) вегетационным методом изучал зависимость развития различных растений от кислотности почв (см. рис. 2). Еймс и Гердель (Ames, Gerdel, 1927 a) таким же методом определяли величину доступного почвенного питания. По сокращенному методу Нейбауэра (Neubauer, 1924) на исследуемых почвах проращивают семена растений-индикаторов и сравнивают длину проростков, в результате чего продолжительность опыта сокращается до 2—3 недель.

Полевой вегетационный метод дает массовые оценки фактического плодородия почв, хотя и не учитывает микро- и мезоклиматические различия (Марковский, 1910).

Применяется также смешанный вегетационный метод, когда растения-индикаторы выращивают в выставленных на поле сосудах с контрольной почвой, в сравнимых микроклиматических условиях (Полянская, 1936).

Индикаторами почвенных условий служат не только количественные, но и качественные морфологические критерии. Для определенных типов почв специфичны некоторые жизненные формы. Так, в степной зоне Северного Казахстана индикаторами обыкновенных черноземов служат дерновинные узколистные злаки — *Stipa capillata*, *S. rubens* и ксеромезофильное разнотравье — *Phlomis tuberosa*, *Libanotis intermedia*. Мезофильные широколистные злаки — *Agropyrum repens*, *Bromus inermis* и мезофильное разнотравье — *Filipendula hexapetala*, *Lathyrus pratensis* приурочены к луговым почвам. Галофильные полукустарнички — *Artemisia pauciflora*, *Atriplex cana* являются показателями солонцов и солончаков. Древесные и кустарниковые формы распространены на осолоделых выщелоченных почвах. Наличие гигрофильных трав — *Carex melanostachya*, *Ptarmica cartilaginea* указывает на оглеенные заболоченные почвы.

Специфическими индикаторами почвенных условий служат мелкие ненаследственные экологические формы, а также тератологические отклонения. Черный саксаул, черкез, песчаная акация, произрастающие на незасоленных песках, или фисташка, распространенная на известняках, имеют древесную форму роста. При переходе на засоленные глинистые почвы они приобретают кустарниковую форму. Болотные формы сосны отличаются от нормальной формы низкорослостью, корявостью, короткой хвоей, мелкими шишками (Аболин, 1915). *Pinus silvestris* f. *uliginosa* растет на неглубоких и сухих торфяниках; *P. s. f. litwinowii* и *P. s. f. willkommii* приурочены к умеренно сырым и мокрым торфяни-

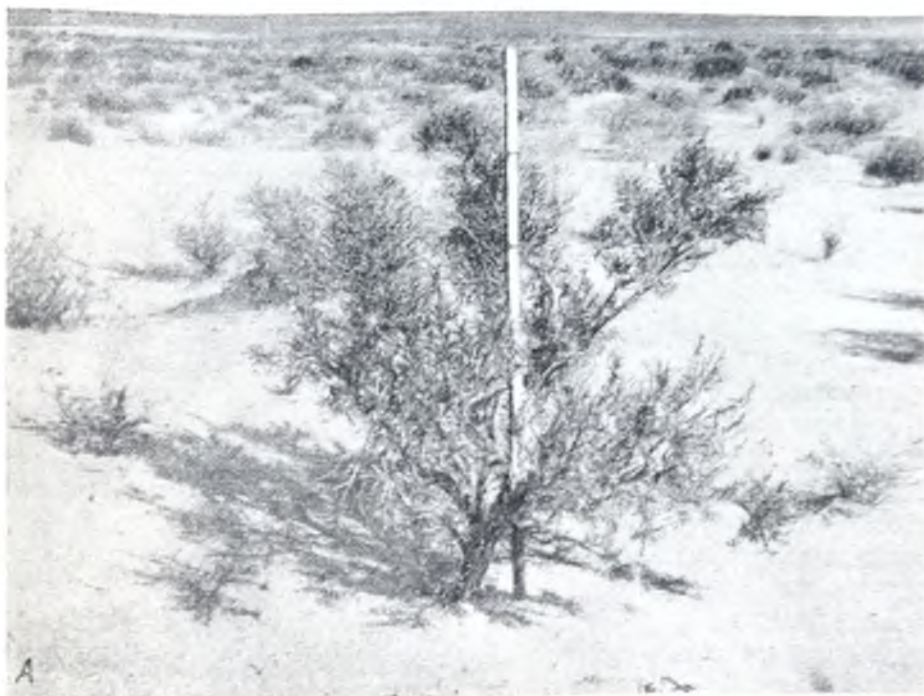


Рис. 12. Эдафические формы роста *Reaumuria fruticosa*
в Западной Туркмении:
вверху — на супесчаных незасоленных почвах, внизу — на каменистых засоленных
серо-бурых почвах

кам; *P. s. f. pumila* распространена на мокрых олиготрофных торфяниках. Потомство болотной сосны, выросшее на сухом месте, уже не имеет признаков болотной экологической формы.

У полукустарников под влиянием неблагоприятных эдафических условий может происходить укорачивание междоузлий, уменьшение длины основного побега за счет боковых, усиление партикуляции (рис. 12). Биоргун (*Anabasis salsa* f. *typica*) на почвах среднего механического состава представляет собой относительно высокий полукустарник, на тяжелых и засоленных почвах он имеет вид низкого распластанного растения с укороченными междоузлиями и сильно искривленными ветвями (*A. s. f. depressa*). Под влиянием неблагоприятных почвенных условий у растений наблюдаются различного рода аномалии и тератологические отклонения. Б. А. Келлер (1940) описывает случаи увеличения суккулентности, усиления ветвистости, укорочения междоузлий, нарушения пропорционального развития члеников под влиянием чрезмерного засоления почв.

Под влиянием эдафических условий наблюдаются изменения анатомического и цитологического строения растений. У гигрофитов происходит разрастание аэренхимы, редукция механической ткани. У галофитов морфологические изменения варьируют в зависимости от типа засоления почвы. При сульфатном засолении они приобретают признаки ксероморфоза (мелкоклетчатость, склерофильность), при хлоридном — преобладают признаки суккулентности (крупноклетчатость, разрастание губчатой и столбчатой паренхимы).

Почвенные условия в некоторых случаях влияют на пол двудомных растений. В субаридных районах мужские особи некоторых древесных пород (осина, ива) произрастают преимущественно на более засоленных почвах, а женские — на менее засоленных (Шахов, 1956).

В зависимости от эдафических условий изменяется ритм фенологического развития. Растения сухих местообитаний проходят фенологическое развитие быстрее, чем влажных. Типчак и другие ксерофитные злаки на повышениях проходят фенологические фазы на 10—15 дней раньше, чем в увлажненных понижениях. Пырейники в полупустыне на почвах, подверженных летнему иссушению, выгорают уже в июле, а на обеспеченных влагой почвах вегетируют до начала осени. Наблюдается также отставание осеннего окрашивания листьев березы и осины на влажных почвах по сравнению с сухими на 6—8 дней. Области распространения карбонатных почв, наоборот, выделяются более ранним прохождением фенологических фаз растениями.

Фитоценоотические индикаторные признаки

Фитоценоотические признаки представляют собой формы ассоциированности отдельных растений и сочетания растительных группировок.

Наиболее широко используемый признак — обилие. Считают, что максимального обилия виды достигают в оптимальных условиях, уменьшение обилия свидетельствует об ухудшении экологических условий (рис. 13) (Раменский, 1929, 1938 и др.). Величина покрытия уточняет индикационные оценки, даже если растения имеют широкую экологическую амплитуду. Пырейники (*Agropyrum repens*) в Прикаспии при покрытии свыше 70% приурочены к выщелоченным луговым почвам. При средней густоте 60—70% они указывают на светлые лугово-каштановые и солонцеватые лугово-лиманские почвы. Наконец, с покрытием около 30—50% распространены на луговых солонцах и луговых солончакватых почвах, а с покрытием ниже 10% встречаются на солончаковых почвах.

Не только проекции отдельных видов-индикаторов, но и проективное покрытие фитоценозов в целом имеет определенное индикационное значение.

В степных ландшафтах Северного Казахстана проективное покрытие травяно-кустарничковой растительности в общих чертах прямо пропорционально гумусности почв. Луговые почвы с гумусностью до 7—8% заняты луговой

растительностью с почти полным покрытием (90—100%); луговочерноземные с гумусностью 5—6% — фитоценозами с покрытием 80—90%, богатогумусные черноземы с 4—5% гумуса — 70—80% покрытия; среднегумусные черноземы с 3—4% гумуса — 60—70% покрытия; малогумусные черноземы с 2—3% гумуса — 50—60% покрытия; солонцы и другие непроезжительные почвы с гумусностью 1—2% заняты разреженными группировками с покрытием меньше 50%.

Одним из объективных методов определения обилия является весовой метод, основанный на измерении биологической массы растений. В оптимальных условиях наблю-

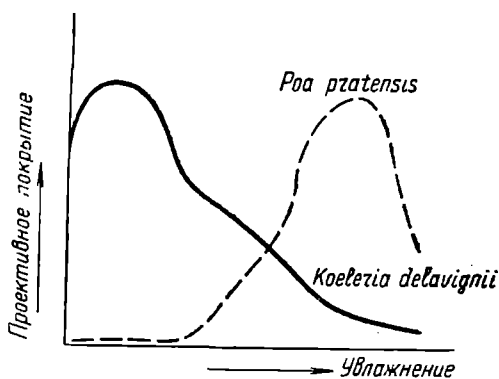


Рис. 13. Кривые изменения проективного покрытия (в %) в зависимости от изменения увлажнения почвы (по Раменскому, 1938)

дается максимальное участие вида в массе фитоценоза; оно падает с отклонением условий от оптимума (Федоров, 1930). Гликофиты, например, *Melilotus albus*, *Cynodon dactylon* имеют максимум удельного веса в фитоценозах при засолении 0,4—0,6%; их участие резко падает с увеличением засоленности почв. Индикаторы засоленных почв — *Petrosimonia brachiata*, *Salsola crassa*, *Salicornia herbacea*, наоборот, обнаруживают повышение удельного веса в общей массе укоса с увеличением засоления почв до 0,8—1,6% и выше. Наконец, выявляются растения относительно индифферентные к почвенному засолению, например *Alhagi camelorum*.

Анализ средней плотности экземпляров особенно перспективен при индикаторной оценке древесной, кустарниковой и полукустарниковой растительности. Однако на численности более чем на проективном или весовом обилии отражается фитоценотическое состояние группировки, поэтому надежны оценки плотности только в сформированных и не нарушенных фитоценозах. В лесных группировках (рис. 14) наибольшая плотность растений наблюдается при нейтральной и умеренно-основной реакции почвы (Olsen, 1923). При понижении и повышении кислотности численность экземпляров в группировках уменьшается.

Встречаемость растений также находится в тесной зависимости от почвенных условий. Признак встречаемости надежен в случае нарушения фитоценоза при сбое и дает индикаторную оценку весьма редких видов, не достигающих значительного обилия. В зависимости от специализации растений наблюдается максимум встречаемости на тех или иных почвах.

В Восточном Закавказье (Рахманина, 1957) отрицательные индикаторы засоленных почв, например *Zerna rubens*, имеют максимум встречаемости при засолении 0,3—0,5‰

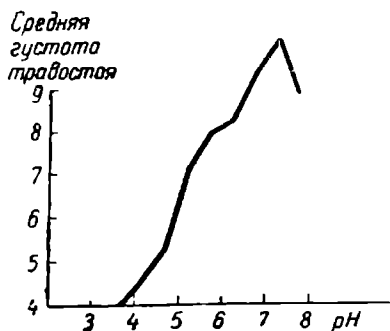


Рис. 14. Зависимость средней плотности травостоя от степени кислотности почвы (по Ольсену, 1923)

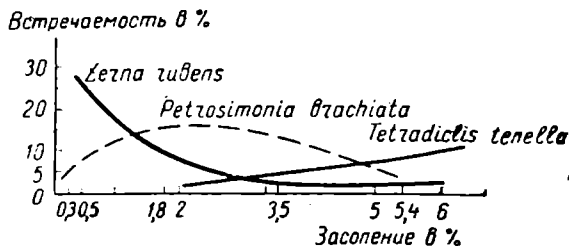


Рис. 15. Зависимость встречаемости растений от величины засоления почв (по Рахманиной, 1957)

и распространены очень редко или отсутствуют совсем на почвах повышенного засоления (рис. 15). Переменные галоиндикаторы (*Petrosimonia brachiata*) с широким экологическим ареалом занимают как незасоленные, так и засоленные почвы. Повышенная встречаемость петросимонии наблюдается при широкой амплитуде засоления от 0,4 до 4%. Она имеет слабовыраженный максимум при засолении почв около 2%. Третья группа индикаторов (*Tetradiclis tenella*) имеет максимум встречаемости при 5–6% засоления почвы и выше.

Признак встречаемости достаточно объективен и особенно удобен при анализе распространения постоянных ин-

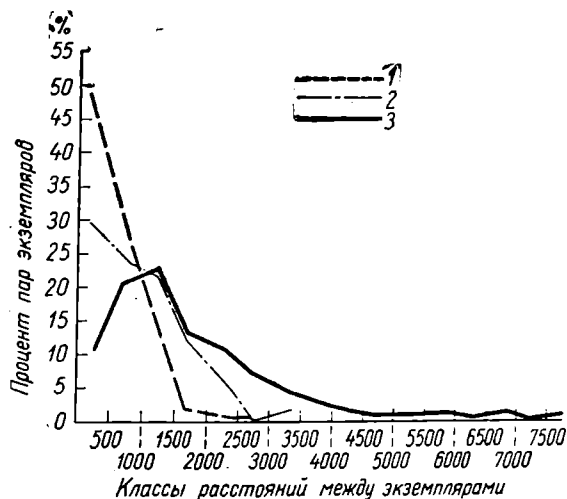


Рис. 16. Распределение черного саксаула на Куля-Дарьинской древнеаллювиальной равнине — на почвах и грунтах разного механического состава (по Воронковой, 1955):

1 — на песках и супесях, 2 — на сугликах, 3 — на глинах

дикаторов. При работе с переменными индикаторами встречаемость необходимо сочетать с признаками проективного и численного обилия.

В качестве индикатора почв может быть использован характер распределения (дисперсии) растений. Анализ дисперсии производят при помощи построения графиков размещения и вычисления коэффициентов дисперсии. Такой анализ особенно перспективен в ценозах с ослабленными фитоценоотическими отношениями на примитивных слаборазвитых почвах, например в пустыне. При благоприятных почвенных условиях расстояния между экземплярами растений уменьшаются, в неблагоприятных — увеличиваются. При этом на

графиках распределения растений в оптимальных условиях резко выражены максимумы частот с небольшими расстояниями между экземплярами. Кривые распределения растений в неблагоприятных условиях в общем выполаживаются, а неясно выраженные максимумы сдвигаются в сторону больших расстояний между экземплярами.

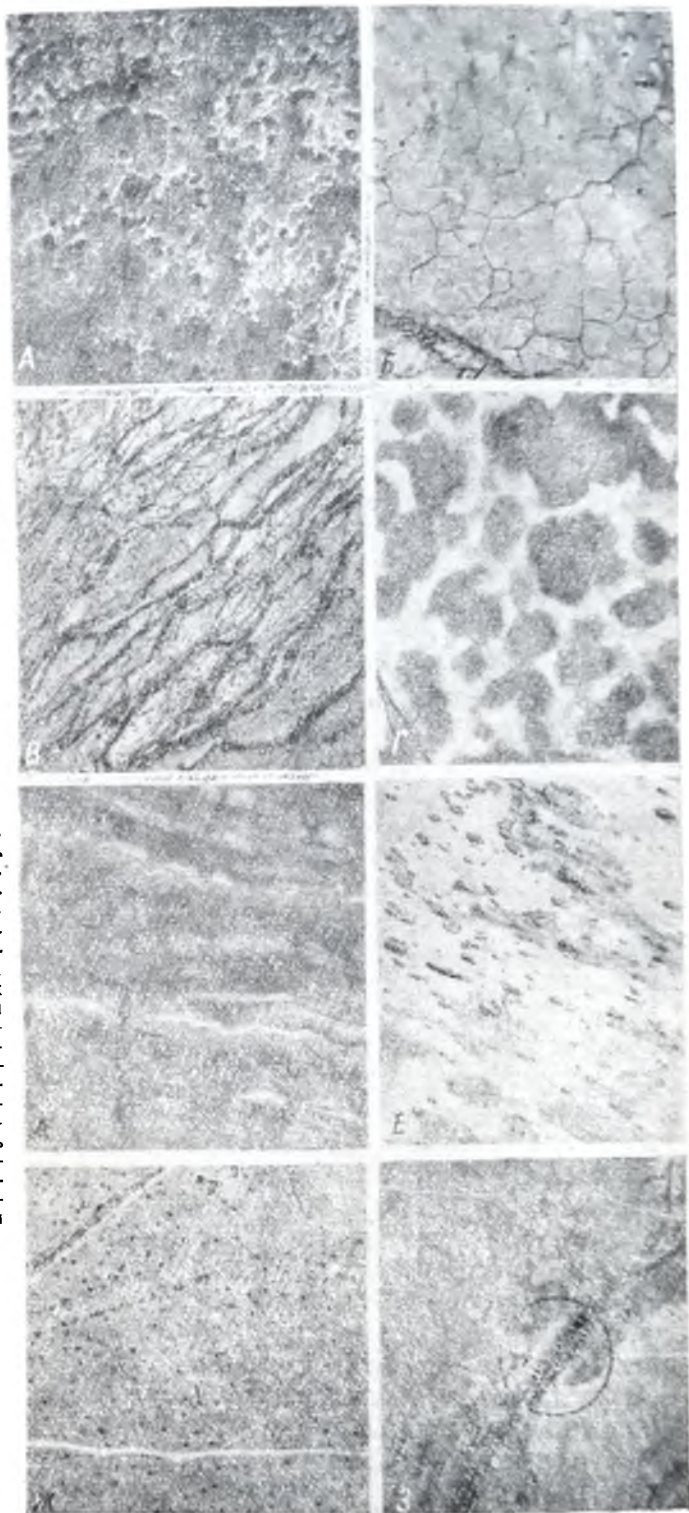
По наблюдениям Л. Ф. Воронковой (1955) на Куня-Дарьинской древнеаллювиальной равнине наиболее густые заросли черного саксаула с преобладанием расстояний меньше 0,5 км приурочены к супесчаным и песчаным почвогрунтам; более разреженные заросли с преобладанием расстояний 0,5–2 км распространены при суглинистом составе почвогрунтов; наконец, самые разреженные черносаксаульники с преобладанием расстояний 1–3 км занимают глинистые почвогрунты (рис. 16).

Морфографические индикаторные признаки могут быть выявлены путем анализа рисунка распределения комплексов и сочетаний растительных группировок. Известны различные морфогенетические типы комплексности сухой степи Северного Казахстана и пустынь Туркмении.

Комплексность, генетически связанная с перераспределением солей в почве, характеризуется беспорядочным, мелким, неправильнопятнистым рисунком (рис. 17, А). При значительных колебаниях уровня грунтовых вод и резких изменениях режима увлажнения почв формируется полигональная комплексность (рис. 17, Б). В результате линейной эрозии поверхностного стока возникает потяжинный или бороздчатый микрорельеф, который приводит к образованию струйчатой комплексности (рис. 17, В). Фрагменты суффозионной комплексности микрозападин выделяются округлыми формами, мягкими очертаниями и нормально дисперсным распределением (рис. 17, Г). Литогенная комплексность повторяет стратификацию коренных пород и большей частью дает полосчатый рисунок (рис. 17, Д). Фитогенная эоловая комплексность характеризуется точечным и мелкопятнистым рисунком с ориентированными вдоль господствующих ветров эллиптическими и каплеобразными пятнами (рис. 17, Е). Зоогенная комплексность формируется при наличии выбросов почв и грунтов из нор землероев (рис. 17, Ж). Округлotoчечная комплексность многих участков полупустыни наблюдается на заброшенных саманных ямах и группах мелких колодцев (рис. 17, З). Широко распространена на склонах и сырых лугах тропиноподобная комплексность, связанная с неравномерным вытаптыванием растительности и почв. Таким образом, состав, очертание и распределение фрагментов растительности указывает на почвенную комплексность и факторы ее формирования.

Рис. 17. Морфогенетические типы комплексности растительности и почв в аридных зонах:

А — галогенная комплексность камфоросмово-чернополынно-злаковая, Б — гидрогенная полигональная комплексность галофитных кустарников по трещинам и однолетних солянок на такырах между ними, В — гидрогенная потяжинная комплексность эфемерово-полукустарниковых фрагментов по ложбинам стока и однолетнесолянковых — на такырах между ними, Г — суффозонная комплексность ковыльно-вейниково-горчичниковых и типчаково-полынных фрагментов, Д — литогенная комплексность холоднополынно-типчаковых и разнотравно-ковыльных фрагментов, Е — фитогенная комплексность такыров и черносаксаулово-солянковых фрагментов с прикустовыми песчано-глинистыми скоплениями, Ж — зоогенная комплексность камфоросмово-солянковых фрагментов на сурчинах среди белополынно-злаковой растительности, З — антропогенная комплексность сорноразнотравно-мезофитно-злаковых фрагментов в кудучных ямах, галофитной растительности на отвалах земли и пырейников ложбин



ИНДИКАЦИОННАЯ РОЛЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Растительность тесно связана с почвенными условиями и может быть использована в качестве индикатора как отдельных почвенных факторов, так и генетических почвенных разностей.

Суммарное богатство почвы

Растительность является непосредственным индикатором только активного богатства почвы, которое доступно растениям и образовано наиболее подвижными соединениями основных элементов питания: Са, N, P, S, К, Mg, а также микроэлементов В, Мп, Си и др.

Индикаторами богатства почвы служат стенотрофы, предъявляющие узкие и определенные требования к условиям почвенного питания. Постоянными индикаторами богатства почвы являются эвтрофные растения, приуроченные к богатым почвам и достигающие на них наилучшего развития и максимального обилия (*Adoxa moschatellina*, *Alliaria officinalis* и др.). Переменными индикаторами богатства почв служат мезотрофные растения, распространенные на почвах среднего достоинства (*Potentilla alba*, *Galium verum* и мн. др.), а отрицательными индикаторами богатства почв — олиготрофные растения (*Calluna vulgaris* и другие вересковые, *Nardus stricta*). Индифферентны эвритрофы, не связанные с узкими и определенными условиями почвенного питания (*Achillea millefolium*, *Nuhpar luteum*, *Juncus effusus*). Это — ряд растений, распространение которых лимитируется другими факторами (например, увлажнением), или выгонные растения, связанные с нарушением коренной растительности. Наиболее надежны как индикаторы производительности почв травянистые и полукустарничковые растения, корни которых расположены в верхних почвенных горизонтах.

Разработана система оценки почв лугов и пастбищ по характеру их растительности (Раменский, 1938, 1956; Ellenberg, 1950, 1952). Применяемая шкала оценки почв лугов и пастбищ Центра и Юго-Востока Европейской части СССР разбита на 16 относительных ступеней, которые можно объединить в пять групп богатства.

Ступени 1—3 богатства. Виды, в значительном обилии (массово) встречающиеся только на очень бедных почвах, непригодных для использования без удобрения и мелиорации: *Calluna vulgaris*, *Carex pauciflora*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* и др.

Ступени 4—6 богатства. Виды, преобладающие на бедных почвах: *Carex globularis*, *C. lasiocarpa*, *Nardus stricta*, *Festuca ovina*, *Ramischia secunda*, *Epilobium nervosum* и др.

Ступени 7—9 богатства. Виды, господствующие на почвах среднего богатства, но встречающиеся в других группах: *Carex aquatilis*, *Briza media*, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis vulgaris*, *Chamaenerium angustifolium*, *Melampyrum nemorosum*, *Lathyrus vernus* и др.

Ступени 10—13 богатства. Виды, преобладающие на почвах повышенного богатства, пригодных для освоения. Индикаторы: *Carex humilis*, *C. vulpina*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Salvia pratensis* и др.

Ступени 14—16 богатства. Виды, приуроченные к очень богатым почвам: *Carex disticha*, *C. hirta*, *Cnidium dubium*, *Medicago lupulina*, *Salvia verticillata*, *Artemisia absinthium* и др.

Индиifferentные растения встречаются в значительном обилии как на бедных, так и на богатых почвах: *Carex nigra*, *Agrostis alba*, *Deschampsia caespitosa* и др.

Системы индикаторов богатства почв широко используются при бонитировке почв в лесотипологических исследованиях (Воробьев, 1953). При этом почвы по их относительному богатству разбиваются на четыре группы (А—крайне бедные почвы, В—относительно бедные почвы, С—относительно богатые почвы, D—наиболее богатые почвы). Автор приводит:

олиготрофные растения, характерные для групп А, В (*Carex pauciflora*, *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris*, *Apera spica venti* и др.);

олиготрофные растения, характерные для групп А, В и С (*Nardus stricta*, *Molinia coerulea*, *Festuca ovina*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata* и др.);

мезотрофные растения, характерные для групп В и С (*Calamagrostis neglecta*, *Adonis vernalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Rubus saxatilis*, *Carum carvi*);

мезотрофные растения, характерные для групп В, С и D (*Calamagrostis lanceolata*, *Veronica chamaedrys*, *Convallaria majalis*, *Majanthemum bifolium* и др.);

мегатрофные растения, характерные для групп С и D (*Milium effusum*, *Dactylis glomerata*, *Digraphis arundinacea*, *Anthriscus silvestris*, *Heracleum sibiricum* и др.);

мегатрофные растения, характерные для группы D (*Carex vulpina*, *Acorus calamus*, *Arum maculatum*, *Calystegia sepium*, *Humulus lupulus* и др.).

Высокую индикаторную ценность имеют мхи и лишайники. Индикаторами олиготрофных условий являются лишайники—*Cladonia alpestris*, *Peltigera aftosa*, *Stereocaulon paschale*, долгие мхи—*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, сфагновые мхи—*Sphagnum Dusenii*, *Sph. compactum* и др. На менее бедных почвах распространены *Polytrichum commu-*

ne, *P. gracile*, *Dicranum undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum medium*. Индикаторы мезотрофных условий — *Hylacomium proliferum*, *Ptilium crista castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum russowii* — имеют широкую экологическую амплитуду. К богатым почвам приурочены зеленые мхи — *Mnium cuspidatum*, *Rhodobrium*, *Calliergon cordifolium*.

Богатство почв отражается и на составе вторичной растительности (Dunnwald, 1918). По наблюдениям в Висконсине индикатором богатых суглинистых почв является более густое, высокое (6—12 м) и разнообразное возобновление древесных пород (тополь, белая береза, вишня, ольха, белая сосна). На грубых песчаных грунтах со слабо развитыми бедными почвами развит разреженный, низкий (2—3 м) и бедный по составу подрост тополя.

Кислотность почвы

Постоянными индикаторами кислых почв служат облигатные ацидофилы — *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta* (рН 4,0—5,5). Приуроченность растений этой группы к кислым почвам объясняется ацидофильностью микоризы. Факультативные ацидофилы распространены на кислых и околонеutralных почвах и имеют более широкую экологическую амплитуду (*Agrostis vulgaris*, *Calamagrostis epigeios*) — рН 4,5—7,0. Они могут служить переменными индикаторами кислотности. Отрицательные индикаторы кислотности — базифилы (*Tussilago farfara*, *Medicago lupulina*) развиваются при рН 7,1—7,5. Существует ряд относительно индифферентных растений, которые встречаются как на кислых, так и на нейтральных и даже на основных почвах. Это *Phleum pratense* (рН 5—8), *Leucanthemum vulgare* (рН 5—8), *Potentilla erecta* (рН 3,5—7,5) и др.

Для различных районов Северной Европы и Европейской части СССР составлены списки растений-индикаторов кислотности почв (Olsen, 1923, в Дании; Cajander, 1909, Kotilainen, 1927, в Финляндии; Газе, Завалишин, 1929, в Ленинградской области; Смелов, Работнов, 1929, в Ярославской и Смоленской области; Дояренко, 1926, в Вологодской области; Беляков, 1927, в Саратовской области; Ellenberg, 1950, 1952, Schöner, 1952, в ФРГ и ГДР и др.). Используя данные этих авторов, можно выделить ряд растений-индикаторов отдельных классов кислотности почв подзоны смешанных лесов.

1. Индикаторы наиболее кислых почв (рН 3,5—4,5) — виды, имеющие оптимум развития на сильнокислых почвах (рН 4,5—5,5), распространенные также на умереннокислых (рН 4,5—5,5) и отсутствующие или редкие на слабокислых

или нейтральных почвах, (*Lu·ula pilosa*, *Carex pauciflora*, *Narxus stricta*, *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris*, *Rumex acetosella*, *Galium hercynicum* и др.).

2. Индикаторы среднекислых почв (рН 4,5—5,5) — большинство ацидофилов с экологическим ареалом, распространяющимся до околонейтральных почв (*Luzula multiflora*, *Calamagrostis lanceolata*, *Carex canescens*, *Agrostis canina*, *Rhinanthus minor*, *Hydrocotyle vulgaris*).

3. Индикаторы слабокислых почв (рН 5,5—6,5) — мезофиты с широкой экологической амплитудой (*Deschampsia caespitosa*, *Digraphis arundinacea*, *Ranunculus acer*, *Rhinanthus major*, *Gium rivale*, *Galium palustre*, *Antennaria dioica*).

4. Индикаторы нейтральных (рН 6,5—7,3) и околонейтральных почв — большое число растений (*Carex glauca*, *Briza media*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Hepatica triloba*, *Astragalus danicus*, *Aegopodium podagraria*, *Brunella vulgaris*), экологические амплитуды которых более широки, чем ацидофилов или базифилов.

5. Индикаторы умеренно щелочных почв (рН 7,3—8,0) — мезофиты со слабовыраженной базифилией. Они распространены как на нейтральных, так и на умереннощелочных почвах с оптимумом на последних (*Carex hirta*, *Phleum pratense*, *Hepatica nobilis*, *Dianthus superbus*, *Medicago lupulina*, *Santivula europaea* и др.).

6. Индикаторы щелочных почв (рН свыше 7,5—8,0) — базифилы, распространенные на почвах в той или иной степени богатых основаниями, не встречающиеся на кислых и редкие на нейтральных почвах (*Ammophila arenaria*, *Sedum acre*, *Sinapis arvensis*, *Tussilago farfara*).

Индикаторами кислотности могут быть сорняки в посевах. Показателем повышенной кислотности почв является массовое развитие *Matricaria inodora* в посевах пшеницы, *Spergula arvensis* в посевах ячменя. Мхи и лишайники дают более определенные указания на кислотность почвы. На сильнокислых почвах в подзоне смешанных лесов распространены *Sphagnum rubellum*, *Sph. apiculatum*, *Pleurozium schreberi*, *Leucobryum glaucum*. Индикаторами слабокислых почв являются *Sphagnum subsecundum*, *Mnium rostratum*. На околонейтральных почвах с широкой экологической амплитудой в сторону повышения кислотности распространены *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus vernicosus*. На слабощелочных почвах встречаются немногие виды мхов: *Camptothecium lutescens*, *Tortella tortuosa*. Лишайники семейства *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Cyrophoraceae* преимущественно ацидофильные; лишайники семейства *Collemaeae*, *Verrucariaceae* — базифильные.

Известковость почвы

Известковые почвы содержат более 3% карбонатов. Насыщение известью нейтрализует кислотность почв, уничтожает вредное воздействие солей Al и тяжелых металлов, а также солей NaCl, MgCl, MgSO₄. Известкование делает более доступными соли P и других питательных веществ, увеличивает поглощающую способность почв. Карбонаты благоприятно влияют на физические свойства почвы, способствуют созданию прочной структуры гумусовых горизонтов, улучшают аэрацию почв и дренаж. Избыток карбонатов, однако, отрицательно влияет на физико-химические свойства почв.

Приуроченность растений к почвам различной степени известковости изучалась многими исследователями в разных странах (Kraus в Германии, 1911; Ногтев в Горьковской области, 1932; Шафер в Польше, 1956 и др.). По отношению к известковости почв растения-индикаторы подзоны смешанных лесов Средней и Восточной Европы могут быть подразделены на три группы.

1. Постоянными индикаторами карбонатных почв являются обязательные кальцефилы. Они предпочитают и обычно встречаются на почвах с содержанием извести свыше 3% (*Cypripedium calceolus*, *Epipactis atrorubens*, *Sesleria coerulea*, *Anthyllis polyphylla*, *Echinops ritro*, *Aster amellus*). К ним можно добавить также меловые растения (*Anabasis cretacea*, *Artemisia salsoloides*).

2. Переменными индикаторами известковых почв служат факультативные кальцефилы. Они произрастают как на почвах, обеспеченных известью, с содержанием соединений Ca свыше 3%, так и на почвах с более умеренным количеством извести (*Erysimum cheiranthoides*, *Anthyllis vulneraria*, *Hippocrepis comosa*, *Peucedanum cervaria*, *Anthemis tinctoria*).

3. Отрицательные индикаторы известковости—кальцефобы. Они приурочены к почвам с ничтожным количеством извести и представлены облигатными ацидофилами (*Carex pauciflora*, *Nardus stricta*, *Molinia coerulea*, *Rumex acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*).

Ряд растений встречается как на почвах богатых известью, так и на бедных ею. Это индифферентные растения (*Setaria viridis*, *Polygonum aviculare*, *Melandrium album* и др.).

Косвенным указанием карбонатных почв служит распространение южных, большей частью ксероморфных растений среди зональной лесной растительности.

Многие древесные породы и кустарники приурочены к известковым почвам (*Larix decidua*, *L. sibirica*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Abies alba*, *Quercus lanuginosa*, *Cerasus fruticosa*) или, наоборот, к безизвестковым (*Castanea*

sativa, *Ilex aquifolium* и др.). Некоторые мхи кальцефильны, например *Thuidium abietinum*, *Tortula calcicola*, *Hypnum commutatum* и др. Однако большинство мхов приурочено к безизвестковым почвам (*Polytrichum strictum*, *P. piliferum*, виды *Aulacomnium*, *Racomitrium*, *Dicranum* и др.). Абсолютными кальцефобами являются *Sphagnum fuscum*, *Sph. medium*, *Sph. rubellum*.

Сорные растения на полях могут быть использованы в качестве индикаторов обеспеченности известью культурных почв (Ногтев, 1932). Массовое развитие эвтрофных сорняков (*Sinapis arvensis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Plantago lanceolata*) указывает на почвы с достаточным количеством извести. Значительное засорение посевов *Herniaria glabra*, *Centaurea cyanus*, *Raphanus raphanistrum* предупреждает о намечающемся недостатке извести. Наконец, появление ацидофильных сорняков — *Rumex acetosella*, *Trifolium arvense*, *Filago arvensis*, *Jasione montana* свидетельствует о значительной истощенности почв.

Нитраты в почве

Постоянными индикаторами почв, обогащенных азотом (содержание NO_2 свыше 0,01%) являются облигатные нитрофилы (Olsen, 1921, в Дании; Linstow, 1929, в Германии; Работнов, 1940, Куркин, Тихоненко, 1958, в СССР и др.). Они достигают максимального обилия и размеров на почвах с повышенным содержанием нитратов, редко встречаются на почвах с умеренным содержанием азота и отсутствуют при его недостатке (*Amaranthus retroflexus*, *A. blitum*, *Urtica dioica*, *Peganum harmala*, *Solanum dulcamara*, *Atriplex rosea*, *Chenopodium bonus henricus*, *Ch. hybridum*, *Humulus lupulus*, *Sambucus nigra*, *Adoxa moschatellina*, *Alliaria officinalis*, *Ribes nigrum*, *Atropa belladonna* и др.) Постоянные индикаторы при азотной недостаточности обнаруживают значительные нарушения роста и жизнедеятельности. У *Amaranthus retroflexus*, например, при азотном голодании наблюдается обесцвечивание листьев, недоразвитость боковых ветвей, удлинение вертикальных побегов. Нитрофилы резко сокращают рост с уменьшением азота в почве и не произрастают при его недостатке (Olsen, 1921) (табл. 2).

Определенный интерес для индикации представляют нитрофильные лишайники *Alectoria jubata*, *Placodium chrysoleucum*.

Переменные индикаторы азотного обогащения произрастают как на почвах, богатых нитратами, так и на почвах умеренной и даже низкой обеспеченности азотом. Наиболее надежными из переменных индикаторов азотного обогащения являются растения-индикаторы класса богатых почв: *Aconitum*

Зависимость между высотой *Urtica dioica* и содержанием азота в почве (по Ольсену, 1918)

Высота <i>Urtica dioica</i> в см	Содержание нитратов в мг на 1 кг почвы
200	225,9
225	107,8
160	91,0
160	79,8
140	66,2
140	55,0
100	50,0
80	41,0
0	37,2—1,37

napellus, *Chelidonium majus*, *Mercurialis perennis*, *Torilis japonica*, *Calystegia sepium*, *Padus racemosa* и др.

Индикатором почв с повышенным содержанием азотистых веществ может служить особенно пышное развитие растений, обычно произрастающих на почвах умеренного богатства (*Agropyrum repens*, *Poa angustifolia* и др.). Индикатором недостатка азота в почве является ослабленный рост и светло-зеленая или палево-серая окраска растений, требовательных к азотному питанию, — табак, гречиха, сорго (Pinckey, 1924, Eliason, 1935).

Переменными индикаторами обогащенных азотом почв служат производные группировки из *Chamaenerium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Senecio vernalis*, пышно разрастающихся на лесосеках, где после рубки леса происходит интенсивная нитрификация подстилки и сучьев. Для ряда переменных индикаторов нитратных почв характерна некоторая галофильность, так как при чрезмерном накоплении отбросов вместе с азотом в почву вносится много легкорастворимых солей (*Atriplex tatarica*, *Chenopodium foliosum*, *Melica altissima*).

Наконец, факультативными нитрофилами являются рудеральные и пастбищные растения (*Veratrum lobelianum*, *Chelidonium majus*, *Galeopsis tetrahit*, *Artemisia absinthium*, *Senecio viscosus*, *Hyoscyamus niger*). Они связаны с поселениями человека, стациями животных, выгонами, пашнями и залежами, где нарушена естественная растительность, и часто наблюдается дополнительное обогащение азотом почв за счет нитрификации органических отбросов и растительного опада.

Засоленность почвы

Избыток солей в почве создает повышенную концентрацию почвенного раствора, токсичного для растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли (NaCl , MgCl_2 , CaCl_2),

ионы которых легко попадают в плазму и быстро насыщают почвенный раствор. Труднорастворимые соли ($MgSO_4$, $CaSO_4$, $CaCO_3$) в значительной степени нейтральны. Растительность отражает суммарный биологический эффект состава наиболее вредных солей.

По характеру приуроченности растений к засоленным почвам могут быть выделены три группы индикаторов почвенного засоления (галоиндикаторов): постоянные, переменные и отрицательные.

Постоянными индикаторами засоленных почв являются облигатные галофиты. Они имеют оптимум развития при засолении почв свыше 0,6—1% и редко встречаются на почвах незасоленных. Как отмечал Е. Варминг (1902), для многих видов семейств *Chenopodiaceae*, *Aizoaceae*, *Plumbaginaceae*, *Portulacaceae*, *Frankeniaceae*, *Tamaricaceae*, сравнительно высокое содержание солей в почве является необходимым условием нормального развития. Экспериментальное подтверждение этой особенности галофитов дала Халкет (Halket, 1915), которая наблюдала наилучший рост *Salicornia herbacea* при концентрации $NaCl$ 2—3%. Одновременно положительный «солевой эффект» относительно благоприятного воздействия таких же величин засоления на рост галофитов (*Salicornia herbacea*, *Atriplex verrucifera*, *A. cana*, *Petrosimonia crassifolia*, *Ofaiston monandrum*) был установлен Б. А. Келлером (1922).

К облигатным галофитам, связанным с солончаками, Вальтер (Walther, 1927) относит *Althaea officinalis*, *Samolus valerandi*, *Aster tripolium*. Многие виды гребенщиков — *Tamarix hispida*, *T. leptostachys*, *T. ruscocarpa*, *T. gracilis*, по наблюдениям Ф. Н. Русанова (1940), при отсутствии засоления развиваются слабо и отмирают. В эту экологическую группу следует включить соленакапливающие галофиты: *Kalidium caspicum*, *Anabasis salsa*, *Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda corniculata*, *Salsola lanata*, *Nitraria schöberi* и т. п.

Переменными индикаторами засоленных почв служат факультативные галофиты. Они могут произрастать как на солончаковых, так и на слабозасоленных и даже незасоленных почвах. Однако под воздействием конкуренции со стороны гликофитов, а также под влиянием других эдафических факторов (например, увлажнения) они обычно преобладают на засоленных местообитаниях. Основную часть этой группы составляют ксерогалофиты, которые при засолении стабилизируют свой водный баланс при помощи различных ксероморфных приспособлений (*Puccinellia convoluta*, *Salsola arbuscula*, *Atriplex cana*, *Kochia laniflora*, *Corispermum marschallii*, *Camphorosma lessingii* и т. п.).

Соленепроницающие галофиты, гликогалофиты (Шахов, 1956) могут хорошо развиваться на незасоленных почвах, а на засоленных ограждают себя от избытка солей в почве, связывая соли органическими веществами. К этим гликогалофитам относятся *Artemisia maritima*, *Aneurolepidium ramosum*, *Glycyrrhiza glabra*. Наиболее солевыносливы в группе переменных индикаторов криногалофиты — *Limonium suffruticosum*. *Reaumuria fruticosa* выделяющие избыток солей через листовые железки.

Отрицательными индикаторами засоленных почв служат гликофиты. При засолении почв свыше 0,4—0,5% они встречаются редко, имеют угнетенный вид и отмирают. К отрицательным индикаторам относится большинство мезофитов (*Trifolium hybridum*, *Eremurus inderiensis*, *Calamagrostis pseudophragmites* и мн. др.), а также гигрофитов (*Salix ledebouriana*, *Erianthus ravennae*) и ксерофитов (*Aristida karelinii*, *Calligonum arborescens*). Некоторые гликофиты имеют повышенную солеустойчивость и могут встречаться в значительном обилии на слабозасоленных почвах до 0,6—0,8% (*Melilotus albus*, *Populus diversifolia*, *Agropyrum sibiricum*, *Eremopyrum orientale*).

К растениям, индифферентным к засолению почв, относятся так называемые псевдогалофиты. Последние часто произрастают на солончаках, но имеют при этом активные части корневых систем в глубоких, менее засоленных почвенных горизонтах. Таковы многие гигрофиты (*Phragmites communis*, *Trachomitum scabrum*, *Juncus maritimus*) и фреатофиты (*Alhagi pseudoalhagi*, *Lygium turcomanicum*, *Halimodendron halodendron*).

Растительные индикаторы засоленных почв были выявлены многими исследователями как в СССР, так и за рубежом (Келлер, 1912, в Зайсанской котловине; Тумин, 1910 в Целиноградской области; Ларин, 1926, Жудова, 1955, Тагунова 1960, и др. — в Северном Прикаспии; Федоров, 1930, Акжигитова, 1958, — в Узбекистане; Раменский, 1938, 1956, и др. — на юге Европейской части СССР; Малина, 1952, Бейдеман, Преображенский, 1957, Рахманина, 1957, — в восточном Азербайджане; Викторов, Востокова, 1956, Вышивкин, 1955, 1959, — на полуострове Мангышлак и плато Устюрт; Shantz, Piemeisel, 1924, 1940, Fireman, Hayward, 1952, — в Большой Соленой пустыне США; Prescott, 1931, Skerman, 1948, — в Австралии, Li V. h. Hsu H., 1959, — в Китае).

В основу составления списка индикаторов засоления почв берется определение средней амплитуды засоления корнеобитаемого слоя почвы основных растений отдельного географического района (табл. 3).

Галоиндикационная оценка основных эдификаторов растительных группировок пустынь Западной Туркмении:

Название эдификаторов	Колебания плотного остатка в корнеобитаемом горизонте в ‰	Максимальная величина засоления верхнего почвенного горизонта в ‰
Постоянные галоиндикаторы		
<i>Salicornia herbacea</i>	2,4—4,6	18,8
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	1,2—6,1	45,8
<i>Aeluropus litoralis</i>	0,9—5,3	35,9
<i>Kalidium caspicum</i>	1,9—4,1	7,4
<i>Nitraria schöberi</i>	0,8—3,7	31,0
<i>Tamarix hispida</i>	0,6—3,2	23,1
<i>Halostachys caspica</i>	0,3—3,7	35,9
<i>Salsola gemmascens</i>	0,8—3,3	3,2
<i>Limonium suffruticosum</i>	0,8—1,9	—
<i>Tamarix karelinii</i>	0,4—2,1	11,4
Переменные галоиндикаторы		
<i>Haloxyton aphyllum</i>	0,4—1,8	—
<i>Salsola arbustula</i>	0,3—1,7	—
<i>Reaumuria frutcosa</i>	0,3—1,7	—
<i>Lycium turcomanicum</i>	0,2—1,7	30,9
<i>Alhagi persarum</i>	0,2—1,6	7,3
<i>Phragmites communis</i>	0,2—1,2	35,9
<i>Salsola richteri</i>	0,1—1,1	—
<i>Calligonum setosum</i>	0,1—0,8	—
<i>Artemisia herba alba</i>	0,1—0,8	—
Отрицательные галоиндикаторы		
<i>Carex physodes</i>	0,1—0,4	
<i>Ephedra strobilacea</i>	0,1—0,3	
<i>Artemisia santolina</i>	0,1—0,3	
<i>Haloxyton persicum</i>	0,1—0,3	
<i>Calligonum arborescens</i>	0,1—0,3	
<i>Aristida karelinii</i>	0,04—0,2	

В результате сопоставления приуроченности растений к различным почвам могут быть составлены ряды относительной солеустойчивости растений (Леонтьев, 1952, и др.). Такие ряды растений-индикаторов с относительными оценками засоления почв более постоянны и могут быть шире экстраполированы в различные природные районы. Эти ряды для удобства практического использования объединяются в несколько ступеней солончаковатости (Раменский, 1938, 1956; табл. 4).

Растительные индикаторы относительных ступеней засоления почв на Юго-Востоке Европейской части СССР (по Раменскому 1938, 1956)

Ступени	Степень засоления	Индикаторы
17-19	слабосолончаковатые	<i>Artemisia herba alba, Eurotia ceratoides, Linosyris tatarica, Salsola arbuscula</i>
20-21	среднесолончаковатые	<i>Anabasis salsa, Artemisia pauciflora, Juncus Gerardii, Salsola rigida, Silaus besseri.</i>
22-23	сильносолончаковатые	<i>Artemisia maritima, Atriplex verrucifera, Frankenia hirsuta, Salsola soda, Saussurea salsa.</i>
24-28	резкосолончаковатые	<i>Atriplex pedunculata, Glauх maritima, Halocnemum strobilaceum, Halostachys caspica, S. licornia herbacea.</i>

При необходимости эти относительные ступени солончаковатости могут быть всегда привязаны к определенным величинам засоления почв. Так, например, на лугах р. Иловли приводятся следующие химические характеристики ступеней солончаковатости (Раменский, 1938; табл. 5).

Таблица 5

Количественная характеристика относительных ступеней засоления на пойме р. Иловли (по Раменскому, 1938)

Ионы (в %)	ступени засоления			
	14-15	18	22	24-25
Cl'	0,14	0,3	0,5	2,0
SO ₄ ''	0,02	0,6	4,0	9,0

При индикаторной оценке растительности в пределах ограниченного географического района выделяются индикаторы ступеней засоления по достаточно детальным градациям содержания легкорастворимых солей в почве (Федоров, 1930; табл. 6).

**Растительные индикаторы засоленности метрового слоя почвы
в Голодной степи (по Федорову, 1939)**

Засоление в метровом слое в ‰			Состав растений-индикаторов
Плотный остаток	Cl ⁻	SO ²⁻	
0,4—0,8	0,01—0,04	0,15—0,30	<i>Cynodon dactylon</i> , <i>Trifolium fragiferum</i> , <i>Melilotus albus</i> , <i>Xanthium strumarium</i> <i>Erianthus ravennae</i>
0,8—1,2	0,04—0,1	0,3—0,45	<i>Karelinia caspica</i> , <i>Atriplex tatarica</i> , <i>A. hastata</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>L. latifolium</i> , <i>Agropyrum prostratum</i>
1,2—1,6	0,1—0,2	0,45—0,6	<i>Limonium otolepis</i> , <i>Echinopsilon hysopifolium</i> , <i>Psylliostachys spicata</i> , <i>Artemisia maritima</i> , <i>Puccinellia convoluta</i> , <i>Aster tripolium</i>
1,6—2,0	0,2—0,3	0,6—0,8	<i>Petrosimonia brachiata</i> , <i>Suaeda heterophylla</i> , <i>S. arucata</i>
2,0—2,5	0,3—0,4	0,8—1,0	<i>Salsola crassa</i> , <i>S. lanata</i> , <i>Aeluropus litoralis</i> , <i>Cressa cretica</i> , <i>Salicornia herbacea</i>

При оценке засоления почв по растительности необходимо иметь в виду, что каждое растение связано лишь с засолением корнеобитаемого горизонта и в особенности горизонта наиболее активной части корневой системы. Оценки солеустойчивости, которые даются только по засолению поверхностного горизонта почвы (Шукевич, 1939, Крупенников, 1944, Румянцева, 1954 и др.), преувеличивает истинную солеустойчивость растений. Это связано с тем, что засоление поверхности солончаковых почв с выпотным водным режимом обычно во много раз превышает концентрацию солей в корнеобитаемом горизонте. В связи с этим в качестве индикаторов почвенного засоления могут быть использованы преимущественно поверхностнокорневые растения с максимальной глубиной основной массы корней до 0,8—1 м (рис. 18).

Оценка индикаторов по засолению верхней метровой толщи почво-грунтов (Федоров, 1930, Вышивкин, 1955) также искажает величину истинной солеустойчивости растений. Еще Г. Тумин (1910) указывал, что ввиду неодинаковой чувствительности растения к солям разных горизонтов почвенного профиля «необходимо отказаться от метода анализа средней пробы».

Растительность указывает и на состав ионов почвенного засоления (Келлер, 1940, Шахов, 1956). По наблюдениям Б. А. Келлера (1940), С. В. Викторова, Е. А. Востоковой

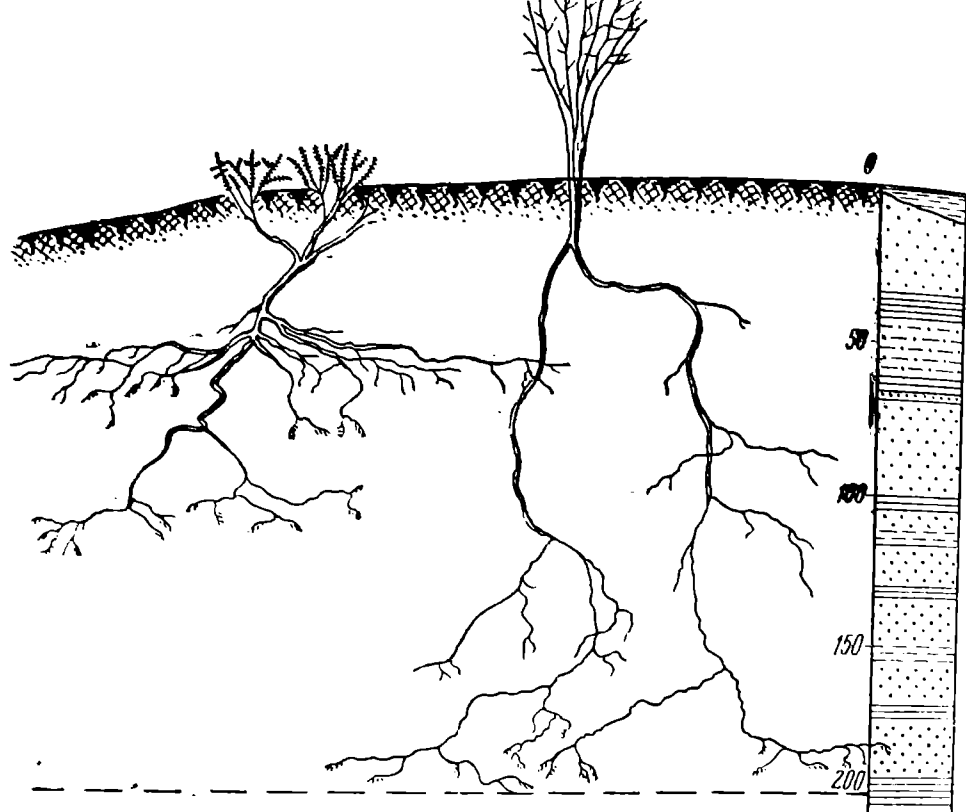


Рис. 18. Псевдогалофитизм глубоkokорневых растений:

корневые системы *Halocnemum strobilaceum* (слева) — приурочены к верхним сильнозасоленным горизонтам 50—100 см (плотный остаток 3,79%), а *Lycium turcomanicum* (справа) — к нижним, менее засоленным горизонтам 150—200 см (плотный остаток 1,4%) и слабоминерализованным грунтовым водам (сухой остаток 4,25 г/л)

(1956), Д. Д. Вышивкина (1959) и данным по Западной Туркмении индикаторами хлоридного засоления почв ($\frac{Cl}{SO_4} \geq 2$) являются *Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia herbacea*, *Tamarix ramosissima*, *Atriplex pedunculata*. В качестве показателей сульфатно-хлоридного засоления ($\frac{Cl}{SO_4} = 1 - 2$) приводят *Kalidium caspicum*, *Tamarix passerinoides*, *T. hispida*, *Salsola gemmascens*. Наибольшее количество галофитов приурочено к хлоридно-сульфатным солончакам ($\frac{Cl}{SO_4} = 0,2 - 1$): *Aeluropus litoralis*, *Nitraria Schoberi*, *Halostachys caspica*, *Haloxylon aphyllum*, *Juncus gerardii*, *Petrosimonia crassifolia*, *Salsola rigida*. Ряд галофитов распространен на почвах сульфатного засоления ($\frac{Cl}{SO_4} < 0,2$): *Anabasis brachiata*, *A. aphylla*, *Nanophyton erinaceum*, *Zygophyllum eurypterum*.

Растительность отражает состав катионов в поглощающем комплексе почвы. При преобладании Na над Ca ($\frac{Na}{Ca} > 3$) господствуют «солонцеустойчивые растения», так называемые галоидофиты (Поплавская, 1948). Индикаторами солонцовых почв служат ксерогалофиты: *Artemisia pauciflora*, *A. nitrosa*, *Camphorosma monspeliacum*, а солонцеватых почв — ксеромезофиты: *Pyrethrum achilleifolium*, *Galatella rossica*, *Lychnis sibirica*.

Растительность служит индикатором суммарного состава активных солей, сочетания анионов и катионов (Тагунова, 1960). В Прикаспии индикатором сочетания ионов Na — CO₃ — Ca — CO₄ установлены ассоциации *Artemisia terrae albae* — *Kochia prostrata* — *Agropyrum sibiricum*; на сочетания SO₄ — Na — Cl — Ca указывают солончаковые луга с *Phragmites communis*; на сочетания Cl — Na — SO₄ — ассоциации *Halocnemum strobilaceum* и др. Комплексам асс. *Artemisia terrae albae* — *Agropyrum sibiricum*, асс. *Anabasis salsa* соответствуют комплексы сочетаний ионов SO₄ — Na — Ca, Na — Cl — SO₄.

Влияют на растительность скопления в почве кристаллических солей (гипс, карбонаты). Соли гипса химически нейтральны, но накопление гипса в почве ухудшает водный режим, уменьшает количество влаги за счет гидратации, затрудняет проникновение корней в почву, обостряет термические колебания. Индикаторами загипсованности почв служат гипсофиты (Linstow, 1929); *Gypsophyla struthium*, *Sedum gypsicolum*, *Erythraea gypsicola* и др. Для Средней Азии гипсофиты изучены Е. П. Коровиным (1934): *Zygophyllum eurypterum*, *Gaillonia bruguieri*, *Cephalorrhizum oopodum*, *Anabasis gypsicola*.

Увлажнение почвы

Индикаторами избыточно увлажненных почв, влажность которых в течение вегетационного сезона преимущественно держится от наименьшей до полной влагоемкости, являются гигрофиты (*Caltha palustris*, *Typha angustifolia*, *Salvia nutans*, *Stachys palustris* и др.). Индикаторами умеренного увлажнения, от влажности разрыва капиллярной каймы до наименьшей влагоемкости, — мезофиты (*Geranium pratense*, *Heraclium sibiricum*, *Leontodon autumnalis* и др.).

Индикаторами сухих почв служат ксерофиты. Большую часть вегетационного периода они обеспечены лишь труднодоступной влагой и переживают периоды, когда доступных форм влаги в почве почти нет. Многие ксерофиты не выносят повышенного увлажнения и испытывают угнетение при

наличии в почве свободной воды. В этом отношении они могут быть названы отрицательными гидроиндикаторами (*Artemisia herba alba*, *Calligonum arborescens*, *Aristida karelinii* и др.)

Наконец, некоторые растения относительно индифферентны к влажности почв. К ним относится глубококорневые фреатофиты — *Alhagi pseudoalhagi*, *Lasiagrostis splendens*, *Aeluropus litoralis*, образующие ассоциации как на сухих, так и на умеренно влажных почвах. Значительную группу индифферентных к увлажнению растений образуют галофиты: *Chenopodium album*, *Atriplex verrucifera*, *Cardaria draba*, *Petrosimonia crassifolia*. Мало показательны такие пластичные и фитоценоотически активные виды как *Agropyrum repens*, *Festuca sulcata*, а также пастбищные виды *Polygonum aviculare* и т. п.

Растения-индикаторы широко используются при характеристике увлажнения лесных почв. Различным типам леса соответствует определенный запас влаги в почве (Молчанов, 1953).

Обобщенные списки растений-индикаторов относительных ступеней увлажнения почв составлены для различных географических областей (Воробьев, 1953, для южной части лесной зоны СССР; Сибирякова и Вернандер, 1957, для Центра Европейской части СССР и др.). Каждая из относительных ступеней увлажнения в пределах конкретной территории может получить определенное количественное выражение в процентах влажности или запасах воды в миллиметрах. Списки индикаторов относительных классов увлажнения лесных почв приводятся Д. В. Воробьевым (1953).

Индикаторы сухих почв: *Sedum acre*, *Dianthus arenarius*, *Aster amellus*, *Koeleria glauca*, *Salvia nemorosa* и некоторые другие лесные ксерофиты.

Индикаторы свежих (а также и сухих) почв: *Phlomis tuberosa*, *Thymus vulgaris*, *Geranium sanguineum*, *Inula salicina* и другие ксеромезофиты.

Индикаторы влажных почв включают большинство мезофитов и имеют широкую экологическую амплитуду, встречаясь как на свежих, так и сырых почвах: *Milium effusum*, *Centaurea jacea*, *Lathyrus vernus*, *Galium verum*, *Majanthemum bifolium* и многие другие виды.

Индикаторами сырых (и влажных) почв являются мезогигрофиты: *Equisetum silvaticum*, *Lycopodium annotinum*, *Molinia coerulea*, *Geum rivale*, *Oxalis acetosella* и другие виды.

Индикаторами сырых (и мокрых) почв служат гигрофиты: *Eriophorum vaginatum*, *Polygonum hydropiper*, *Ranunculus*

repens, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum* и другие растения заболоченных и переувлажненных лесов.

Индикаторы мокрых почв: *Equisetum heleocharis*, *Eriophorum angustifolium*, *Scheuchzeria palustris*, *Oenanthe aquatica*, *Roripa amphibia*, *Acorus calamus* и некоторые гидрофиты.

Детально разработаны растительные индикаторы относительных ступеней увлажнения почв лугов, а также других пастбищных и сенокосных угодий Юго-Востока и Центра Европейской части СССР (Раменский, 1938, 1956; табл. 7).

Таблица 7

Растительные индикаторы относительных ступеней увлажнения почв
Центра и Юго-Востока Европейской части СССР
(по Раменскому, 1938, 1956)

Увлажнение	Ступени	Индикаторы
Ничтожное	1—17	<i>Artemisia herba alba</i> , <i>Anabasis salsa</i> , <i>Salso-la arbuscula</i> , <i>Ceratocarpus turkestanicus</i> .
Крайне недоста- точное	18—30	<i>Artemisia maritima</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Agropyrum desertorum</i> , <i>Stipa sareptana</i> , <i>Aneu- rolepidium ramosum</i> .
Недостаточное	31—39	<i>Artemisia austriaca</i> , <i>Carex</i> , <i>uralensis</i> , <i>Koele- ria gracilis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Pyrethrum mille- foliatum</i> .
Умеренно недо- статочное	40—46	<i>Artemisia monogyna</i> , <i>Koeleria glauca</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Thymus marschallianus</i> , <i>Jurinea arach- noidea</i> , <i>Achillea gerberi</i> .
Нейтральное	47—52	<i>Phleum phleoides</i> , <i>Filipendula hexapetala</i> , <i>Libanotis montana</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Phlomis tuberosa</i> .
Умеренновлаж- ное	53—63	<i>Carex humilis</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Brachypo- dium pinnatum</i> , <i>Artemisia absinthium</i> , <i>Centa- rea phrigia</i> .
Средневлажное	64—76	<i>Carex digitata</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Fes- tuca silvatica</i> , <i>Aneurolepidium paboanum</i> , <i>Ca- lamagrostis arundinacea</i> .
Умеренно избы- точное	77—88	<i>Carex melanostachya</i> , <i>Beckmannia erucifor- mis</i> , <i>Cnidium dubium</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Geranium palustre</i> , <i>Aster tripolium</i> .
Избыточное	89—93	<i>Carex nigra</i> , <i>Equisetum palustre</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Digraphis arundinacea</i> .
Сильно избыточ- ное	94—103	<i>Carex inflata</i> , <i>Scheuchzeria palustris</i> , <i>Heleo- charis eupalustris</i> , <i>Scolochloa festucacea</i> .
Обводненное	104—109	<i>Salvia nutans</i> , <i>Dlyceria aquatica</i> , <i>Caltha pa- lustris</i> , <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Schoenoplectus la- custris</i> .
Водное		<i>Nymphaea candida</i> , <i>Potamogeton perfoliatus</i> .

В пустынях физико-географическое воздействие увеличивается и вместе с тем корневые системы растений достигают большей глубины. Поэтому при оценке увлажнения местообитаний определяется влажность более мощного слоя почв и грунтов (Благовещенский, 1942; табл. 8).

Таблица 8

**Влажность почвогрунтов некоторых пустынных фитоценозов
(по Благовещенскому, 1942)**

Увлажнение почвогрунтов	Количество воды в июле сверх мертвого запаса для толщи 5 м в мм	Господствующая растительность
Сильновлажные	50	<i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>Tamarix</i> sp.
Средневлажные	50—25	<i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. persicum</i> .
Слабовлажные	25—10	<i>Haloxylon persicum</i> .
Почти сухие	10—5	<i>Salsola richteri</i> , <i>S. arbuscula</i> .
Сухие	5	Эфемеры

Путем сопоставления влажности почвогрунтов в пределах распространения корневых систем дается относительная оценка засухоустойчивости отдельных видов (Леонтьев, 1952).

Механический состав почвы

Механический состав почвы влияет на экологические условия, главным образом косвенно, определяя в значительной степени условия увлажнения, активного богатства, аэрации и формирование химического состава почвы.

Тяжелые глинистые почвы обладают высокой водоудерживающей способностью, значительной капиллярностью и низкой водопроницаемостью. В гумидных странах они создают условия для избыточного увлажнения, а в аридных — недостаточного. В первом случае они стимулируют заболачивание, а во втором — засоление. Индикаторами тяжелых почв являются аргиллофиты, приспособленные к химическим и физическим условиям жизни на тяжелых почвах. В южных пустынях к ним относятся так называемые «такырные солянки»: *Halimocnemis karelinii*, *Salsola sclerantha*, *S. incanescens*, растения засоленных глинистых почв: *Anabasis salsa*, *A. truncata*, *Salsola gemmascens*, *Zygophyllum portulacoides*, а в таежной зоне — значительное число болотных видов (*Eriophorum vaginatum*, *Carex limosa* и др.)

Песчаные грунты отличаются низкой водоудерживающей способностью и значительной водопроницаемостью. В связи с низкой капиллярностью, слабой поглощающей спо-

собностью и хорошей скважностью песчаные почвы обычно бедны органическими веществами и легкорастворимыми солями. Растения, приуроченные к ним, имеют ряд приспособлений к подвижности субстрата, выдуванию корневых систем, засыпанию песком.

Индикаторами песчаных почв являются псаммофиты. К ним относятся в первую очередь растения подвижных песков в пустынях: *Aristida karelinii*, *Ammodendron conollyi*, *Smirnowia turkestanica*, *Agropyrum cristatum*, *Elymus giganteus*, *Astragalus ammodendron*, *Artemisia arenaria*. Факультативными псаммофитами являются пойменные растения прирусловых валов, на которых происходит интенсивное переотложение песчаного аллювия: *Bromus inermis*, *Beckmannia eruciformis*, *Xanthium strumarium*. На легких (обычно песчаных) почвах умеренной зоны произрастает значительное количество растений с ксероморфными признаками: *Koeleria glauca*, *Phleum phleoides*, *Festuca arenaria*, *Dianthus arenarius*, *Silene pauciflora*, *Potentilla arenaria*, *Hieracium echinoides*, *Viola rupestris*, *Veronica spicata*.

Каменистые почвы содержат обломков крупнее 3—10 см свыше 10—20%. Каменистость увеличивает порозность почвы и резко сокращает водоудерживающую способность, уменьшает величину поверхностного стока, увеличивает поглощение воды и снижает испарение почвенной влаги. Каменистым почвам свойственны высокая теплопроводность, низкая теплоемкость и резкие колебания температуры. Верхние горизонты отличаются дренированностью и сухостью. В глубоких горизонтах влага сохраняется и пополняется конденсацией.

Индикаторами каменистых почв служат литофиты. Одни литофиты образуют подушкообразные формы, приспособленные, помимо каменистости, к прохладному климату гор: *Androsace villosa*, *Acantholimon marmoreum*, *Acanthophyllum glandulosum*, *Sibbaldia tetrandra*; другие, связанные с подвижностью склонов и осыпей, имеют корневища и дернины, стелющиеся побеги: *Alopecurus glacialis*, *Draba repens*, *Jurinea depressa*; некоторые кустарники и деревья приурочены к более благоприятному водному режиму каменистых почв и грунтов: *Atraphaxis spinosa*, *Juniperus turcomanica*, *Pistacia vera*. Многие растения являются переменными индикаторами каменистых почв: *Ephedra intermedia*, *Zygophyllum atriplicoides* и т. п.

Индикатором почв среднего механического состава (суглинистых) служит зональная растительность.

В различных географических зонах механический состав почв отражается в распределении растительности по-разному. В Малоземельской тундре индикаторами песчаных почв слу-

жат лишайниковый, кустарниково-лишайниковый, песчано-дернистый, ерниковый типы тундр (Самбук, 1931). На суглинках распространены кочковатый, моховопятнистый, мохово-лишайниковый, дерновинный и луговинный типы. К глинистым грунтам приурочены торфяные типы: бугристый и осоковый.

В Полесье, на чистых песках произрастают высокопродуктивные сосняки с напочвенным покровом из кладонии, овсяницы, брусники (Погребняк, 1927). На средних и тяжелых супесях, а также на песках, подстилаемых на глубине 2 м тяжелыми грунтами, распространены смешанные сосново-дубовые насаждения с покровом из орляка, костяники и т. п. На суглинках и глинах, подстилаемых на глубине до 1 м суглинками, коренными являются сложные древостои из широколиственных пород дуба, клена, ясеня, бересклета, лещины с травяным ярусом из сныти, звездчатки и т. п. В средней тайге к пескам приурочены сосняки лишайниковые и брусничные III класса бонитета, к супесям — сосняки брусничные и зеленомошные II класса бонитета со вторым ярусом из ели, к суглинкам и глинам — ельники зеленомошные и долгомошные II класса бонитета (на востоке с пихтой).

В песчаной пустыне растительность не только отражает механический состав почв, но и является фактором его формирования, так как пески в процессе зарастания обогащаются пылеватыми частицами (Дубянский, 1928; Адилов, 1957, и др.). В барханных песках с разреженными группами псаммофитов: *Aristida karelinii*, *Ammodendron conollyi* — количество пылеватых частиц ($< 0,05$ мм) незначительно (до 0,5%). Слабозакрепленные и задернованные до 20—25% пески с псаммофитными деревцами и кустарниками — *Ammodendron conollyi*, *Haloxylon persicum*, *Calligonum molle*, *C. caput medusae* и полукустарниками — *Astragalus ammodendron*, *Convolvulus erinaceus*, *Artemisia santolina* обогащены мелкоземом до 9%. Полузакрепленные пески, задернованные *Carex physodes* до 70—80%, содержат пылеватых частиц свыше 15%. В травяно-полукустарничковой группировке *Artemisia herba alba*—*Poa bulbosa* частиц $< 0,01$ мм около 40—50%, а частиц $< 0,001$ мм — около 5—7%. На слабозасоленных глинистых песках распространены полынно-солянковые группировки *Artemisia herba alba*—*Salsola arbuscula* с редкими кустами *Haloxylon aphyllum*.

химические и физические свойства отдельных горизонтов почвы (рис. 19).

В гумидных районах распространена совмещенность поверхностнокорневых олиготрофных трав и кустарничков с глубококорневыми мезотрофными кустарниками и деревьями. Повышенный бонитет последних не соответствует олиготрофному составу напочвенного покрова. Эта совмещенность свидетельствует о сильной выщелоченности верхних горизонтов почвы (А) и обогащенности питательными веществами подпочвы (В и ВС). Таковы ассоциации зеленомошных и долгомошных сосняков и ельников с богатым подлеском. Они встречаются на сильноподзолистых почвах, развитых на мергелистых материнских породах.

В аридных районах широко распространена совмещенность поверхностнокорневых гликофитов: *Poa bulbosa*, *Eretopyrum orientale*, *Carex pachystylis* и более глубококорневых галофитов: *Salsola arbuscula*, *S. rigida*, *Reaumuria fruticosa*. Она свидетельствует о выщелоченности верхнего горизонта А и накоплении солей в нижнем иллювиальном горизонте В. Встречается также обратная совмещенность поверхностнокорневых ксерофитов (*Artemisia herba alba*, *A. salina*) и глубококорневых гемиксерофитов (*Lasiogrostis splendens*, *Alhagi persarum*). Такая ассоциация указывает на засоление поверхностных и опреснение глубоких горизонтов почвы за счет фильтрации близких слабоминерализованных грунтовых вод.

Специфические экологические условия местообитания создают плотные прослойки в почве: clayпны и hardпны (Закржевский, 1935; Лутц, 1955). В гумидных условиях они обуславливают избыточное увлажнение почв, а в аридных

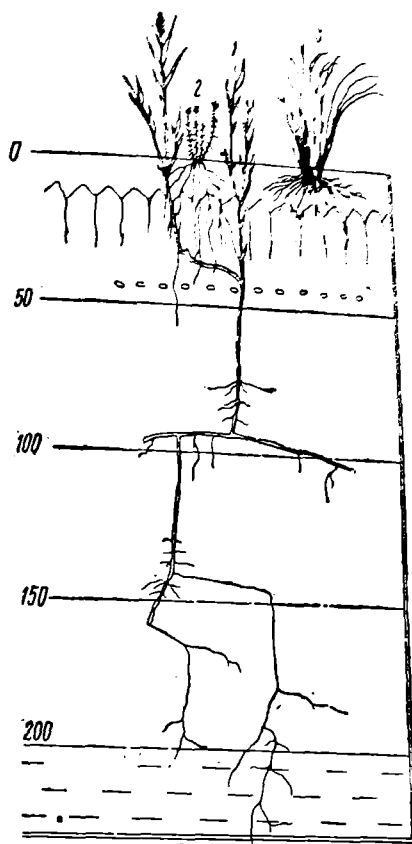


Рис. 19. Ярусная подземная экологическая совмещенность индикаторов на супесчаных солонцевых черноземах юга Западной Сибири:

1 — *Phragmites communis*, 2 — *Galatella trinifolia*, 3 — *Stipa capillata*

делают недоступными более увлажненные глубокие горизонты грунтов и иссушают почву.

В лесной зоне индикаторами почв с цементированными иллювиальными горизонтами-ортштейнами являются инверсии в распределении болот и сырых типов леса по элементам рельефа. На положительных формах рельефа и достаточно крутых склонах при наличии ортштейнов наблюдается аномальное распространение болот (так называемых висячих болот) и низкобонитетных лесов типов *Ledosa*, *Sphagnosa*, *Hylocomiosa*, в то время как в понижениях с нормальными почвами луга и леса серии *Herbosa*, *Vacciniosa*. На хардпэнах преобладают деревья с поверхностными корневыми системами (ель, лиственница), причем их бонитет часто ниже, чем соответствующая оценка напочвенного покрова.

В пустынях на гипсовых хардпэнах распространены бурые почвы, отличающиеся особой сухостью. На них отсутствуют глубоководные растения и встречаются лишь редкие поверхностнокорневые ксерогалофиты пониженной жизнеспособности. Многие из них являются в то же время гипсофитами.

Мощность почвы связана с генезисом и структурой растительности. На глубоких почвах развиты сформированные фитоценозы с большой видовой насыщенностью и густотой растительности. Встречаются нормально развитые глубоководные растения. На мелких почвах преобладают несформированные группировки начальных стадий сукцессий. Глубоководные растения отсутствуют или угнетены. Таковы солончаковатые бурые почвы с солянками и полынями, почвы на глинах коры выветривания, дерновые лишайниковые почвы на гранитах и т. п.

Температура почвы

Холодные почвы характеризуются низкой температурой, небольшой глубиной распространения биологически эффективных температур и коротким вегетационным периодом. Низкие температуры обуславливают слабую интенсивность нитрификации, кислую реакцию, избыточное увлажнение и одновременно физиологическую сухость этих почв. К таким почвам приурочены психрофиты. К ним относятся стелящиеся деревья и кустарники: *Pinus pumila*, *Salix polaris*, низкие склерофильные кустарники: *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Arctostaphylos, uva — ursi*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*, густорозеточные и дерновинные травы: *Festuca supina*, *Saxifraga caespitosa*, *Silene acaulus*, *Antennaria dioica*, *Diapensia lapponica*.

Индикаторами холодных, но физических сухих почв являются криофиты. Для них также характерны ксероморфность,

низкорослость, подушкообразные формы роста: виды *Acantholimon*, *Sibbaldia*, *Oxytropis* и др. Локальными индикаторами холодных почв являются ассоциации бореальных видов— *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus* и т. п., развитые среди неморальной растительности широколиственных лесов.

Детально изучены температурные условия лесных почв (Орлов, 1953; Уткин, 1958, и др.) в северной тайге Центральной Якутии. Наиболее теплые почвы под ельниками и лиственничниками I—II классов бонитета со слабо развитым моховым покровом. Температура этих почв на глубине 10 см к концу лета достигает +11—14°C, а физиологически активные температуры (до +5—7°C) проникают на глубину 30—80 см. Умереннотеплые почвы с температурой около +8°C наблюдаются в насаждениях III—IV классов бонитета с развитым моховым покровом. Умереннохолодные почвы с температурой +3—7°C заняты разреженными сфагновыми и зеленомошными лиственничниками. На холодных почвах с еще более низкими температурами древостой отсутствуют. Более детальные характеристики летних температур почв могут быть даны по отдельным растительным группировкам (табл. 9)

Таблица 9

Температура почв в различных типах лиственничников
Центральной Якутии (по Уткину, 1958)

Типы лиственничников	Температура почвы в конце августа—начале сентября
мшистый	+3+2
багульниковый	+4+2
брусничный	+6+2
лиминасово-брусничный	+6+3
ольхово-брусничный	+7+3
травяно-брусничный	+7+4
арктоусово-брусничный	+8+4

Если на севере растительность используется как индикатор прогревания почвы, то в условиях умеренного климата — как показатель промерзания (Сахаров, 1938). Наибольшая глубина промерзания на безлесных участках; в хвойных лесах она меньше, чем в широколиственных; промежуточная в смешанных и мелколиственных (Молчанов, 1953).

ИНДИКАТОРНАЯ ЗАМЕЩАЕМОСТЬ

Растительность — наиболее динамичный элемент ландшафта и развивается не только под влиянием условий местопроизрастания, но также и по собственным фитоценоотическим

ЗАМЕЩАЕМОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Замещаемость растительности заключается в распространении различных растительных группировок на близких или одинаковых почвах. Наблюдается генетическая, экологическая, культурная и географическая замещаемость растительности.

Генетическая замещаемость связана с тем, что стадии изменений растительности не совпадают со сменами условий местообитания. В одних случаях растительность развивается быстрее, и изменение почв не поспевает за сменами растительности. Заселение выщелоченных черноземов, занятых лугово-степной растительностью (*Dactylis glomerata*, *Stipa rubens*, *Lathyrus tuberosus*), мелколиственными древесными породами (береза, осина) с частичной сменой травяного яруса, приводит к деградации черноземов и их осолодению не сразу, а через 10—50 лет. В других случаях смены растительности, наоборот, запаздывают по сравнению с изменениями почвенных условий. Как показали наблюдения В. Д. Лопатина (1947), смены растительности сфагнового болота начинаются лишь тогда, когда условия питания уже перешли из одного типа в другой полностью. В результате этого появление на болоте олиготрофных видов: *Sphagnum fuscum*, *Sph. rubellum*, *Sph. medium*—даже в незначительном количестве среди мезотрофной растительности свидетельствует о том, что мезотрофные эдафические условия уже сменились на олиготрофные.

Синэкологическая замещаемость растительности наблюдается в тех случаях, когда аналогичные почвы заняты экологически равноценными видами. Таковы замещающиеся фитоценозы *Eriophorum gracile* и *Carex limosa* на умереннобедных сырых торфянисто-глеевых болотных почвах. Замещаются и экологически равноценные фитоценозы *Agropyrum repens* и *Glycyrrhiza glabra* на выщелоченных супесчаных луговокаштановых почвах полупустынных западин. Однако экологическая равноценность растений относительна: будучи равноценными по отношению к одним почвам, они имеют различное распространение на других почвах. Так, в приведенном выше примере солодка имеет более узкий экологический ареал, чем пырей. Она не замещает пырей на более сухих или сырых тяжелых почвах.

Другой причиной экологической замещаемости растительности является относительная индифферентность некоторых растений к тем или иным почвенным факторам. Таковы глубокорневые растения: *Haloxylon aphyllum*, *Alhagi persarum* и т. п. На такыровидных солонцеватых сероземах распространены полукустарничковые ассоциации *Salsola arbuscula*, *S. rigida*, *Reaumuria fruticosa*, *Artemisia herba alba* с кустарником *Ephedra strobilacea* и аналогичные полынно-солянковые ассоциации с *Haloxylon aphyllum*. Эти кустарники, корни которых идут глубже почвенных горизонтов, связаны с механическим составом и увлажнением грунтов, но сравнительно безразличны к почвам.

Замещаемость растительности возникает также и под влиянием культурных факторов. Она выражается в том, что на сходных или одинаковых почвах наблюдаются растительные группировки, представляющие различные стадии нарушения или восстановления естественной растительности. Конечно, всякой смене растительности должны соответствовать какие-либо изменения почв, но часто наблюдается так, что меняются растительные группировки, даже типы растительности, а изменения почвы не выходят за пределы одной разности. Такие смены происходят при сбое, распашке, вырубке, пожаре. На плоских участках степи с обыкновенными среднегумусными черноземами высокие плотнокустовые злаки (*Stipa stenophylla*, *S. rubens*) при сбое замещаются низкими мелкодерновинными (*Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*), а затем полукустарничками и бурьянами (*Artemisia austriaca*, *Erysimum versicolor*). Выщелаченные черноземы с богаторазнотравно-ковыльной растительностью после распашки зарастают бурьянами — виды *Sonchus*, *Echinops*, *Lactuca*, *Artemisia sieversiana* и т. п., затем корневищными злаками — *Agropyrum repens*, *Bromus inermis*.

На среднеподзолистых почвах ельники-кисличники после вырубки могут замещаться зеленомошно-травяными березняками.

Большой интерес для распространения индикационных схем представляет географическая замещаемость растительности. Этот вид замещаемости определяется флористическими различиями отдельных географических стран и провинций. В Причерноморских степях к каштановым почвам приурочены группировки из *Stipa ucrainica*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum pectiniforme*, *Artemisia taurica*, *Kochia prostrata*, *Jurinea multiflora*, *Pyrethrum millefoliatum*. В Прикаспии и Западном Казахстане аналогичные почвы заняты группировками *Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *Agropyrum desertorum*, *Artemisia lercheana*, *A. semiarida*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Kochia prostrata*. В Восточном Казах-

стане распространены те же злаки, но доминирует иной вид полыни — *Artemisia sublessingiana*, разнотравье малочисленно. В низкогорьях Чу-Илийских гор на этих почвах преобладают *Artemisia transiliensis*, *Stipa sareptana*, *S. Kirghisorum*. На аналогичных почвах Нарынской котловины распространены *Artemisia tianschanica*, *Stipa caucasica*, *S. orientalis*, а в других межгорных долинах Тянь-Шаня — *Artemisia serotina*, *Stipa glareosa*. В Тувинских сухих степях на каштановых почвах в составе злаков преобладают монгольские элементы: *Stipa decipiens*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa glareosa*. Еще восточнее, в Забайкальских степях к каштановым почвам приурочены *Stipa decipiens*, *Cleistogenes squarrosa*, *Aneurolepidium pseudoagropyrum*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*.

Несмотря на то, что флористический состав индикаторов меняется, основные жизненные формы сохраняются постоянными — это дерновинные ксерофильные злаки (ковыли, змеевка), ксеромезофильные корневищные злаки (житняк, вострец), ксерогалофильные полукустарнички (полыни) и устойчивое ксеромезофильное разнотравье.

Компенсация почв

В результате компенсации почвенных факторов одни и те же растительные группировки или отдельные виды произрастают на различных почвах. Выделяются следующие группы компенсации: почвенно-климатическая, литолого-химическая, литолого-гидрологическая, гидролого-химическая, почвенно-биоценотическая, а также антропогенная, возрастная и стадийная.

Почвенно-климатическая компенсация связана с изменением экологических свойств почвы в различных климатических условиях. Понижение богатства почв компенсируется улучшением климатических условий. Лесные ассоциации группы *Oxalidosae* в северной тайге распространены на суглинистых подзолистых почвах, развитых на карбонатных породах. В южной части лесной зоны почвы этой группы типов леса могут замещаться более бедными супесчаными и песчаными подзолами.

Нейтральные или карбонатные почвы во влажном морском климате компенсируются более кислыми и выщелоченными почвами в континентальном климате. *Fagus sylvatica*, безразличный к почвам в Центральной Европе, в более влажном климате Англии ограничен карбонатными почвами. Многие травянистые растения — *Asperula odorata*, *Agrostis alba*, *Deschampsia caespitosa* — встречаются в Восточной Европе на почвах более кислых, чем в Центральной. Солонцеватость

почвы в умеренновлажном климате компенсируется незасоленными или слабозасоленными в засушливом. Индикаторами солонцов в северной степи служат *Linosyris villosa*, *Aneurolepidium ramosum*, а южнее, в сухой степи, они типичны для темно-каштановых незасоленных почв. Такое изменение приуроченности ксерофитов наблюдается у *Kochia prostrata*, *Psathyrostachys juncea*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Artemisia austriaca*. *Stipa szowitsiana* в южных пустынях встречаются на незасоленных почвах склонов гор и предгорий, а в северных пустынях принимается как индикатор среднего сульфатно-кальциевого засоления (Вышивкин, 1959). У некоторых гидрогалофитов, наоборот, с продвижением в более холодный и влажный климат солеустойчивость понижается (*Tamarix ramosissima*, *Salicornia herbacea*).

Избыточное увлажнение почв компенсирует недостаточную влажность климата. В лесной зоне *Carex appropinquata* (по Раменскому и др., 1956) встречается при относительном увлажнении 76—97, *Alopecurus geniculatus* — при 88—90, а в степной зоне эти растения распространены при более значительном увлажнении, соответственно 99—102 и 89—96.

Экологическая эффективность почв одного и того же механического состава изменяется в зависимости от климата. В одну экологическую группу богатства почвы входят местобитания на водораздельных суглинках в южной тайге и на песчаных понижениях в лесостепи. Виды, произрастающие в лесной зоне на различных почвах, в степной зоне приурочены к почвам легкого механического состава, менее засоленным и имеющим больший запас доступной влаги.

Легкие почвы холодного климата компенсируются более тяжелыми в сравнительно теплом. Так, *Larix sibirica*, предпочитающая в Сибири наиболее теплые известковые и песчаные почвы, распространена в Европейской части СССР на почвах разного механического состава.

Литолого-химическая компенсация основана на том, что в почвах разного механического состава изменяется экологическое значение гумусности, кислотности, засоления. Легкий механический состав и невысокая гумусность почв компенсируются более тяжелыми почвами с повышенной гумусностью. При одном и том же запасе питательных веществ легкие почвы богаче тяжелых. Широко распространена компенсация легких более засоленных почв тяжелыми менее засоленными.

В результате одни и те же растения на легких почвах произрастают при большем засолении, чем на тяжелых. *Salsola richteri* на суглинках и глинистых супесях встречается при содержании легкорастворимых солей до 0,8—1%, а на грубозернистых песках выносит засоление до 1,7—2%. При

**Сравнительная экологическая эффективность засоления на
тяжелых и легких почвах (по Раменскому, 1938)**

Ступени экологической шкалы засоленности	Содержание ионов $\frac{Cl}{SO_4}$ в ‰	
	тяжелые почвы	легкие почвы
17	0,008	0,021
	<u>0,006</u>	<u>0,027</u>
19	0,03	0,060
	<u>0,03</u>	<u>0,28</u>
21	0,381	0,114
	<u>0,290</u>	<u>0,497</u>
23	0,190	0,280
	<u>0,900</u>	<u>0,915</u>

этом экологические различия грунтов разного механического состава более велики при начальных стадиях засоления (до 2—3‰) и затухают при значительной концентрации солей.

Литолого-гидрологическая компенсация почвенных факторов выражается в том, что растения на тяжелых грунтах произрастают при более высокой абсолютной влажности, чем на легких. Это связано с тем, что тяжелые грунты при равной влажности содержат относительно небольшое количество доступной влаги по сравнению с легкими.

Таблица 11

**Сравнительная экологическая эффективность влажности
почв разного механического состава (по Роде, 1952)**

Механический состав	Влажность завядания в ‰	Наименьшая влагоемкость в ‰
пески	0,2—0,3	3—6
супеси	0,3—3,0	6—12
суглинки	3,0—12,0	12—21
глины	12,0—15,0	21—23

В фитоценозах лугово-солончакового растения *Aeluropus terens* в Западной Туркмении была измерена влажность почвы при одинаково высокой жизненности и обилии. На пылевато-песчаных почвах наблюдалась влажность корнеобитаемых горизонтов 2—5‰, на суглинистых — 7—12‰, а на глинистых — 18—24‰. В поймах и лиманах тяжелые почвы, зали-

ваемые на короткий срок, компенсируются легкими, длительно увлажняемыми. В результате в Волго-Ахтубинской пойме супесчаные почвы средних уровней и более тяжелые почвы высоких уровней поймы по влажности оказываются экологически равноценными.

Гидролого-химическая компенсация связана с тем, что с уменьшением влажности почвы увеличивается концентрация химических веществ в почвенном растворе. Многие растения при значительном увлажнении выносят большее засоление почв, чем при недостаточном. В результате влажные засоленные почвы компенсируются более сухими слабозасоленными. Многие эвгалофиты — *Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica* — на мокрых солончаках хорошо вегетируют при засолении корнеобитаемых горизонтов почвы до 7—10%, в то время как на сухих солончаках они испытывают угнетение уже в начальных стадиях засоления (1—2%). В пойме р. Урала недостаточно увлажненные слабозасоленные почвы на прирусловых гривах заняты лугово-солончаковыми группировками, в то время как на почвах центральной поймы с обеспеченным постоянным увлажнением при том же количестве солей преобладают луговые злаки, а галофиты отсутствуют.

Наблюдается компенсация влажности и богатства почвы. Эвтрофные и мезотрофные растения с увеличением богатства почвы расширяют экологический ареал на более сырые и сухие местообитания. В результате недостаточно и избыточно увлажненные богатые почвы компенсируются умеренно увлажненными бедными с одинаковым активным запасом питательных веществ.

Основным методом исключения компенсации факторов является учет ландшафтной приуроченности индикаторов. Исключение почвенно-климатической компенсации достигается распространением индикаторов в пределах климатически однородных территорий. Компенсация почвенных факторов контролируется ландшафтными признаками, из которых основным является рельеф. Так, например, в сухой степи на водоразделах *Stipa capillata* растет повсеместно на почвах разного механического состава, а в западинах приурочен только к легким почвам. Наоборот, *Agropyrum sibiricum*, имеющий в депрессиях широкую экологическую амплитуду по механическому составу почв, на водоразделах образует группировки только на песчаных почвах.

Культурная компенсация почвенных факторов на участках нарушенного почвенно-растительного покрова связана с возникновением временных растительных группировок. Последние конвергируют с рядом естественных фитоценозов, приуроченных к другим почвам. Почвы солонцеватые с ненару-

шенной растительностью компенсируются почвами несолонцеватыми, подверженными заметному сбою. *Festuca sulcata* в степной зоне преобладает в коренных группировках на солонцеватых черноземах и солонцах, но при сбое переходит также на обыкновенные незасоленные черноземы.

Почвы переувлажненные с ненарушенной растительностью компенсируются менее влажными сбитыми. *Carex stans* в результате выбивания луговых злаков занимает не только болотные осолоделые почвы, но и влажные луговые. В засушливых зонах влажные и свежие целинные почвы тяжелого механического состава компенсируются распаханными более сухими легкими. На легких почвах полупустынных водоразделов *Agropyrum repens* образует вторичные группировки на средневозрастных залежах, в то время как естественные группировки приурочены к переменному увлажняемому лиманам и поймам с луговыми почвами более тяжелого механического состава.

Фитоценотическая компенсация почвенных факторов вызывается конкуренцией, а также взаимопомощью отдельных видов в сообществах. В результате повышенной напряженности конкуренции обычно сокращается экологический ареал вида. Наличие различных конкурентов, занимающих разные части экологического ареала, может существенно изменить индикаторную роль растений в близких районах. В лесах Имеретии с более высокой видовой насыщенностью и высокой напряженностью конкуренции заросли *Pteridium tauricum* вытеснены на кислые почвы (рН от 4,5 до 5,5) с нейтральных почв коренными группировками дубово-букового леса колхидского типа. В Талыше, наоборот, *Pteridium tauricum* вытесняется с кислых почв зарослями *Sambucus ebulus* на околонеиальные почвы (рН выше 6) (Ярошенко, 1950).

Наличие взаимной приспособляемости между растениями в фитоценозе расширяет экологический ареал вида. В южной части лесной зоны в луговых фитоценозах *Poa palustris*, *Calamagrostis neglecta*, *Geum rivale* приурочены только к обильно увлажненным местообитаниям. В лесных насаждениях под защитой полога деревьев эти растения произрастают также и на умеренновлажных почвах.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ РИТМИКИ И ДИНАМИКИ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ

Индикаторы ритмики

Наблюдаемая во многих фитоценозах совмещенность растений разных сезонных экологических групп (временных синузий) является индикатором соответствующих сезонных из-

менений почвенных условий. Ассоциация галофитных полукустарничков и трав летней вегетации — *Salsola lanata*, *S. ruthenica*, *Halimocnemis karelinii*, *Halocharis hispida*, *Aeluropus repens* с весенневегетирующими мезофитными травами — *Eremopyrum orientale*, *Poa bulbosa*, виды *Ixiolirion*, *Tulipa*, *Allium* указывает на сезонную переменность засоления почв в предгорных пустынях. Весной в период дождей верхние слои почвы промываются и вегетируют мезофиты. Летом почвы иссушаются, соли подтягиваются к поверхности, мезофиты засыхают, а галофиты достигают максимума вегетации.

В лиманах полупустыни, по наблюдениям Л. Г. Раменского (1938), совмещенность гигрофитов — *Heleocharis euunglumis*, *Sium latifolium*, *Carex intermedia* с эвримезофитами и ксеромезофитами — *Agropyrum repens*, *Galium rubioides*, *Inula britannica* свидетельствует о значительной сезонной переменности увлажнения. Во время дождей и паводков происходит значительное обводнение лиманов и гигрофиты вегетируют, летом почвы просыхают, вегетируют ксеромезофиты, а гигрофиты находятся в стадии летнего покоя.

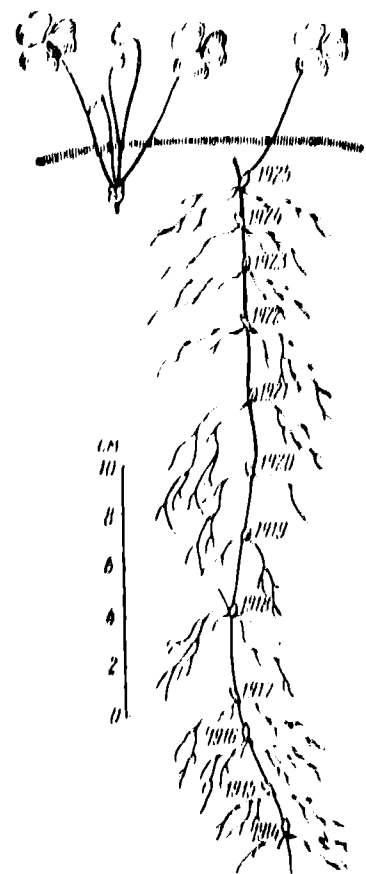
Индикаторами ритмики сезонных изменений почвы могут служить также отдельные растения, приспособленные к сезонной переменности увлажнения почв: *Butomus umbellatus*, *Heleocharis euunglumis*, *Carex siegertiana*, *Agropyrum repens*, *Hierochloë odorata*, *Euphorbia uralensis*. Другие растения, наоборот, являются отрицательными индикаторами переменности увлажнения: *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum acutifolium*, *Carex appropinquata*, *Calamagrostis neglecta*, *Molinia coerulea*, *Comarum palustre*. Они приспособлены к условиям обеспеченного и бескризисного увлажнения.

Индикаторы динамики

Смены почв тесно связаны с изменением растительного покрова, часто эти смены бывают фитогенными. В зоне смешанных лесов смена еловых насаждений березняками вызывает переход подзолистых почв в серые лесные. Смена бучин ельниками приводит к деградации бурых лесных почв и развитию подзолов. Наоборот, смена ели буком сопровождается реградацией буроземов. В пустыне смена формации *Artemisia kemrudica* зарослями *Salsola rigida* в результате биологического солезакопления стимулирует засоление почв и такырообразование. Наоборот, смена галофитов ассоциациями полыни и травянистых эфемероидов способствует рассолению и образованию почв сероземного типа. В этих случаях растительность изменяется быстрее почв и может служить «предсказателем» смен почв, если последние не успели еще переформироваться.

Изменение почвы, вызванное гидрогеологическими и геоморфологическими факторами, приводит к эдафогенным сменам растительности. Эдафогенные сукцессии растительности часто отступают от соответствующих смен почв. Эволюция полуустынных комплексов *Artemisia pauciflora*, *Atriplex cana*, *Camphorosma monspeliacum* и степные *Festuca sulcata*, *Aneurolepidium ramosum*, *Artemisia lercheana*, наблюдаемая в Северном Прикаспии, послужила индикатором процесса расчленения почвы. Этот процесс связан с улучшением дренажа низменности в результате понижения уровня Каспийского моря.

Признаками смен почв служат реликты — остатки прежней растительности. В западных с недавно выпублированными березняками среди лугово-степной растительности сохраняются редкие колочные элементы:



Rubus saxatilis, *Brachypodium pinnatum* и др., которые указывают на бывшую осолоделость почвы. Многие средиземноморские тамариксы возобновляются и вегетируют первые годы жизни на обильно увлажняемых лугово-солончаковых, «сезонных» почвах. Старые кусты тамариксы часто распространены на кучевых песках с сухими пылевато-песчаными почвами. Погребенные лугово-солончаковые почвы могут быть обнаружены под ними на значительной глубине в виде темно-окрашенных прослоек.

Индикаторами смен почв часто служат мертвые остатки растений. Широкое распространение пеньков и сухих стволочков коккека и солянок среди польно-злаковой группировки указывает на расчленение почвы. Наоборот, нахождение остатков менее солеустойчивых кустарников *Haloxylon aphyllum*, *Calligonum junceum*, *Salsola richteri* в ассоциациях солончаковых растений *Kalidium caspicum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola rigida* свидетельствует о прогрессирующем засолении почвы.

Выводы о динамике почвы можно сделать по изменению поло-

Рис. 20. Определение прироста поверхности торфяных почв по длине и числу междоузлий *Oxalis acetosella* (по Бергшу, 1934)

жения корневой шейки растений с древесными побегами или розетки прикорневых листьев относительно поверхности почвы. Для определения вертикального прироста поверхности болота, например, производят измерение глубины погружения корневой шейки растений в торф. Затем величину глубины погружения делят на возраст, определяемый по числу годичных колец на спиле ствола у поверхности почвы. Скорость роста растений дает количественное выражение прироста поверхности торфяника в см за год. Используют также измерения расстояний между мутовками листьев корневищных и розеточных растений — *Eriophorum vaginatum*, *Trichophorum caespitosum*, *Drosera rotundifolia* и подсчет числа погребенных междоузлий (рис. 20) (Кац, Кириллова, Лебедева, 1936).

Аналогичным образом по изменению положения корневой шейки некоторых полукустарничков (полюны), стержнекорневых двудольных и деревьев над поверхностью почвы можно определить глубину размыва почвы за период жизни данного растения (Рамзаев, 1956).

Определение возраста растений по годичным кольцам и отклонению корня позволяет получить количественные данные об интенсивности смыва почвы на склоне. По величине обнаженности или погруженности стволов псаммофитов можно судить о характере ветровой эрозии песчаных почв. Дендрометрический анализ прироста древесины дает оценку изменений почвенных условий при мелиорации. По наблюдениям в Белоруссии (Купчинов, 1955), годичный прирост древесины у сосны и других пород резко повышается после осушения переувлажненных почв: у высоких классов бонитета в 2-4 раза, у низких — в 1,5--2 раза.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ТИПОВ ПОЧВ В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОНАХ

На практике растительные индикаторы чаще используются не для характеристики отдельных почвенных факторов, а для определения генетических типов и разновидностей почв. Растительные индикаторы типов и разновидностей почв проще устанавливаются, точнее контролируются и более надежны, чем индикаторы изменений отдельных почвенных факторов.

Ниже приводятся геоботанические характеристики основных почвенных разновидностей последовательно в почвенно-географических зонах: тундр, хвойных лесов, широколиственных лесов, степей, полупустынь, пустынь. При описании индикаторов больше внимания уделено характеристике автоморфных почв водораздельных равнин, развитых на устойчивых флювиально-делювиальных отложениях.

Зона тундры

Почвы тундрового скрытоподзолистого типа формируются под мохово-лишайниковыми и кустарничковыми тундрами. В пределах тундр широко распространены почвы болотного процесса почвообразования, занятые осоковыми и моховыми группировками. Локальное распространение имеют дерновые почвы с луговой растительностью. Подзолистые разности почв встречаются под лесными и кустарниковыми фитоценозами. Данные о почвоприуроченности тундровой растительности содержатся в работах Б. Н. Городкова (1932) по Гыданской тундре, Ф. В. Самбука (1931) по Малоземельской тундре, Е. Н. Ивановой (1952) по Воркутинской тундре и ряде других.

Приведем индикационную схему для определения почв по растительности Гыданской тундры, составленную по работе Б. Н. Городкова (1932):

Скрытоподзолистые (тундровые) поверхностноглеевые суглинистые почвы — типичная, лишайниково-моховая (*Cladonia gracilis*, *C. sylvatica*, *Aulacomnium turgidum*, *Camptothecium nitens*, *Dicranum elongatum*, *Hylocomium proliferum*, *Polytrichum strictum*) тундра с участием осок, злаков (*Carex rigida*, *Poa arctica*), кустарников и полукустарников (*Betula nana*, *Salix pulchra*, *Vaccinium vitis idaea*).

Скрытоподзолистые и остаточные глеевые полигональные суглинистые почвы — печеночниковая моховая тундра с *Ptilidium ciliare*, *Dicranum elongatum*. Это малоснежные тундры с деградирующим и разорванным моховым покровом. По трещинам развивается травянокустарничковая растительность с *Carex rigida*, *Alopecurus pratensis*, *Arctagrostis latifolia*, *Dryas octopetala*.

Скрытоподзолистые торфянисто-глеевые суглинистые почвы — сырая моховая тундра из *Aulacomnium turgidum*, *Camptothecium nitens*, *Hylocomium proliferum*, лишайников мало, появляется *Eriophorum angustifolium*, *Betula nana*.

Торфянистые поверхностно-глеевые суглинистые почвы — мокрая моховая тундра из *Dicranum elongatum*, *Ptilidium ciliare*, мхов скрытоподзолистых почв и *Eriophorum angustifolium*.

Торфянисто-глееватые суглинистые почвы — мохово-кустарниковая тундра из зеленых мхов — *Aulacomnium palustre*, *Camptothecium nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium proliferum* с примесью сфагнов, трав (*Eriophorum angustifolium*) и кустарников (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. pulchra*, *Betula nana*).

Торфяно-глеевые суглинистые почвы — сфагново-моховая бургистая тундра со *Sphagnum subsecundum*, *Polytrichum strictum*, *Calliergon sarmmentosum*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. vernicosus*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*.

Дернисто-глеевые суглинистые почвы — дерновинные тундры с *Dryas octopetala*, *Arctous alpina*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia coccifera*, *Astragalus frigidus*.

Слабоподзолистые песчаные почвы — лишайниково-кустарниковая тундра из лишайников: *Cladonia gracilis*, *C. alpestris*, *C. rangiferina*, *Cetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon* sp., зеленых мхов в небольшом обилии: *Aulacomnium turgidum*, *Hypnum hyperboreum*, *Ptilidium ciliare*, *Rhacomitrium hypnoides*, приземистых кустарников: *Betula nana*, *Salix rotundifolia*, *Vaccinium vitis idaea*, *Arctous alpina*.

Скрытоподзолистые песчаные и супесчаные почвы — сухая пятнистая тундра из лишайников, зеленых мхов и разнообразной флорой цветковых: *Armeria arctica*, *Polemonium boreale* и т. п.

Торфяно-глеевые песчаные и супесчаные почвы — пятнистая тундра с кочками *Eriophorum vaginatum*, покровом мхов и лишайников с пятнами сфагнов: *Sphagnum warnstorffii*, *Sph. lenense*.

Темноцветные дернисто-луговые песчаные — злаководерновинные группировки из *Festuca ovina*, *Trisetum sibiricum*, *Koeleria glauca* с лугово-арктическим разнотравием: *Senecio campester*, *Stellaria longipes*, *Draba hirta*.

Аллювиальные торфяно-глеевые суглинистые — аналогичны суходольным, другие виды сфагнов: *Sphagnum warnstorffii*, *Sph. teres*, и трав — *Luzula confusa* и др.

Аллювиальные суглинистые почвы — травяно-кустарниковые группировки из *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Alopecurus alpinus*, *Salix reptans*, *S. lanata*, *S. pulchra*.

Аллювиальные песчаные почвы — травяно-кустарниковые группировки из *Poa alpigena*, *Equisetum arvense*, *Carex stans*, *Dupontia fischeri*, *Eriophorum medium* и тех же видов ив, что на суглинистых почвах.

В зоне лесотундры преобладают почвы подзолистого ряда' занятые древесно-кустарниковыми группировками, и почвы болотного ряда с гигрофильно-моховой растительностью.

Лесная растительность Крайнего Севера приурочена преимущественно к среднеподзолистым почвам (Морозов, 1930).

Слабоподзолистые сухие песчаные почвы — сосняк с напочвенным покровом из *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *Cetraria islandica*.

Среднеподзолистые свежие глинисто-песчаные, супесчаные почвы — сосняк с примесью ели и напочвенным покровом из полукустарников: *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Andromeda polifolia*.

Сильноподзолистые глинисто-песчаные, супесчаные почвы — редкостойный ельник с примесью березы и напочвенным покровом из лишайников рода *Cladonia*, зеленых мхов, трав и полукустарников.

Слабоподзолистые свежие глинисто-песчаные почвы — смешанные ельники с напочвенным покровом из *Hylocomium proliferum*, *H. turgidum*, *Ptilium crista castrensis*, богатым травяно-кустарничковым ярусом — *Vaccinium vitis idaea*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios*, *Solidago virga aurea*, *Vicia silvatica* и разнообразным кустарничковым подлеском — *Salix caprea*, *Rosa acicularis*, *Daphne mezereum*.

Сильноподзолистые сырые глинисто-песчаные, глинистые почвы — ельники с примесью березы с напочвенным покровом из *Polytrichum commune*, различных видов *Sphagnum* и болотными видами в травяно-кустарничковом ярусе — *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*.

Торфянистые сырые оподзоленные песчаные почвы — редкостойные сосняки со сфагнами и болотными полукустарниками.

Торфянистые сырые оподзоленные глинистые почвы — ельники сфагновые с примесью болотных видов: *Rubus chamaemorus*, *Carex limosa*, *Equisetum silvaticum* и др.

Зона подзолистых почв хвойных лесов

В лесной зоне процесс подзолообразования происходит в ассоциациях, где эдификатором выступает древесная растительность. Болотный процесс почвообразования связан с ассоциациями гигрофильно-моховой растительности. Наконец,

дерновый процесс происходит в ассоциациях мезофильных трав (рис. 21).

Индикатором почв в лесах, как подчеркивали Каяндер (Cajander 1926) и Соколов С. Я. (1931), служит травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый напочвенный покров. Ряд *Pylacomiosa* приурочен к зональным средне- и сильно-



Рис. 21. Растительность и почвы лесной зоны:

1 — сосняки кустарничково-пушицево-мезотрофнофосфатные на песчаных торфяно-подзолистых почвах, 2 — березняки пушицево-зеленомошные с участком сосны на торфянисто-глеевых почвах, 3 — кустарничково-олиготрофнофосфатные группировки на торфяных грунтах, 4 — осоково-зеленомошные группировки на иловато-торфянисто-глеевых почвах

подзолистым почвам, *Tiliosa* или *Composita* — к гумусированным скрыто- или слабоподзолистым. Ряд *Polytrichosa* указывает на заболоченные торфянисто-подзолистые почвы. На болотных торфянисто-глеевых почвах развиты ассоциации ряда *Sphagnosa*. Ряд *Ulmariosa* служит индикатором слабо- или скрытоподзолистых темноцветных иловато-глеевых почв.

Почвенные условия хвойных лесов изучены многими исследователями (Каяндер, 1926; Корчагин, 1929; Морозов, 1930; Зайцев, 1931; Соколов, 1931; Благовидов, 1956). В Англии и Канаде растительные индикаторы используют для определения лесных участков (Bourne, 1931; Korstian, 1917; Sisam, 1938 и др.). В качестве примера можно привести почвенные характеристики типов леса на покровных суглинках в одном из районов Вологодской области (Корчагин, 1929).

Темноцветные среднеподзолистые почвы — *Piceetum illiosum* var. *ulmosum* с *Dryopteris filix-mas*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria officinalis*, *Millium effusum*.

Сильнопodzолистые почвы — *Piceetum sorbosum* var. *hylocomiosum* с *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Dryopteris linnæana*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*.

Среднеpodzолистые почвы — *Piceetum filicosum* var. *oxalidosum* с *Dryopteris spinulosa*, *D. austriaca*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum silvaticum*, *Vaccinium vitis idææ*.

Торфянисто-podzолистые почвы — *Piceetum polytrichosum* с покровом из *Polytrichum commune*, *Vaccinium vitis idææ*, *Equisetum silvaticum*.

Глеево-перегнойно-торфянистые почвы — *Piceetum densum* с разреженным напочвенным покровом из *Dryopteris linnæana*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus humilifolius* и другие виды группы *Piceetum hylocomiosum*.

Торфяно-глеевые почвы — *Piceetum equisetosum* var. *caricosum* с покровом из *Carex globularis*, *C. tenella*, *Equisetum silvaticum* и *Sphagnum girgensohnii*.

Торфяные почвы — *Piceetum sphagnosum* var. *caricosum* с покровом из *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *Pc. sph.* var. *ericosum* с *Chamaedaphne calyculata*, *Pc. sph.* var. *callosum* с *Calla palustris*.

Иловато-перегнойные почвы — *Piceetum magnoherbosum* с *Ribes nigrum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Urtica dioica*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Иные лесные формации таежной зоны распространены на морских и ледниковых песках (Морозов, 1930).

Слабоpodzолистые песчаные орштейновые — бор сухой с *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *Antennaria dioica*, *Hieraceum pilosella*, *Pulsatilla patens*.

Среднеpodzолистые песчаные мшистые — *Pinetum hylocomiosum* с *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Polytrichum commune*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idææ*, *Geranium sanguineum*, *Majanthemum bifolium*.

Торфяно-podzолистые — островной бор, сосна с покровом, главным образом из *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* с примесью *Sphagnum acutifolium*.

Подzолисто-глееватые песчаные — суболитистые *Pineto-Betuleto ledosum* с *Polytrichum commune*, *Ledum palustre*, *Sphagnum acutifolium*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*.

В пределах таежной зоны распространены почвы болотного и дернового направлений почвообразования. Дерновые почвы встречаются под луговой травянистой растительностью. Примесь гигрофильных трав и мхов свидетельствует о степени заболоченности дерновых почв, а древесно-кустарниковой растительности — об опodzоленности.

По наблюдениям Д. М. Андреевой (1958), в Ленинградской области наблюдается следующее соотношение дерновых почв и растительных группировок.

Дерновые среднеопodzоленные суглинистые почвы — березняки и ельники травяные. Представляют переход к podzолистым. Дерновые сильноопodzоленные тяжелосуглинистые почвы — луга с *Agropyrum repens*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*.

Дерновые слабоpodzолистые глееватые тяжелосуглинистые почвы — луга с *Deschampsia caespitosa*, *Anthoxanthum odoratum*.

Дерновые глееватые почвы — луга с *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis cantina*, *Carex nigra*. Представляют переход к болотным почвам.

Дерновые карбонатные почвы — луга из *Agrostis alba*. Представляют кальцефильный вариант лугов.

Дерновые почвы не зональны, поэтому их профиль в значительной мере зависит от происхождения почвы. Так, например, лугово-злаковые группировки с мятликом, пыреем, ежой сборной на водоразделах приурочены к дерново-сильноподзолистым почвам, занятым ранее лесными фитоценозами. В речных долинах на аллювиальных почвах эти же ассоциации приурочены к дерново-аллювиальным глееватым почвам без следов оподзоливания.

Почвы болотного ряда почвообразования связаны с гигрофильно-моховым типом растительности. Эти почвы имеют примитивное строение и отчетливо не дифференцируются.

Примером может служить следующий ряд:

Торфяно-глеевые почвы — *Sphagnosa* (иногда с болотной сосной), *Cari-ceta*, *Vagineta*.

Торфянисто-глеевые оподзоленные почвы — ассоциации ряда *Polytri-chosa*, *Equisetosa* с редкостойной елью, березой.

На переувлажненных почвах с проточным увлажнением формируются иловатые иллювиальные почвы.

Торфянисто-иловато-глеевые почвы — *Phragmiteta*.

Иловато-железисто-глееватые — *Piceetum fontinale*.

Перегнойно-иловато-глеевые — *Alnetum ulmariosum*.

В заболоченных лесах распространены торфяно-подзолистые почвы.

Перегнойно-торфянистые подзолистые почвы — *Piceetum caricosum*.

Торфянистые среднеподзолистые почвы — *Piceetum polytrichosum*.

Зона серых почв широколиственных лесов

В широколиственных лесах зональны серые лесные почвы. Насаждения хвойных пород и оподзоленные почвы экстразональны и распространены на песках и выходах коренных пород. Более широко, чем в таежной зоне, развиты дерновые почвы, а болотные, наоборот, ограничены (Высоцкий, 1906, в Южных Тульских Засаках; Хитрово, 1912, на Правобережье Волги на территории Чувашии; Прохоров, 1906, Кожевников, 1939, — в Украинской лесостепи; Dunnewald, 1918, в Висконсине, Kelley, 1926, в Пенсильвании и др.).

Приведем соотношение почв и растительности в изученных Г. Н. Высоцким (1906) типах насаждений Южных Тульских Засек.

Темно-серые слабоподзолистые суглинистые почвы — зеленчуково-снытевый липовый дубняк с ясенем, кленом, ильмом. Богатый травяной ярус из *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Matteuccia struthiopteris* и т. п. Зональны для широколиственных лесов.

Серые дерново-глубокоподзолистые почвы — зеленчуково-снытевый липовый дубняк без ясеня. Обедненный вариант предыдущей группировки. В травяном ярусе *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Carex pilosa* и др. Дерново-подзолистые суглинистые почвы — медуницево-снытевый липовый осинник с густым травяным ярусом из *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Pulmonaria officinalis*, *Carex pilosa*.

Травянисто-перегпойные глееватые суглинистые почвы — хмелево-медуничевый калиновый осинник с густым напочвенным покровом из *Filipendula ulmaria*, *Angelica silvestris*, *Rumex obtusifolius*, *Geum rivale*, включающим также нитрофилы — *Cirsium oleraceum*, *Urtica dioica*.

Торфянисто-иловатые почвы — калужницево-осоковые березняки с ивой.

По составу почв и насаждений типы леса Тульских За-сек можно дополнить характеристиками почвоприуроченности лесов Хреновского бора (Гуман, 1913).

Светло-серые слабоподзолистые сухие песчаные почвы — сосняк лишайниковый с напочвенным покровом из *Cladonia rangiferina*, *Antennaria dioica*, *Hieraceum pilosella*, *Sedum purpureum* и др.

Серые среднеподзолистые свежие песчаные почвы — сосняк травяной с дубом во втором ярусе с богатым подлеском: бересклет, клен татарский, вяз, полевой клен, крушина; с густым травяным покровом: *Polygonatum officinale*, *Chelidonium majus*, *Pulsatilla patens* и зелеными мхами — *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum*.

Торфянисто-подзолистые песчаные почвы — сосняки с гигрофильным травяным покровом: *Equisetum silvaticum*, *Myosotis palustris*, *Carex vesicaria*, *Calamagrostis lanceolata* и др.

Торфяно-болотные песчаные почвы — сосняки сфагновые.

Следует особо отметить пограничную полосу лесных и степных почв. Там распространены деградированные черноземы и светлосерые лесные почвы, для которых характерна карбонатность и засоленность, препятствующая расселению древесных пород. Почвоприуроченность лесов этой полосы изучена Н. И. Прохоровым (1906) в Черном лесу Заднепровья, Г. Ф. Морозовым (1930) в Шиповом лесу юга Воронежской области и многими другими исследователями вопросов степного лесоразведения.

Приведем характеристики растительности некоторых почв Шипова-леса, расположенного на южной окраине лесостепи в Воронежской области (по Морозову, 1930).

Черноземы оподзоленные, выщелоченные, суглинистые — зеленчуково-снытевые дубравы с богатым травяным покровом (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*).

Светло-серые лесные суглинистые почвы — дубравы худшего роста с большой примесью клена полевого, липы, орешника и тем же травяным покровом, представляющие ксероморфный вариант темносерых почв.

Серые лесные солонцеватые почвы — дубравы пониженного класса бонитета без примеси широколиственных пород с неморальным травяным покровом.

Серые лесные солонцовые почвы — угнетенные дубравы с остепненным травяным покровом (тонконог, морковник, качим).

Сложные соотношения между растительностью и почвами наблюдаются в зоне смешанных широколиственно-хвойных лесов (Гуман, 1911 — в Заволжье; Колпиков, 1926 — в Казанских лесах; Ковригин, 1937 — в Брянских лесах; Апаля, 1957 — в Литве; Storie, 1956 — в Калифорнии и мн. др.). Хвойные и

мелколиственные породы занимают почвы, образовавшиеся в результате подзолистого, частично болотного и дернового типов почвообразования. Насаждения широколиственных пород приурочены к темноцветным и дерново-подзолистым почвам.

Зависимость между лесной растительностью и почвами была детально изучена в Брянском опытном лесничестве (Ковригин, 1937).

Среднеподзолистые, без ортандовых прослоев, песчаные почвы — *Pinetum cladinoso — hylacomiosum, P. vacciniiosum*

Сильноподзолистые со следами оглеения песчаные почвы — *Pinetum myrtillosum*.

Торфянисто-подзолисто-глеевые, глинисто-песчаные почвы — *Pinetum Polytrichoso — moliniiosum*.

Торфяно-глеевые песчано-глинистые почвы — *Pinetum sphagnosum*.

Слабоподзолистые глинисто-песчаные почвы — *Pinetum oxalidoso — tiliosum*.

Дерново-слабоподзолистые песчано-глинистые почвы — *Quercetum tiliosum, Q. corylosum*.

Торфянисто-иловато-подзолистые почвы — *Piceetum oxalidosum, P. fificosum*.

Иловато-железисто-глееватые почвы — *Piceetum ulmariosum*.

Иловато-железисто-глеевые почвы — *Alnetum ulmariosum*.

Иловато-глеевые почвы — *Betuletum phragmitosum*.

Зона черноземов степей

Как отмечал еще Ф. И. Рупрехт, распространение и происхождение черноземов связано со степной растительностью, в состав которой входят ксерофильные злаки и разнотравье. К луговым почвам приурочены ассоциации мезофитных трав, к заболоченным — гигрофитная травянистая растительность. Индикаторами засоленных почв служат галофильные травы и полукустарнички. На процессы осолодевания и оподзоления указывает наличие древесных и кустарниковых фитоценозов (рис. 22). В результате изучения почвоприуроченности растительности степной зоны были выявлены индикаторы почв (Ларин, 1926, 1929 — в Волго-Уральском междуречье; Чайнов, 1908 — в Актюбинском Приуралье; Баранов, 1927, Курочкина, 1955, Борисова, Исаченко, Рачковская, 1957, Виноградов, Леонтьева, 1957, Вандакурова, 1960 — в Северном Казахстане и мн. др.).

Степная зона дифференцируется на ряд подзон:

черноземы выщелоченные — широколиственнозлаково-ковыльно-разнотравные степи;

черноземы обыкновенные — богаторазнотравно-ковыльные степи;

черноземы южные — бедноразнотравно-ковыльные степи.

Выщелоченные черноземы распространены в лесостепи Западной Сибири и заняты так называемыми остепненными

лугами. К ним приурочены широколистно-злаково-разнотравные группировки с *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Bromus inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Filipendula hexapetala*, *Fragaria viridis* и мн. др.

Растительные индикаторы почв подзоны черноземов обыкновенных изучались в Петропавловской области Северного Казахстана¹.

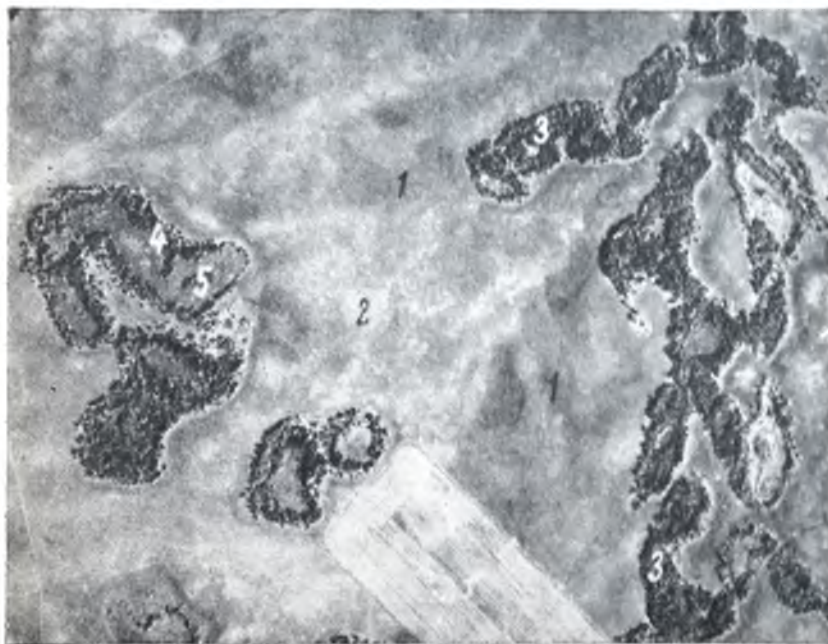


Рис. 22. Растительность и почвы лесостепной зоны:

1 — разнотравно-краснокошьяная группировка на черноземах обыкновенных, 2 — тимофеево-ковыльная группировка на черноземах карбонатных, 3 — березняки костянично-вейниковые на черноземах осолоделых, 4 — березняки пестико-осоковые на солодах, 5 — осочники на болотно-глиеиных почвах

Черноземы обыкновенные среднегумусные среднетяжелосуглинистые — разнотравно-ковыльные группировки со *Stipa rubens*, *Thymus marschallianus*, *Phlomis tuberosa*, *Peucedanum morisonii*, *Salvia stepposa*, *Oxytropis pilosa*.

Черноземы обыкновенные песчаные (по данным Борисовой и др., 1957) — исаммофитно-разнотравные группировки со *Stipa rubens*, *S. capillata*, *S. joannis*, *Artemisia marschalliana*, *Helichrysum arenarium*, *Potentilla glaucescens*, *Centaurea marschalliana*, *Gypsophila paniculata*.

¹ Почвоприуроченность растительности северных степей, степей настоящих, сухих степей изучалась на ключевых участках автором совместно с геоботаником Е. В. Леонтьевой и почвоведом Ю. С. Толчельниковым. В списках приводятся виды, обладающие повышенным обилием, а также высокой встречаемостью на указанных разностях почв. При этом в качестве индикаторов были использованы не отдельные виды, а их ассоциации.

Черноземы обыкновенные, малогумусные, карбонатные, тяжелосуглинистые — *Stipa rubens*, *S. lessingiana*, *Festuca sulcata* и незначительное количество разнотравья, за исключением ксерофильного.

Черноземы обыкновенные повышенной мощности — богато-разнотравно-красноковыльные группировки *Stipa rubens* с большим обилием ксеромезофильного разнотравья — *Filipendula stepposa*, *Lathyrus tuberosus*, *Libanotis intermedia*, *Gallium verum*, с примесью мезофильных злаков.

Черноземы обыкновенные солонцеватые — *Stipa rubens*, *Festuca sulcata*, со слабовыраженным ксеро- и галофильным разнотравьем: *Artemisia glauca*, *Linosyris villosa*, *Peucedanum morisonii*.

Черноземы осолоделые березняки с мезофильными *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios*, *Brachypodium pinnatum* и ксеромезофильными травами — *Filipendula stepposa*, *Galatella ledebouriana*.

Лугово-черноземные несолонцеватые — мезофильные злаки и разнотравье — *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Dactylis glomerata*, *Bromus inermis*, *Agropyrum repens*, *Filipendula hexapetala*, *Lathyrus pratensis*, *Veronica spuria*, *Sanguisorba officinalis*, *Peucedanum lubimenkoanum*, *Libanotis intermedia*.

Лугово-черноземные слабосолонцеватые — многие мезофильные травы выпадают, появляется ряд солонцеустойчивых растений: *Silaus bessereri*, *Sesell strictum*, *Artemisia latifolia*.

Лугово-черноземные солонцеватые — из мезофитов остаются немногие — *Calamagrostis epigeios*, *Peucedanum morisonii*, *Artemisia latifolia*, появляются *Sesell ledebourii*, *Aneurolepidium ramosum* и другие растения солонцовых почв.

Лугово-черноземные осолоделые — злаково-разнотравные луга с *Agropyrum repens*, *Bromus inermis*, *Inula britannica*, *Gentiana pneumonanthe* и гигрофитами.

Солоди глеевые — березняки, в подлеске и в напочвенном покрове лесные — *Calamagrostis neglecta*, *Rubus saxatilis*, а также болотные травы — *Ptar mica cartilaginea*, *Carex* dif. sp. Солоди глееватые — березняки с травяным покровом из *Calamagrostis epigeios*, *Rubus saxatilis*.

Серые лесные почвы — березняки с подлеском *Cerasus fruticosa*, *Rosa cinnamomea* и травяным покровом из *Brachypodium pinnatum*, *Cnidium dubium*, с примесью лугово-степных видов — *Filipendula hexapetala*, *Artemisia pontica*.

Осолоделые перегнойно-торфянистые почвы — ивняки с *Carex omskiana* и другими видами осок, *Ptar mica cartilaginea*, а также лесными растениями — *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis neglecta*.

Солончаки луговые — *Alopecurus ventricosus*, *Puccinellia tenuissima*, *Hordeum brevisubulatum*, *Agropyrum repens*, *Glauca maritima*.

Солонцы луговые — *Festuca sulcata*, *Artemisia pontica*, *Limonium gmelinii*, *Aneurolepidium ramosum*.

Солонцы столбчатые — *Galatella rossica*, *Artemisia laciniata*, *A. austriaca*, *Linosyris villosa*, *Festuca sulcata*.

Солонцы корково-столбчатые — *Artemisia nitrosa*.

Корковые солонцы-солончаки — *Puccinellia convoluta*, *Limonium gmelinii*, *Kochia prostrata*.

Солончаки — *Suaeda corniculata*, *Salsicornia europaea*, *Atriplex verrucifera*, *Saussurea amara*.

Степные группировки подзоны южных черноземов отличаются от обыкновенных черноземов бедностью и ксероморфностью разнотравья. Растительные индикаторы почв этой подзоны изучались в Северном Казахстане на западной окраине мелкосопочника в пределах Кокчетавской и восточной части Кустанайской области.

Черноземы южные тяжелосуглинистые — типчаково-ковыльские группировки со *Stipa rubens*, *S. lessingiana*, *Festuca sulcata* и небольшим количеством разнотравья — *Phlomis tuberosa*, *Salvia stepposa*, *Medicago romanica*.

Черноземы южные солонцеватые — группировки *Stipa lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Aneurolepidium ramosum*, *Artemisia austriaca*, *Linosyris villosa*, *Seseli ledebourii*, *Peucedanum morisonii*.

Черноземы южные повышенной мощности выщелоченные — группировки *Stipa rubens*, *Festuca sulcata*, *Phlomis tuberosa*, *Salvia stepposa* с примесью мезофитов — *Bromus inermis*, *Peucedanum ruthenicum* и т. п.

Черноземы южные карбонатные — разреженные группировки *Stipa rubens*, *Festuca sulcata*, *Linosyris villosa*, *Kochia prostrata*.

Черноземы южные малогумусные щебнистые — петрофильные группировки *Helictotrichon desertorum*, *Aster alpinus*, *Artemisia frigida*, *Thymus serpyllum*, *Orostachys spinosa*, *Dianthus acicularis*, *Stipa capillata*.

Лугово-черноземные незасоленные почвы — группировки с *Agropyrum repens*, *Bromus inermis* и мезофитным разнотравьем.

Лугово-черноземные солонцеватые почвы — группировки с *Agropyrum repens*, *Artemisia pontica*, *Peucedanum morisonii*, *Silaus besseri*, *Phlomis tuberosa*, *Galatella rossica*.

Лугово-черноземные осолодевшие почвы — *Carex nutans*, *Calamagrostis epigeios*, *Filipendula stepposa*, *Libanotis intermedia*, *Sanguisorba officinalis*.

Перегнойно-глееватые почвы — *Salix* dif. sp., *Carex nutans*, *Digraphis arundinacea*, *Calamagrostis epigeios*.

Перегнойно-глесевые почвы — *Carex nutans*, *C. omskiana*, *Festuca orientalis*, *Juncus atrinatus*.

Солонцеватые почвы — *Limonium gmelinii*, *Artemisia nitrosa*, *Linosyris villosa*, *Aneurolepidium ramosum*, *Psathyrostachys juncea*, *Festuca sulcata*.

Солончаковые почвы — *Saussurea salsa*, *Plantago salsa* и другие галофиты.

Зона каштановых почв сухих степей и полупустынь

На каштановых почвах распространены ксерофитно злаковые группировки сухих степей и полупустынь. К засоленным и солонцеватым почвам приурочены группировки галофильных полукустарничков. Гидроморфные почвы лугового ряда развиваются под влиянием мезофильных корневищных злаков. В этой зоне широко распространены примитивные песчаные и каменистые почвы с псаммофитной и петрофитной растительностью. Индикаторы почв каштановой зоны были изучены в различных районах (Чаянов, 1908 — в Актюбинском Предуралье; Келлер, 1912 — в Зайсанском округе; Ларин, 1926, 1929, Жудова, 1955 — в Прикаспии; Курочкина, 1954, Виноградов, Леонтьева, 1957 — в Северном Казахстане; Shantz, 1911, Kearney, Briggs, Shantz, 1914 — в Центральных и Юго-западных Штатах США; Prescott, 1931, Skerman, 1948, — в Австралии; Zohary, 1947 — в Палестине; Killian, 1950 — в Алжире).

В СССР зону каштановых почв подразделяют на две подзоны: темно-каштановых почв — сухая степь с типчаково-ковыльной растительностью и светло-каштановых почв — полупустыни с полынно-ксерофитнозлаковой растительностью.

Индикаторы почвенных разностей сухостепной зоны были изучены в Приишимской степи Целиноградской области в связи с освоением целинных и залежных земель.

Темно-каштановые суглинистые почвы — ксерофитные дерновинно-злаковые группировки со *Stipa lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis* и небольшим количеством ксерофильного разнотравья — *Phlomis tuberosa*, *Linosyris villosa*, *Pyrethrum achilleifolium*.

Темно-каштановые карбонатные суглинистые почвы — группировки *Stipa lessingiana*, *Festuca sulcata*, с еще более ксероморфным разнотравьем — *Linosyris villosa*, *L. tatarica*, *Galatella divaricata*, *Artemisia austriaca*, *Kochia prostrata*. Распространены эфемероиды — *Ferula tatarica*, *Tulipa schrenkii*. Темно-каштановые солонцеватые суглинистые почвы — группировки *Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca sulcata*, *Artemisia austriaca*, *Linosyris tatarica*, *Psathyrostachys juncea*, *Aneurolepidium ramosum*, *Pyrethrum achilleifolium*. Темно-каштановые смытые почвы — разреженные группировки *Kochia prostrata*, *Festuca sulcata*, *Artemisia austriaca*.

Темно-каштановые песчаные почвы — группировки *Stipa capillata*, *Agropyrum sibiricum* с псаммофитным разнотравьем.

Темно-каштановые слаборазвитые щелнистые почвы — петрофитные группировки *Helictotrichon desertorum*, *Spiraea hypericifolia*, *Caragana pumila*, *Artemisia frigida*, *Orostachys spinosa*, *Ephedra distachya*, *Artemisia marschalliana*.

Лугово-каштановые незасоленные почвы — смешанные ксеромезофитные группировки *Agropyrum repens*, *A. pectiniforme*, *Stipa korschinskyi*, *S. rubens*, *Phlomis tuberosa*, *Jurinea multiflora*.

Лугово-каштановые карбонатные почвы — более ксероморфные группировки *Stipa korschinskyi*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum desertorum* с ограниченным количеством разнотравья.

Лугово-каштановые выщелоченные (иногда осолоделые) почвы — группировки *Agropyrum repens*, *Bromus inermis*, *Glycyrrhiza glabra*.

Лугово-каштановые солонцеватые почвы — группировки *Agropyrum repens*, *A. pectiniforme*, *Festuca sulcata*, *Linosyris tatarica*, *Artemisia schrenkiana*.

Лугово-каштановые солончаковые почвы — группировки *Agropyrum repens*, *Aneurolepidium paboanum*, *Festuca sulcata*.

Луговые выщелоченные почвы — группировки *Agropyrum repens*, *Bromus inermis* с гигрофильным разнотравьем.

Солонцы столбчатые — группировки *Artemisia schrenkiana*, *A. nitrosa*, *Linosyris tatarica*, *Psathyrostachys juncea*, *Festuca sulcata*.

Корковые солонцы-солончаки — *Anabasis salsa*, *Artemisia pauciflora*, *Petrosimonia brachiata*, *Camphorosma monspeliacum*, *Atriplex cana*, *Frankenia hirsuta*.

Солончаки — *Atriplex verrucifera*, *Salsola brachiata*, *Frankenia hirsuta*, *Anabasis salsa*, *Kalidium foliatum*, *Suaeda prostrata*.

Луговые солончаки — *Alopecurus ventricosus*, *Puccinellia convoluta*, *Aneurolepidium angustum*, *A. paboanum*, *Plantago salsa*, *Limonium gmelinii*.

Подзона светло-каштановых почв совпадает с географической зоной северных полупустынь. Характерная для этой зоны комплексность почв отражена в структуре растительного покрова. Наиболее детально растительные индикаторы полупустынных почв были изучены в Прикаспийской низменности (Димо, Келлер, 1907; Ларин, 1926, 1929; Левина, 1953 и др.).

Светло-каштановые типичные суглинистые почвы — полынно-злаковые группировки со *Stipa sareptana*, *Agropyrum desertorum*, *Artemisia lercheana*.

Светло-каштановые солонцеватые суглинистые почвы — уменьшается обилие злаков — *Stipa sareptana*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum desertorum*, увеличивается количество полукустарничков — *Artemisia lercheana*, *A. austriaca*, *Linosyris villosa*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Kochia prostrata* и *Aneurolepidium ramosum*.

Светло-каштановые карбонатные суглинистые почвы — *Stipa sareptana*, *Festuca sulcata*, *Artemisia lercheana*, *Kochia prostrata*.

Светло-каштановые супесчаные, песчаные почвы — псаммофитные группировки *Stipa capillata*, *Agropyrum sibiricum*, *Artemisia astrachanica*, *Eurotia ceratoides*.

Светло-каштановые слабообразованные щебнистые почвы — *Artemisia marschalliana*, *Stipa capillata*, *Spiraea hypericifolia*.

Лугово-каштановые типичные — ксеромезофитные группировки с *Agropyrum pectiniforme*, *Festuca sulcata*, *Stipa capillata*, *Galium ruthenicum*, *Medicago romanica*, *Jurinea polyclonos*.

Лугово-каштановые выщелоченные (иногда осолодевшие почвы) — *Agropyrum repens*, *A. pectiniforme*, *Bromus inermis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Stipa capillata*, *Phlomis pungens*, *Spiraea hypericifolia*, *Amygdalus nana*.

Лугово-каштановые светлые почвы — *Festuca sulcata*, *Agropyrum pectiniforme*, *Carex uralensis*, *Linosyris villosa*, *Artemisia austriaca*, *Kochia prostrata*.

Лугово-каштановые солонцеватые почвы — *Agropyrum pectiniforme*, *Festuca sulcata*, *Stipa capillata*, *Aneurolepidium ramosum*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Linosyris villosa*.

Луговые осолодевшие почвы — *Agropyrum repens*, *Inula britannica*, *Artemisia pontica*, *A. austriaca*, *Galatella trinefolia*.

Солонцы глубокие (столбчатые и осолодевающие) — *Artemisia monogyne*, *A. pauciflora*, *Atriplex verrucifera*, *Linosyris villosa*, *Agropyrum pectiniforme*, *Festuca sulcata*.

Корковые (глыбистые, ореховатые, столбовидные) солонцы — разреженные группировки с угнетенными экземплярами *Artemisia pauciflora*, *Petrosimonia brachiata*, *Atriplex tatarica*, *Camphorosma monspeliacum*, *Kochia prostrata*, *Linosyris tatarica*.

Солончаковые солонцы — *Salsola brachiata*, *Anabasis salsa*, *Artemisia pauciflora*, *Echinopsilon sedoides*, *Petrosimonia triandra*.

Солонцы нормальные столбчатые — *Artemisia pauciflora* с примесью *Camphorosma monspeliacum*, *Atriplex cana* и др.

Солонцы нормальные призматические — *Atriplex cana* с примесью *Linosyris tatarica*, *Artemisia pauciflora*, *Camphorosma monspeliacum*.

Солончаки — *Salsola foliosa*, *S. crassa*, *Salicornia herbacea*, *Frankenia hirsuta*.

Луговые солонцы — *Artemisia monogyne*, *Puccinellia distans*.

Луговые солончаки — *Aeluropus litoralis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus gerardii*.

Зона пустынь

В пустынях ксерогалофитные полукустарничковые (полыни, сухие солянки) группировки приурочены к зональным светло-бурым, серо-бурым пустынным почвам. Травяная осоково-злаковая эфемероидная растительность является одним из факторов формирования лессовидных отложений и почв сероземного ряда. Псаммофиты связаны с определенными разностями примитивных песчаных почв (рис. 23). Индикаторами солончаков

служат галофитные группировки. Наконец, встречаются почвы лугового ряда, к которым приурочена мезофитная растительность.

Индикаторы пустынных почв изучены в различных районах СССР (Ларин, 1926 — в Прикаспии; Борнеман и Спиридов, 1929 — на Мангышлаке; Федоров, 1930, 1960 — Узбекистане; Ратковский, 1955 — в горах Средней Азии; Вышивкин, 1955 — в Западном Казахстане; Рахманина, 1957, Бейдеман, Преобра-

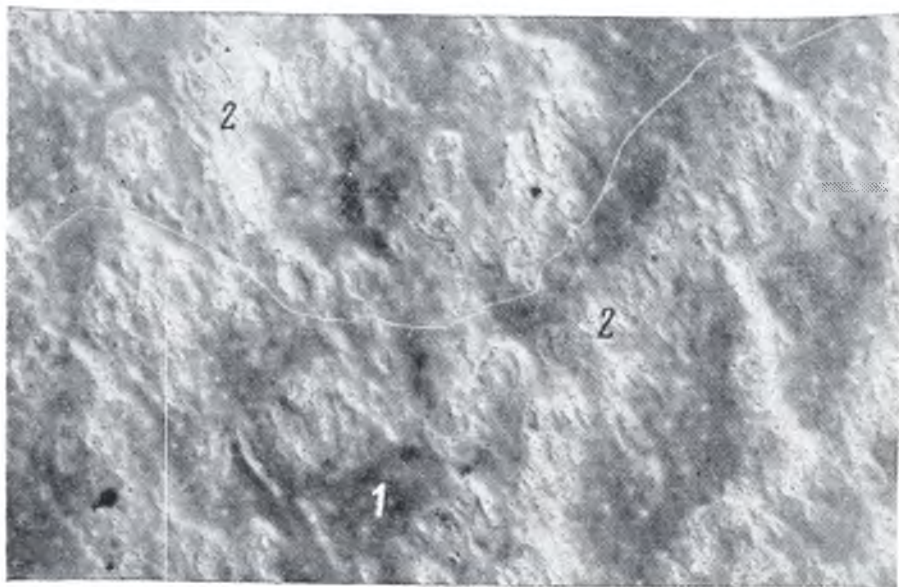


Рис. 23. Растительность и почвы эфемеровой пустыни (весенний аспект):

1 — пустынно-осоково-эфемеровая растительность на типичных супесчаных сероземах, 2 — псаммофитно-кустарниковая растительность с *Salsola richteri*, *Calligonum setosum* на слабозакрепленных песках с примитивными почвами

женский, 1957 — в Восточном Азербайджане; Виноградов, 1954 — в Западной Туркмении) и за границей (Shantz, Piemeisel, 1924, 1940, Fireman, Hayward, 1952 — в штате Юта, США; Killian, 1939, 1943, 1952 — в предгорьях Сахарского Атласа; Ionesco, 1960 — в Марокко; Нон Нсион — уи, 1954 — в Китае; Dhawal, Bashti, 1957 — в Индии).

В северной пустыне зональны полынные группировки и светло-бурые почвы. Почвоприуроченность растительности северной пустыни была изучена автором совместно с геоботаниками Т. А. Поповой и В. А. Чижиковой в районах древних дельт рек Урал и Уил Гурьевской области.

Светло-бурые типичные суглинистые почвы — *Artemisia maritima*, *A. lerecheana*, *Agropyrum desertorum*.

Светло-бурые солонцеватые суглинистые почвы — *Artemisia maritima* с примесью *A. pauciflora*, *Anabasis aphylla*.

Светло-бурые солончаковые почвы — *Anabasis salsa*.
 Светло-бурые легкосуглинистые супесчаные почвы — *Artemisia lercheana*, *Agropyrum sibiricum*.
 Светло-бурые супесчаные, песчаные почвы — *Agropyrum sibiricum*, *Artemisia astrachanica*.
 Светло-бурые песчаные слабозвитые почвы — *Elymus giganteus*, *Agropyrum sibiricum*, *Artemisia arenaria*, *Achillea gerberi*.
 Светлобурые песчаные солончаковатые почвы — группировки *Artemisia lercheana* с примесью галофитов.
 Лугово-бурые типичные суглинистые почвы — *Artemisia lercheana*, *Agropyrum desertorum*, *Carex uralensis*.
 Лугово-бурые солонцеватые суглинистые почвы — *Artemisia lercheana*, *Glycyrrhiza aspera*, *Aneurolepidium ramosum*, *Agropyrum desertorum*.
 Лугово-бурые солончаковатые суглинистые почвы — *Aeluropus litoralis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Carex uralensis*, *Astragalus contortuplicatus*.
 Лугово-бурые глубокосолончаковатые выщелоченные суглинистые почвы — группировки *Agropyrum repens*, *Bolboschoenus maritimus*, *Holoschoenus vulgaris*.
 Лугово-бурые песчаные почвы — группировки *Agropyrum sibiricum*, *Koeleria glauca*, *Artemisia scoparia*, *A. arenaria*, *Glycyrrhiza glabra*, *Euphorbia gerardiana*, *Centaurea scabiosa* и другие виды разнотравья.
 Лугово-бурые песчаные солонцеватые почвы — *Lasiagrostis splendens*, *Eragrostis arundinaceae*, *Aneurolepidium paboanum*.
 Солонцы солончаковые — *Artemisia pauciflora*, *Anabasis salsa* и др.
 Солончаки — *Nitraria schoberi*, *Artemisia monogyna*, *Kalidium foliatum*, *Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum* и другие галофиты.
 Примитивные песчаные почвы — псаммофитные группировки — *Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*, *Aristida pennata*.

Подзона южных пустынь характеризуется распространением на плакорах сероземных почв, формирование которых связано с эфемероидным типом травянистой растительности. Другие ряды почв аналогичны северной пустыне.

Ниже приводятся индикаторы почв южных пустынь Центральной и Западной Туркмении.

Сероземы типичные суглинистые — осочково-мятликовые группировки с *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* с эфемероидами и эфемерами — *Eremurus*, *Papaver*, *Bromus*, *Allium* и многими другими.

Светлые сероземы суглинистые — осочково-мятликовые группировки с ксерофильными полукустарничками — *Artemisia herba alba*.

Сероземы солонцеватые суглинистые — разреженный покров эфемероидов при значительном обилии ксерогалофильных полукустарников — *Artemisia herba alba*, *Salsola arbuscula*, *S. rigida*, *Anabasis eriopoda*.

Сероземы солонцеватые галечниково-суглинистые — аналогичные группировки с большим количеством мелких кустарников — *Ephedra intermedia*, *Zygophyllum atriplicoides*, *Calligonum junceum*.

Сероземы солонцеватые песчано-суглинистые — группировки, аналогичные суглинистые, с участием кустарников — *Haloxylon aphyllum*, *Salsola richteri*.

Светлые сероземы песчаные — *Carex physodes*, *Artemisia santolina*, *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*.

Сероземы солончаковатые — разреженный покров эфемероидов с галофитами — *Salsola rigida*, *S. stellulata* и т. п.

Серо-бурые типичные почвы — *Artemisia kemrudica*, *Salsola arbuscula*, *Reaumuria fruticosa*, *R. oxiana*, *Astragalus paucijugus*, *Calligonum junceum*, *Haloxylon ammodendron* с участием пустынной осочки и мятлика.

Серо-бурые солонцеватые почвы — *Reaumuria fruticosa*, *Salsola arbuscula*, *S. gemmascens*, *Artemisia herba alba*, *Convolvulus fruticosus*, *Ceratocarpus turcestanicus*.

Серо-бурые сильносолонцеватые почвы — *Salsola gemmascens*, *S. rigida*, *Reaumuria fruticosa*, *Zygophyllum ovigerum*.

Серо-бурые солончаковатые почвы — *Salsola gemmascens*, *Reaumuria fruticosa* с примесью галофитов.

Серо-бурые загипсованные почвы — крайне разреженные грушировки аналогичные развитым на серо-бурых типичных и солонцеватых почвах с присутствием гипсофитов: *Nanophyton erinaceum*, *Anabasis brachiata*, *Zygophyllum eichwaldii*.

Такыры — большей частью лишены растительности, покрыты водорослевыми и лишайниковыми слоевищами; местами встречаются группы однолетних солянок — *Salsola lanata*, *S. turcomanica*, *Halimocnemis karelinii* и эфемеров *Eremopyrum orientale*, *Hordeum leporinum*.

Такыровидные незасоленные почвы — по составу растительности близки к светлым солонцеватым сероземам: разреженный покров травянистых эфемерондов и полыни с участием однолетних такырных солянок.

Такыровидные солонцеватые почвы — разреженные полынно-солянковые группировки — *Artemisia herba alba*, *Salsola rigida*, *S. subaphylla*, *Anabasis eriopoda*, *Halimocnemis karelinii*, *Gamanthus gamocarpus* с участием угнетенного *Haloxylon aphyllum*.

Такыровидные солончаковатые почвы — разреженная галофитная растительность — *Tamarix hispida*, *T. passerinoides*, *Halocnemum strobilaceum* и однолетние такырные солянки.

Примитивные песчаные почвы — псаммофильные кустарники, полукустарники и травы — *Artemisia santolina*, *Astragalus ammodendron*, *Haloxylon persicum*, *Aristida pennata*.

Солончаки пухлые — *Limonium suffruticosum*, *Suaeda microphylla*, *Salsola dendroides*.

Солончаки мокрые — *Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*.

Солончаки корковые — лишены высшей растительности.

Пески солончаковые — *Kalidium caspicum*, *Nitraria schoberi*.

Лугово-солончаковые — *Aeluropus litoralis*.

Болотно-солончаковые — *Phragmites communis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Polypogon maritimus*.

Почвы тропической зоны

Ряд работ посвящен индикаторам почв тропических лесов и саванн (Stamp, 1927 — в дельте р. Ирривади; Troll 1939 — в Эквадоре; Colwell, 1946 — в Центральной Америке; Rattray, 1954, Grantham, Pilson, 1954 — в Центральной Африке, Porteres, 1948, 1960 — в Западной Африке; Sagalen, 1960 — на Мадагаскаре.). Зональными почвами в тропических лесах являются красные почвы, в саваннах — темноцветные почвы. Кроме того, распространены переходные почвы: оранжевые, желтые.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. И. Болотные формы *Pinus silvestris* «Тр. бот. музея», т. XIV, 1915.
Адилев Р. Изменение растительных ассоциаций в связи с изменением механического состава почвы в котловине выдувания. «Изв. АН. Уз. ССР», сер. биол., № 4, 1957.

- Акжигитова Н. И. Растения-индикаторы засоления почв. «Узб. биол. журн.», № 2, 1958.
- Андреева Д. М. К характеристике почв суходольных лугов в лесной зоне. «Вестн. ЛГУ», № 9, 1958.
- Апаля Д. К. Индикаторные свойства растительности площади волнистого флювиогляциального камового рельефа восточной Литвы. «Тр. АН Литовск. ССР», сер. Б. вып. 3, 1957.
- Баженов С. С. Руководящие сорняки Бузулукского уезда и отношение их к местным почвам. «Тр. Самар. с.-х. ин-та», т. IV, 1927.
- Баранов В. И. Растительность черноземной полосы Западной Сибири. Записки Зап.-Сиб. отд. РГО, т. 39, № 3, 1927.
- Бейдеман И. Н., Преображенский А. С. Взаимообусловленность развития почв и растительности в Кура-Араксинской низменности. «Тр. БИН АН СССР» сер. III, геоботаника, вып. 2, 1957.
- Беляков Е. В. Активная реакция почвенного раствора как фактор, ограничивающий рассеяние растений. «Изв. Саратов. Общ. естествоисп.», т. II, вып. 1, 1927.
- Благовещенский Э. Н. Почвенные и грунтовые воды кустарниковых пустынь. «Тр. ТФАН СССР», вып. IV, 1942.
- Благовидов Н. Л. Некоторые закономерности почвообразования в лесах таежной зоны. «Тр. Ленингр. лесотехн. ак. им. С. М. Кирова», № 73, 1956.
- Борисова И. В., Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. О лесостепи в северном Казахстане. «Бот. ж.», № 5, 1957.
- Борнеман Б. А., Спиридонов М. Д. Очерк почв и растительности полуостровов Мангышлак и Бузачи. «Мат. КЭИ», вып. 12, сер. казахстанская, вып. V.
- Брадис Е. М. Распределение и рост осок на болоте в зависимости от физико-химических свойств торфа. «Ж. ин-та ботаники АН УССР», № 21—22, 1939.
- Вандакурова Е. В. Естественная растительность целинных и залежных земель Северной Кулунды как показатель пригодности их для перевода в пахотные угодья. «Тр. биол. ин-та Зап. Сиб. фил. АН СССР», вып. 3, Вопр. осв. цел. и зал. земель Зап. Сиб., 1957.
- Викторов С. В., Востокова Е. А. Растительный покров как показатель засоления в бессточных котловинах Усть-Урта. «Изв. АН СССР», сер. геогр. № 1, 1955.
- Виноградов Б. В. Использование растительности в качестве индикатора при дешифрировании ландшафтов пустынь Западной Туркмении. Изв. Всес. геогр. общ., т. 93, № 1, 1961.
- Виноградов Б. В., Леонтьева Е. В. Использование аэрометодов для изучения растительности Северного Казахстана. В кн. «Мат. к использованию аэрометодов при изуч. почв. и раст. Сев. Казахстана, 1957, М.—Л.
- Воробьев Д. В. Типы лесов Европейской части СССР, 1953, Киев.
- Воронкова Л. Ф. Опыт использования геоботанического метода при составлении литологической карты древнеаллювиальных отложений. В сб. «Геоботан. методы при геол. иссл.», 1955, М.
- Высоцкий Г. Н. Почвенно-ботанические исследования в Южных Тульских Засаках. «Тр. Оп. леснич.», вып. IV, 1906.
- Вышивкин Д. Д. Методика составления карт засоления грунтов по геоботаническим данным. В сб.: «Геобот. методы при геол. иссл.», 1955, М.
- Вышивкин Д. Д. Исследование растительности для познания засоления почвообразующих пород пустынь на примере полуострова Мангышлак. Автореферат, канд. дисс. МГУ, 1959.
- Газе О. Ф., Завалишин А. А. К вопросу о влиянии почвенной кислотности на распределение растений. «Зап. Лен. с.-х. ин-та», т. II, 1925.
- Генкель А. П. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. «Тимирязевские чтения», вып. XII, 1954, М.

- Городков Б. Н. Почвы Гыданской тундры. «Тр. полярн. комиссии», вып. 7, 1932.
- Гуман В. В. Почвы и типы насаждений Заволжской дачи Казанской губ. «Тр. по лесн. оп. делу. России», вып. 31, 1911.
- Гуман В. В. Влияние рельефа и почвенно-грунтовых условий на рост леса в пределах Хреновской дачи Воронежской губ. «Лесн. ж.», № 5, 1913.
- Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии, 1907, Саратов.
- Доярченко Е. Реакция почвы в лесах, болотах и лугах. «Научно-агроном. ж.» № 9, 1926.
- Дубянский В. А. Песчаная пустыня юго-восточных Каракумов, «Тр. по прикл. бот.», т. XIX, № 4, 1928.
- Жудова П. П. Некоторые данные о растениях-индикаторах почвенных и лесорастительных условий. «Вестн. Моск. ун-та», № 2, 1955.
- Зайцев Б. Д. Почвенные условия местопроизрастания сосны и ели 1931, М.
- Закржевский Б. С. О влиянии гипсового процесса на развитие корневых систем пустынных ксерофитов и галофитов. В сб. «Хоз. осв. пустынь Ср. Аз. и Казахстана», 1934, Ташкент.
- Иванова Е. Н., Полынцова О. А. Почвы Европейских тундр. «Тр. Коми ФАН СССР», сер. геогр., вып. 1, 1952.
- Каз Н., Кириллович М., Лебедева Н. Движения сфагновых болот и формирование их микрорельефа. «Землеведение», т. XXXVIII вып. 1, 1936.
- Келлер Б. А. Очерк растительности Кальджирской долины. «Тр. почвенно-ботанич. экспед. по исслед. колонизац. районов Аз. России», ч. II, 1912.
- Келлер Б. А. Опыты и некоторые выводы по экологии солончакового растения *Salicornia herbacea*. «Вестн. оп. дела», № 1—2, 1921.
- Келлер Б. А. Явление крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления. «Тр. лабор. эвол. экологии раст.», т. I, 1940.
- Ковда Б. А. Биологические циклы движения и накопления солей в почве. «Почвоведение», № 4—5, 1944.
- Ковригин С. А. Опыт изучения зависимости между свойствами почвы и лесной растительностью. «Почвоведение», № 4, 1937.
- Кожевников П. П. Дубовые леса лесостепи Европейской части СССР «Тр. ВНИИЛХ», т. I, 1939.
- Колпиков М. Почвенно-геологическое обоснование типов леса Раифской лесной дачи. «Изв. Казан. ин-та с.-х. и лесовод.», вып. 5, 1925.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии, 1934, М. — Ташкент.
- Короткий М. Ф. К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы. «Мат. по изуч. Псков. губ.», 1912.
- Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губ. В сб.: «Очерки по фитосоциологии и фотогеографии», 1929.
- Крупеников И. А. О солевых свойствах селитрянки. «Бот. ж.», № 2, 1941.
- Купчинов Н. Н. Влияние осушения лесных земель на рост сосновых и ольховых древостоев БССР. «Тр. Инст. леса», т. XXI, 1955.
- Куркин К. А., Тихоненко Т. И. Нитратофильные растения и критерии нитратофильности. «Бот. ж.», № 12, 1958.
- Курочкина Л. Я. Растения-индикаторы почв целинных земель Акмолинской области. «Изв. АН Каз. ССР», сер. биол., вып. 2, 1956.
- Ларин И. В. Растительность, почвы и с.-х. оценка Чижинских разливов, 1926, Л.
- Ларин И. В. Опыт определения по растительному покрову почв, материн-

- ских пород, рельефа, с. х. угодий и других элементов ландшафта средней части Уральской губ., 1929, Кзыл-Орда.
- Левина Ф. Я. Микрокомплексы области бессточных рек междуречья Волга-Урал, основные черты их структуры и развития. В сб.: «Вопросы улучшения кормовой базы в степных, полупустынных и пустынных зонах СССР», 1954, М. — Л.
- Леонтьев В. Л. Растения, пригодные для закрепления берегов и дамб главного Туркменского канала. «Бот. ж.», № 4, 1952.
- Лопатин В. Д. Основные выводы из геоботанического изучения Тесовского болотного массива. «Вестн. Лен. Гос. ун-та», № 2, 1947.
- Луцк Дж. Ф. Механические препятствия в почве и развитие растений. В кн.: «Физические условия почвы и растения», (перев. с англ. изд. 1949). М. 1955.
- Магницкий К. П. Оценка питательного режима почвы по химическому анализу растений. «Почвоведение», № 7, 1954 а.
- Магницкий К. П. Диагностика питания растений по их внешнему виду. В сб.: «Агрохимические методы исследования почв», 1954 б, М.
- Мазинг В. В. Использование растений-индикаторов в лесоводстве (русск. резюме). «Ежегодник общества естествоиспытателей АН ЭССР», т. 48, 1955.
- Малина У. Определение засоленности почв по растительности. «Соц. с.-х. Азербайджана», № 6, 1952.
- Марковский А. В. К вопросу о применимости вегетативного метода для целей бонитировки почв. «Тр. втор. совещ. почвоведов», вып. 2, 1908.
- Молчанов А. А. Сосновый лес и влага, 1953, М.
- Морозов Г. Ф. Учение о типах насаждений, 1931, Сельхозгиз.
- Ногтев В. П. Растения как ориентировочные показатели обеспеченности почв известью, 1932, Нижний Новгород.
- Орлов А. Я. Температура почв и производительность лесов. «ДАН СССР», т. 91, № 4, 1953.
- Петров В. В., Поддубный Н. Н. Сорная растительность как показатель почвенных условий в учебном хозяйстве «Муромское». «Докл. ТСХА», вып. 42, 1959.
- Погребняк П. С. Лесорастительные условия Правобережного полесья УССР. «Тр. по лесному опытному делу Украины», вып. 7, 1927.
- Полянская О. С. Опыт сравнительного изучения местообитаний методом фитометров. «Сов. бот.», № 6, 1936.
- Поплавская Г. И. Экология растений, 1948, М. Признаки голодания растений (перев. с англ. изд. 1949), 1957, М.
- Прохоров Н. И. Черный лес. «Почвоведение», № 4, 1905.
- Работнов Т. А. Наблюдения над содержанием нитратов в луговых и лесных растениях. «Сов. бот.», № 1, 1940.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель, 1938, М.
- Раменский Л. Г. Классификация земель по их растительному покрову. «Проблемы ботаники», вып. 1, 1950.
- Рамзаев Ф. С. Растения как показатели интенсивности эрозии. «Бот. ж.», № 3, 1956.
- Рассел Д. Е. Почвенные условия и рост растений, 1936.
- Ратковский С. П. Приуроченность древесных пород и кустарников к почвообразующим горным породам и почвам. «Изв. АН Уз. ССР», № 9, 1955.
- Рахманина А. Т. Зависимость распределения растений от степени засоления почв (на примере одного из солончаков Восточного Закавказья). «Тр. БИН», сер. III (Геоботаника), вып. 2, 1957.
- Русанов Н. Ф. Эксперимент в изучении видов рода *Tamarix*. В сб.: «Растение и Среда», т. I, 1940.

- Самбук Ф. В. Краткая характеристика основных типов Малоземельской тундры. «Тр. поляр. комиссии», вып. 6, 1931.
- Сахаров М. И. Промерзание и разморозание почв в лесных фитоценозах. «Метеорол. и гидрол.», № 11—12, 1938.
- Сергеев Л. И. Выносливость растений, 1953, М.
- Сибирякова М. Д., Вернандер Т. Б. Определение типов леса по растениям-индикаторам, 1957, М.
- Смелов С. П., Работнов Т. А. Материалы к изучению реакции луговых почв и распределения в связи с ней луговой растительности. «Изв. Гос. луг. инст.», № 1—3, 1929.
- Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. «Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехн.-Акад.», вып. 2, 1931.
- Строганов Б. П. Растения и засоленные почвы, 1958, М.
- Тагунова Л. Н. О связях почвенно-растительного покрова северо-восточного побережья Каспийского моря с условиями засоления и увлажнения. «Бюлл. МОИП», сер. биол., т. 65, вып. 1, 1960.
- Тумин Г. М. Соотношение растительности с данными водных вытяжек у почв Атбасарского уезда Акмолинской области. «Ж. Опытной агрономии», т. 11, кн. 5.
- Уткин А. И. Некоторые особенности распространения корневых систем древесных пород в холодных почвах. «Сообщ. Ин-та леса», вып. 9, 1958.
- Федоров Б. В. Определение степени осолонения почв по растительному покрову. Голодностепская с.-х. оп. ст., отдел солонч., вып. 10, 1930.
- Федоров Б. В. Практическое использование экологических рядов в бонитировке почв пустынной зоны. Сб. «Физиология устойчивости растений», М., 1960.
- Хитрово А. К вопросу о почвах Казанского правобережья реки Волги. «Изв. Лесн. ин-та», вып. 22, 1912.
- Чаянов С. К. Краткое сообщение о почвах и растительности Темирского опытного поля в связи с вопросом о бонитировке почв целинных степей по растительности, их покрывающей. «Изв. Моск. с.-х. ин-та», кн. 4, 1909.
- Шахов А. А. Солеустойчивость растений 1956, М.
- Шукевич М. М. Миграция солей в почвах и растениях пустыни. «Тр. почв. ин-та АН СССР», т. 19, вып. 2, 1939.
- Ярошенко П. А. Растительность как индикатор почвенно-климатических условий влажных субтропиков. «Тр. мол. уч. Арм. ФАН СССР», 1939.
- Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове, 1950, М.
- Bourne R. Regional survey and its relation to stock — taking of the agricultural and forest resources of the British Empire. «Oxford Forestry Memoire», № 13, 1931.
- Armes F. W., Gerdel R. W. The seedling plant method of determining soil nutrient deficiency. «Soil Sci.», v. 23, № 6, 1927 a.
- Armes F. W., Gerdel R. W. Potassium content of plants of plants as an indicator of available supply of soil. «Soil sci.», v. 23, № 3, 1927 b.
- Cajander A. K. Beiträge zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen Nordliches Eurasiens. III. Die Alluvionen der Torneo-and Kemi — Thäler. 1909, Helsingfors.
- Cajander A. K. Theory of forest types. «Acta Forestalia Fennica», H. 29, 1926.
- Clements F. E. Plant indicators. «Corgnie Inst. Wash. Publ.», № 290, 1920.
- Clements F. E., Goldschmidt G. W. The phytometer method in ecology. 1924. Wash.
- Colwell R. The estimation of ground conditionis from aerial photographic interpretation of vegetation types. «Photogr. Eng.», v. 12, № 4, 1946.

- Dhawan C. L., Bahri I. C. Natural flora as an index for soil classification in semiarid and arid zones. «J. Indian. Bot. Soc.», v. 36, № 4, 1957.
- Dunnewald T. F. Vegetation as an indicator of the fertility of sandy pine plain soils in northern Wisconsin. «Journ. Amer. Soc. Agron.», v. 10, № 1, 1918.
- Eliason E. J. Buckwheat as an indicator of the relative nitrogen requirement of conifers. «Journ. Forestry.», v. 33, № 1, 1935.
- Ellenberg H. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. 1950. Stuttgart — Ludwigsburg.
- Ellenberg H. Wiesen und Wälder und ihre standörtliche Bewertung. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie, B. II, Stuttgart-Ludwigsburg, 1952.
- Fireman M., H., E. Hayward. Indicator significance of some shrubs in the Escalante desert, Utah. «Botanical Gazette», v. 114, № 2, 1952.
- Grantham D. R., Pilson R. D. Plant ecology as an aid to colonial development. «Colonial plant and animal products», v. 4, № 2, 1954.
- Hjalset A. C. The effect of salt on the growth of *Salicornia*. «Ann. Bot.», v. 29, 1915.
- Harris J. A., Gorther R. A., Hoffman W. E., Lawrence J. V., Valentine A. T. 1924. The osmotic concentration, specific electrical conductivity and chlorid content of the tissue fluids of the indicator plants of Tooele Valley, Utah. «Journ. Agr. Res.», v. 27, 1924.
- Hou Hsiou-yu, Chang-tu Chen, Hsien-pu Wang. 1956. The vegetation of China with special reference to the main soil types. Report for 6. «Intern. Congr. Soil Sci.», 1956.
- Ionesco T. Essai d'estimation de la valeur indicatrice des espèces psammophiles en pays semi-aride (Doukkala; Maroc). «Bull. Serv. Carte Phytogéogr.» sér. B, III, 1958.
- Ionesco T. La valeur indicatrice des espèces psammophiles en pays semi-aride des Doukkala (Maroc). Rapports du sol et de la végétation. Première Colloque Soc. Bot. Fr. Paris, 1960.
- Kearney T. H., Briggs L. J., Svantz H. L., Mc Leane J. W., Pie-meisel R. L. Indicator significance of vegetation in Tooele valley, Utah. «Journ. Agr. Res.» v. 1, № 5, 1914.
- Kelley A. P. Plant indicators of soil types. «Soil Sci.», v. 13, № 6, 1926.
- Killian Ch. Sols et plantes indicatrices les parties non irriguées des oases de Figuig et de Beni Ounif. «Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord», t. 32, № 7, 1941.
- Killian Ch. Nouvelles observations sur les conditions édaphiques et les réactions des plantes indicatrices dans des réserves de pâturage de la région alfatière Algérienne. «Ann. Inst. Agric. Algérie», v. 5, № 3, 1950.
- Killian Ch. La végétation autour du chott Hodna indicatrice des conditions culturales et son milieu édaphique. Désert Res. Proc., Int. Symp., 1952, Jerusalem.
- Korstian C. F. Indicator significance of native vegetation in the determination of forest sites. «Plant World», v. 20, 1917.
- Kotilainen M. J. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaction des Torfbodens. «Finska mosskultur foreningen», № 7, 1928.
- Kraus G. Boden und Klima auf kleinsten Raum, 1911, Jena.
- Kruedener A. Ingenieur Biologie. 1951, Basel.
- Li Yang-hau, Hsü Han-ching. A general survey of the weeds and ecological anatomy study of the typical plant indicators of the national Kwangpei Farm and its vicinity, located on the saline soil, newly cultivated region (summary). «Acta Agr. Sinica», v. 10, № 12, 1959.
- Linstow V. O. Bodenanzeigende Pflanzen. «Abh. preuss. Geol. Landesanst.» H. 114, 1929.
- Macdonald W. A. Testing soils by the colors of the plant foliage. «Amer. Agr.», v. 53. 1894.

- Neubauer H. The utilization of seedlings in the estimation of soil nutrients. *Int. Rev. Sci. and Pract. Agr.*, v. 2 (n. s.), 1924.
- Olsen C. The ecology of *Urtica dioica* L. *Journ. Ecol.*, v. 9, № 1, 1921.
- Olsen C. Studies on the hydrogenion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. *Compt. rend. d. trav. Labor. Garlsberg*, v. 15, № 1, 1923.
- Pinckney R. M. Sorghum as an indicator of available soil nitrogen. *Soil Sci.*, v. 17, 1924.
- Portères R. Les plantes indicatrices du niveau de fertilité du complexe cultural édapho-climatique en Afrique Tropicale. *Agronomie Trop.*, № 3, 1947.
- Portères R. Les sols et leurs plantes indicatrices en agronomie tropicale. Rappports du sol et de la végétation. Premier Colloque Soc. Bot. Fr. Paris, 1960.
- Prescott I. D. 1931. The soils of Australia in relation to vegetation and climate. *Coun. Sci. Ind. Res., Aust. Bull.* № 52.
- Ratray J. M. Some plant indicators in Southern Rhodesia. *Rhodesia Agr. Journ.*, v. 51, № 3, 1954.
- Sagalen P. L'étude de la végétation et la prospection pédologique. Cas particulier de l'Ouest et du Nord-Ouest de Madagascar. Rappports du sol de la végétation. Premier Colloque Soc. Bot. Fr. Paris, 1960.
- Scaioni A. Einführung in die Praktische Vegetationskunde. 1955, Berlin.
- Schönnar S. Untersuchungen über die Korrelation zwischen der floristischen Zusammensetzung der Bodenvegetation und der Bodenazidität, sowie anderen chemischen Bodenfaktoren. *Mitt. d. Ver. f. Forstl. Standortskart.*, H. 2, 1952.
- Schuster C. E., Stephenson R. E. Sunflower as an indicator plant of boron deficiency in soils. *Journ. Am Agr.*, v. 32, № 8, 1940.
- Shantz H. L. Natural vegetation as an indicator of capabilities of land for crop production the Great Plaine area. *U. S. Der. Agr. Bur. Plant. Indus. Bull.* № 201, 1911.
- Shantz H. L., Piemeisel R. L. Indicator significance of the natural vegetation of the southwestern desert region. *Journ. Agr. Research.*, v. 28, № 8, 1924.
- Shantz H. L., R. L. Piemeisel. Types of vegetation in Escalante valley, Utah, as indicator of soil conditions. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, № 13, 1940.
- Sisam J. W. Site as factor in silvaculture-its determination with special reference the use of plant indicators. *Can. Dept. Mines and Resources. Silv. Res.*, note 54. 1938.
- Skerman S. J. Use of vegetation in locating solonetz soils in Queensland. *Queensland Journ. Agr. Sci.*, v. 5, № 1, 1948.
- Stamp D. L. The aerial survey of the Irrawady delta forests (Burma). *Journ. Ecol.*, v. 13, № 2, 1925.
- Stanley O. B. Indicator significance of lesser vegetation in the Yale Forest near Keene, N. Hamp. *Ecology*, v. 19. 1938.
- Storie E. Relationship between topography, vegetation and soils in Northeastern California. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, v. 2, 1937.
- Troll C. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. *Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkunde zu Berlin*, H. 718, 1939.
- Walther H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. 1927, Stuttgart.
- Zohary M. A geobotanical soil map of Western Palestine. *Palestine Journ. of Botany*, Jerusalem series, v. 4, № 1, 1947.

Различные элементы гидросферы земли тесно связаны с растительным покровом. Поэтому растительные индикаторы могут быть использованы и при изучении вод морей и океанов, поверхностных вод суши, снежного покрова, подземных вод и почвенногрунтовой мерзлоты.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД

При изучении поверхностных вод ботанические показатели используют для характеристики водной среды постоянных и временных водоемов, а также поверхностного стока с водоразделов.

Акватории океанов, морей и озер

Состав и распределение растительности бентоса и планктона морей и озер является показателем освещенности, температуры, химического состава, богатства органическим веществом, перемещения водных масс, ледового режима (Шарпан, 1946; Зернов, 1949; Gessner, 1959). Планктон служит индикатором гидрологического состояния и происхождения вод, бентос — показателем среднего гидрологического режима придонных слоев в течение продолжительного времени (Горбунов, 1934).

Вертикальное распределение подводной растительности отражает изменение освещенности с увеличением глубины. Вдоль побережья Черного моря на верхней сублиторали от 0 до 3—5 м с освещенностью 100 000—80 000 lux преобладают наиболее светолюбивые виды (полифоты): цветковая *Zostera*, зеленые водоросли — *Ulva lactuca*, виды *Cladophora*, *Enteromorpha* с примесью бурых — *Dilophus repens*, *Padina pavonia* и красных — *Ceramium ciliatum*, *Polysiphonia opaca* (Лубищенко, Тиховская, 1929; Петров, 1960). Среднюю сублитораль от 3—5 до 10—15 м глубины с освещенностью 40 000—20 000 lux занимают умеренно светолюбивые водоросли (мезофоты), преимущественно бурые: *Cystoseira barbata*, *Dilophus fasciola*, *Nereia filiformis*, *Zanardinia prototypus* с примесью

красных — *Ceramium rubrum*. Наконец, в нижней сублиторали и элиторали на глубинах от 10—15 до 50—60 м, где освещенность падает до нескольких сот lux, распространены лишь тенелюбивые (умброфильные) красные водоросли — *Phyllophora nervosa*, *Dasya pedicellata*, *Polysiphonia elongata*, а также бурые — *Ectocarpus siliculosus* и др. По глубине распространения поли- и мезофитных водорослей можно судить о прозрачности воды.

Для многих водорослей специфична узкая температурная приуроченность (стенотермность), почему они могут быть использованы как показатели определенных тепловых свойств воды. Так, например, криофильная водоросль *Phaeocystis pouchetii* с экологическим минимумом 1,0°C, оптимумом 6°C и максимумом 11,6°C служит характерным показателем холодных полярных вод (Зернов, 1949). Холодостойки виды *Fucus*, *Bangia*, *Enteromorpha*. Наоборот, термофильные водоросли *Trichodesmium* и большинство *Syracosphaera* встречаются лишь в теплых водах при температуре около 20°C. Типичными представителями тропических вод являются донные бурые водоросли *Sargassum*, *Sphacelaria*, а также виды *Siphonaceae*, *Lithothamnium*.

Со степенью минерализации воды тесно связаны стеногалинные организмы. Эвгалинная водоросль *Halosphaera viridis*, например, избегает недостаточно соленые воды (ниже 30‰). Для соленых морских вод характерны сообщества бурых и красных водорослей — *Fucus*, *Cystoseira*, *Laminaria*, *Macrocystis*. Большое число водорослей указывает на мезогалобрионные условия с соленостью от 3 до 30‰. Многие водоросли служат индикаторами пресных или слабоминерализованных вод (до 3‰), например *Rhizolenia longyseta*, виды *Spirogyra*. В результате разной чувствительности водорослей к солености их распределение характеризует смены вод различной степени минерализации. В норвежских фиордах с падением солености последовательно исчезают *Fucus serratus*, затем *F. vesiculosus*, *F. sherardi* и последним *F. ceranoides* (по Шаферу, 1956).

Планктонная «мозаика» также отражает распределение вод различной солености.

Чувствительным индикатором содержания хлоридов в засоленных водах оказались диатомовые водоросли (Budde, 1931, 1933; Gessner, 1959). Полигалинные диатомеи — *Nitzschia ovalis*, *Navicula longirostris* — указывают на содержание Cl 60—80 г/л. Эвгалинные виды *Nitzschia frustulum* распространены при концентрации Cl 30—50 г/л. Известно большое число мезогалинных водорослей — *Amphora commutata*, *Nitzschia apiculata*, *Melosira nummuloides* — показателей содержания Cl от 7 до 20 г/л (группа а) или от 2 до 6 г/л (группа в).

Наконец, индикаторами низкой солености (Cl до 2 г/л) служат *Cyclotella meneghiniana*, *Thalassiosira fluviatilis*.

В озерах также используют растительность как индикатор химических свойств воды (насыщенность органическими веществами, засоленность легкорастворимыми солями). В пресных озерах гумидной зоны Европейской части СССР эвтрофные воды, насыщенные гуминовыми соединениями и минеральными веществами, сопровождаются богатой прибрежной растительностью из *Oenanthe aquatica*, *Phragmites communis*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, а также плавающих *Nuphar luteum*, *Nymphaea candida* и погруженных растений *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium simplex*. Олиготрофные, наиболее чистые, бедные органическим веществом воды характеризуются специфичной растительностью из видов *Isoëtes lacustris*, *Sparganium affine*, *Littorella* sp., *Lobelia* sp. Дистрофные воды, насыщенные гуминовыми соединениями, кислые, бедные минеральными веществами характерны для заболоченных лесных и сфагновых торфянистых территорий. В дистрофных водоемах первый прибрежный пояс образуют *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, зеленые мхи, которые дальше в воде сменяются поясами рдеста, водяной гречихи, ежеголовника.

В озерах аридной зоны, растительность также служит индикатором минерализации воды. В озерах Северного Казахстана *Sagittaria sagittifolia*, *Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides* являются индикаторами пресных вод (Поляков, 1952). Другие растения распространены в засоленных озерах (свыше 1 г/л): *Myriophyllum verticillatum*, *Nymphoides peltata*, *Potamogeton compressus* и др.

Изучение вертикального размещения водорослей позволяет дать характеристику стратификации температуры и солености по разрезу. Проводя гидробиологические исследования в оз. Могильном (побережье Кольского полуострова), С. А. Зернов (1949) нашел, что в верхних слоях (0—5 м) обитают пресноводные водоросли — *Rivularia*, *Enteromorpha*, *Cladophora*, а на глубине 8—13 м в изобилии произрастают полигалинные красные водоросли *Phyllophora brodiaei*. Такая вертикальная экологическая совмещенность является показателем двухъярусной стратификации вод: сверху пресный ярус, внизу — соленый.

Примером температурной ярусности может служить состав и распределение водорослей Белого моря (Калугина, 1958). Там, в поверхностных относительно теплых (около 10°C) слоях воды распространены бореальные виды *Fucus vesiculosus*, *Laminaria sacharina*, *Ceramium rubrum*. Глубже 20 м, в более холодных горизонтах, где господствуют отрицательные температуры, они сменяются криофильными аркти-

ческими видами *Polysiphonia arctica*, *Ceratocolax hartzii*, *Phyllophora interrupta*.

Особенности в распределении морских водорослей характеризуют направление и интенсивность морских течений. Появление теплолюбивой флоры в холодных местах свидетельствует о наличии теплых течений. Так, распространение теплолюбивой водоросли *Halosphaera viridis* в холодном Карском море позволяет проследить теплые ветви Нордкапского течения (Зернов, 1949). Наоборот, появление холоднолюбивых водорослей на средних широтах указывает на проникновения холодных полярных вод. Например, у западного побережья Южной Африки холодостойкие виды родов *Laminaria* и *Macrocystis* используют в качестве индикатора вод холодного Бенгуэльского течения (Isaac, 1938).

Кроме аномалий в размещений стенотермных видов, выводы о перемещениях водных масс позволяет сделать изучение географии водорослей различной степени галобионтности. Пресноводные водоросли далеко внедряются в морские воды против устьев крупных (Конго, Амазонка) и мелких рек (р. Умба, Киселев, 1939), где характерны стоковые течения, опресняющие соленые морские воды. Наоборот, полигалинные виды проникают в солоноватоводные моря с океаническими водами (атлантические ветви в Северном море и др.).

Гран в 1902 г. установил, что многие планктонные организмы могут служить отличными индикаторами морских течений. Последовательным развитием этих идей явилось изучение планктона Северного моря и составление планктонной «мозаики», отражающей генетический состав вод (Braagud, Gaarder, Grøtved, 1953; Gessner, 1959). Авторами выделен ряд гидрологических районов и для каждого даны так называемые руководящие формы (табл. 12).

Развитие водной растительности может свидетельствовать о вертикальном перемещении водных масс. Нисходящие токи, сопровождающие сильные течения, приводят к улучшению аэрации, солевого режима глубинных слоев и «опусканию» ярусов растительности. Показателем этих явлений служит распространение крупных *Rhaeophyceae* до больших глубин около Оркнейских островов, у тихоокеанского побережья Северной Америки (Charman, 1946). С подъемом глубинных вод и обогащением поверхностных слоев нитратами и фосфатами связаны места наиболее обильного развития фитопланктона у берегов Алжира и Аравийского полуострова (Зернов, 1949). В полярных морях, наоборот, минимальное количество фитопланктона фиксирует поднятие холодных вод к поверхности, а максимальное — погружение теплых слоев на глубину (Хмызникова, 1947).

**Растительные индикаторы основных гидрологических районов
Северного моря (Gessner, 1959)**

Воды	Индикаторы
Поступающие атлантические воды с океанической соленостью	<i>Coccolithus huxleyi</i> , <i>Exuviaella baltica</i> .
Местные атлантические воды	<i>Skeletonema costatum</i>
Воды Фарерских островов	<i>Thalassiosira gravida</i> , <i>Nitschia delicatissima</i>
Воды Оркнейских и Шетландских островов	богаты диатомовыми, <i>Asterionella japonica</i> , <i>Chaetoceros debilis</i>
Прибрежные воды Северной Шотландии	<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>
Прибрежные воды Южной Шотландии	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>
Прибрежные воды Йоркшира	богаты диатомовыми, <i>Chaetoceros</i> , <i>Nitschia</i> , <i>Asterionella</i>
Прибрежные воды Норфолка	<i>Chaetoceros danicus</i>
Воды устья Дуврского канала	богаты прикрепленными диатомовыми, <i>Melosira sulcata</i> , <i>Bellerochea malleus</i>
Прибрежные воды Фрисландии и Ютландии	богаты диатомовыми, <i>Cerataulina bergoni</i> , <i>Eucampia zodiacus</i> , <i>Phaeocystis</i> sp.
Поступающие балтийские воды у Каттегата	<i>Chaetoceros tortissimus</i>
Норвежские прибрежные воды	бедны диатомовыми, преобладают перидиней, <i>Peridineum trochoideum</i> , <i>Exuviaella baltica</i> , <i>Ceratium</i> sp.
Центральное «высокое» море, Доггербанк	<i>Rhizosolenia imbricata</i>

В арктических районах состав фитопланктона может быть использован как индикатор ледового режима морей (Ширшов, 1936). В этих морях развитие водорослей начинается с того момента, когда поверхность освобождается ото льда. Следовательно, степень или стадия развития планктона свидетельствует о сроках существования «открытого» моря. Массовое развитие «весенних» видов, преимущественно диатомовых, с большим содержанием хлорофилла говорит о недавнем вскрытии льдов — около 15—20 дней назад. Причем «ранневесенние» диатомеи — *Thalassiosira gravida*, *Achnanthes taeniata*, *Fragilariā oceanica*, *F. islandica* — развиваются в течение первой декады, а «поздневесенние» — *Chaetoceros socialis*, *Ch. furcellatus* — во вторую декаду после очищения поверхности моря. Это массовое «весеннее цветение» океана, расходуящее основной запас питательных веществ в воде, сменяется затем аспектом с преобладанием перидиней и незначительным числом диатомовых. Индикатором длительного (по крайней мере, месяц) освобождения воды ото льда служит массовое развитие «летнего» планктона с ничтожным количеством хлорофилла — *Peridinium pellucidum*, *P. brevipes* и др. с примесью бесцветных диатомей — *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros mitra*.

Прибрежно-водную и погруженную растительность можно использовать в качестве показателя гидродинамических условий в акваториях озер, рек и водохранилищ (Есьман, 1911; Бяллович, 1955; Волков, 1957).

В водохранилищах и крупных реках при небольших скоростях течения воды (до 0,05—0,07 м/сек) и умеренном волнении развиваются пояса сообществ разнообразного состава: *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Nuphar luteum*, *Myriophyllum spicatum* и т. п. На участках с быстрым течением (0,07—0,20 м/сек) остаются лишь чистые заросли *Phragmites communis*, а из погруженных — *Potamogeton fluitans*, *Calla palustris*.

Наличие зарослей прибрежно-водной растительности указывает на значительное ослабление воздействия волн на берег. Так, заросли тростника средней густоты на каждый 1 м ширины гасят волны на 4—7%, а повышенной густоты — на 20% и уменьшают величину динамического давления волны на берег до 60%. Несколько рядов кустарниковых ив (*Salix triandra*, *S. cinerea*) полностью гасят волны высотой 0,5—0,6 м и выше. Значительно менее волнозащитны деревья.

Заросли погруженных растений тормозят движение воды в русле. Водная растительность при прочих равных условиях снижает скорость течения воды на 25% и более по сравнению со скоростью на свободном от трав участке реки.

Приливные зоны морских побережий

Распределение растительности на низменных морских побережьях соответствует продолжительности приливов (Лесков, 1936; Корчагин, 1937). По берегам Мезенского залива Белого моря на участках, подверженных наиболее длительному и ежедневному заливанию, преобладает болотно-солончаковая растительность: группировки *Hippuris maritima*, *Agrostis prorepens*, *A. maritima*, *Heleocharis euuniglumis*, *Puccinellia suecica*, *P. maritima* (Корчагин, 1937). Участки террасы, заливаемые ежедневно, но на более короткое время и лучше дренированные, заняты лугово-солончаковой растительностью: группировки *Plantago subpolaris*, *Juncus gerardii*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritima*, *Alopecurus ventricosus*, *Carex subspathacea* и *Agropyrum repens*, распределение которых зависит от засоленности почв. Повышенные и удаленные от побережья участки морской террасы, не подверженные ежедневным приливам, затопляются около двух раз в месяц во время высоких сизигийных приливов и сильных штормов. Они заняты лугово-болотной растительностью, где в зависимости от увлажнения и засоления почв преобладают *Carex norvegica*, *Festuca rubra*, *Agrostis alba*, *Calamagrostis neglecta*, *Phragmites communis*. Незаливаемая приморская равнина занята суходольной растительностью с злаково-разнотравными группировками *Festuca rubra*, *Allium schoenoprasum*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis verticillata*, *Vicia cracca*.

Характер растительности приливных зон изменяется в зависимости от географических условий (Weber, Emerling, 1910; Корчагин, 1937; Stamp, 1925; Dansereau, 1947). Для растительности морских террас, как отметил А. А. Корчагин (1937), характерны следующие зональные закономерности: с севера на юг заболоченность убывает, а количество галофитов, наоборот, увеличивается.

Большой интерес представляет использование ботанических признаков для определения повторяемости цунами и протяженности волноопасных зон. Как показали наблюдения Миллера, произведенные в 1958 г. (Miller, 1960) в одном из заливов юго-западного побережья Аляски, вдоль берегов, подверженных недавнему (1954) набегу гигантских волн, протягиваются полосы полностью нарушенных древесных насаждений, поваленных стволов, смытой кустарниковой и травянистой растительности. На побережье удается выявить также следы прежних, еще более мощных волн. Так, выше расположена полоса молодых зарослей тополя, ольхи, ели, возраст которых, судя по подсчету годовичных колец, колеблется около 14—17 лет. Вдоль верхней границы этой полосы на стволах наиболее старых деревьев наблюдаются механи-



Рис. 24. Полоса скопления водорослей и фитопланктона на стыке вод Азовского моря (1) пониженной солености ($10-12\text{‰}$), богатых органическим веществом и насыщенных фитопланктоном (до $4-8 \text{ г/м}^3$) с черноморскими водами (2) повышенной солености ($17-18\text{‰}$), богатых кислородом и бедных фитопланктоном (до $0,3-0,2 \text{ кг/м}^3$). Аэрофотоснимок А. И. Бабкова, Ю. Д. Шарикова.

волновым разрушениям. Найденные заплывшие повреждения на стволах старых деревьев позволяют датировать это цунами 1850—1853 гг. Таким образом, изучение растительности побережья позволяет определить волноопасные зоны.

Периодически заливаемые поймы рек

• Распределение растительности отражает длительность затопления пойм (поемность) паводковыми водами (рис. 25). В равнинных условиях умеренной зоны Европейской части

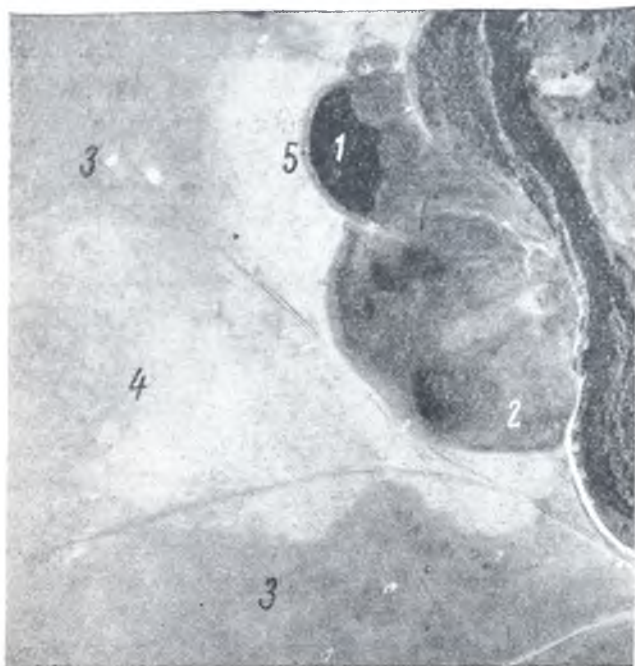


Рис. 25. Растительность различных гидрологических уровней в сухой степи:

1 — старицы с ситником, рогозом, осокой залиты большую часть лета, 2 — нижние уровни поймы с осочниками заливаются до 50 дней, 3 — средние уровни поймы с луговыми злаками (пырей, вейник, костер), заливаются на 20—30 дней, 4 — верхние уровни с ксеромезофитными лугами из пырея, лисохвоста, морковника, типчака заливаются менее 10—20 дней, 5 — старопойменные участки с ксерофитной растительностью (типчак, ковыль) не заливаются

СССР (Шенников, 1930; Еленевский, 1936; Раменский, 1938) низкие участки поймы, заливаемые на продолжительный срок — свыше 50 дней, заняты простыми по составу, несформировавшимися группировками гигрофильного разнотравья, осок и гигромезофильных злаков: *Glyceria aquatica*, *Carex gracilis*, *C. aquatilis*, *Beckmannia eruciformis*, *Digraphis arundinacea*. Средние уровни пойм затопляются на менее длительные сроки — 20—30 дней. Там распространены сложные по составу, мезофитные разнотравно-злаковые группировки: *Alopecurus pratensis*, *Agrostis alba*, *Phleum pratense*, *Trifolium*

montanum, *Genista tinctoria*. Верхние уровни и удаленные от реки участки поймы заливаются на короткий срок (до 10 дней). Они заняты изреженными травостоями из короткопоемных растений: *Carex nigra*, *C. schmidtii*, *Koeleria delavignei*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis* и др.

Индикаторами незаливаемых участков являются различные группировки суходольных лугов, лишайники и сфагновые олиготрофные мхи, не выносящие затопления. Нижняя граница появления эпифитных лишайников на коре деревьев, произрастающих в пределах поймы, служит индикатором максимального уровня половодья.

Произрастание растений, устойчивых к затоплению, отражает его максимальную продолжительность (Бяллович, 1957; Леонтьев, 1952; Hall, Smith, 1955). Наиболее устойчивые к затоплению породы — *Salix cinerea*, *S. alba*, *S. triandra*, *S. rossica*, *Fraxinus pennsylvanica* — выдерживают регулярное затопление до 6 месяцев и нерегулярное — в течение всего года. Устойчивы к затоплению до 3–5 месяцев *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Populus nigra*, *Elaeagnus angustifolia*, до 3–4 месяцев — *Salix acutifolia*, *S. caspica*. Выдерживают затопление продолжительностью 1,5–3 месяца *Populus tremula*, *Tamarix ramosissima*, *Rhamnus frangula*, *Padus racemosa* и др. Отрицательными индикаторами неподготовленного затопления являются многие хвойные *Larix dahurica*, *Pinus sibirica*, *Picea excelsa* и др.

Специфические условия пойменного режима оказывают влияние и на флору пойм. На лугах Средней Волги А. П. Шенников (1930) отмечает ряд разновидностей, приуроченных исключительно к пойме: *Heleocharis eupalustris*, var. *glaucescens*, *Ranunculus polyanthemus* var. *wolgensis*, *Genista tinctoria* var. *latifolia*. Пойменные фенотипы Нижней Волги описаны А. Д. Фурсаевым (1934).

Индикаторами периодического заливания служат морфологические признаки. У деревьев и кустарников, произрастающих в пределах заливаемой поймы, стволы и ветви бывают изогнуты по направлению течения. На стволах деревьев наблюдаются следы поранений льдинами. Высота поврежденных соответствует уровню воды в половодье.

Периодически заливаемые замкнутые понижения

Замкнутые понижения с переменным гидрологическим режимом характерны для субаридных условий степей и полупустынь. Индикатором переменности увлажнения служит экологическая совмещенность в одной группировке растений умеренновлажных — *Galium verum*, *Inula britannica* и избы-

точно увлажненных лугов — *Schoenoplectus lacustris*, *Heleocharis euuniglumis*, *Butomus umbellatus*. Эта совмещенность является следствием переувлажнения почв в одну часть вегетационного периода, высыхания почв и глубокого опускания грунтовых вод — в другую.

Косвенными индикаторами гидрологического режима лиманов и западин служат растения, приуроченные к почвам повышенного увлажнения. Наличие мезогигрофитной растительности в понижениях степей и полупустынь указывает

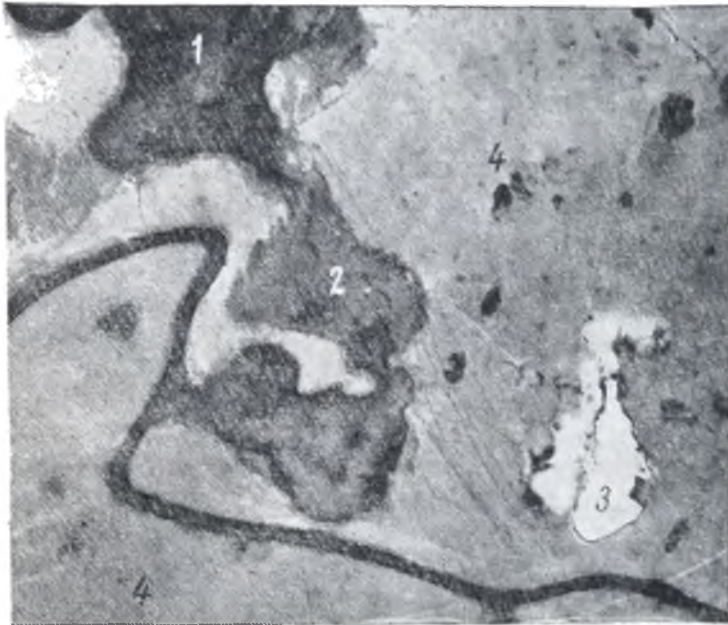


Рис. 26. Лиманы древнедельтовой равнины различной длительности затопления:

1 — лиманы с сорно-разнотравно-осоково-пырейной растительностью заливаются ежегодно на длительный срок, 2 — лиманы с пырейно-ажреково-полевой растительностью заливаются на более короткий срок, не каждый год и не полностью, 3 — лиманы с солончками и галофитной растительностью заливались в прошлом, 4 — незаливаемые водоразделы с биюргунниками

на места временной концентрации поверхностных вод. При этом чем гигрофильнее растительность, тем о более длительном заливании она свидетельствует. Отрицательными индикаторами заливания почв являются ксерофиты — *Festuca sulcata*, *Artemisia lercheana*.

Существует тесная зависимость между растительными группировками и длительностью затопления лиманов и западин (рис. 26). В одном из лиманов Целиноградской области (Склярова, 1956) расположенная в центральной части лимана

осоково-ситниковая группировка заливается при стаивании снега весной на 67 дней слоем воды, достигающим 67 см глубины. Пырейно-бекманниевая группировка там же заливается на 58 дней слоем воды до 59 см, пырейно-кострово-лисохвостовая — на 50 дней слоем воды до 38 см. Окружающие их группировки, занимающие пологие склоны понижения, заливаются на менее продолжительные сроки: пырейно-вейниково-кострово-разнотравная — на 28—24 дня, разнотравно-злаковая — на 22. Наиболее кратковременно и не каждый год заливаются расположенные по окраинам понижения лугово-степные группировки. Не заливаются в обычные годы группировки разнотравно-пырейно-типчакковая, пырейно-типчакково-полынная. Указанные группировки сменяются на незаливаемых суходолах типчакково-ковыльными, типчакково-полынными группировками.

В полупустынных лиманах большее значение имеет повторяемость затопления, чем его длительность (Соловьев, Усов, 1938). В лиманах Заволжья дно, затопляемое ежегодно или четыре года из пяти, занято гигрофитами: *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, *Carex acuta*. Зона четырех-трехкратного заливания прослеживается осоково (*Carex acuta*, *Juncus gerardii*) — злаковыми (*Agropyrum repens*, *Beckmannia eruciformis*) фитоценозами.

При уменьшении затопления до трех-двух раз в пятилетие преобладают злаково-осоковые группировки — *Agropyrum repens*, *Hierochloe odorata*, *Carex nutans*. Окраины лиманов, затопляемые раз в пять лет, заняты злаковыми группировками с *Agropyrum repens*, *Alopecurus pratensis*, *Agropyrum pectiniforme*. Вдоль границ заливания протягивается кольцо галофитов — *Atriplex verrucifera*, *Camphorosma monspeliacum*, за которым располагаются полынно-злаковые полупустыни.

При эпизодическом затоплении низин с многолетними перерывами меняется состав приуроченной к ним растительности. В заповеднике Аскания-Нова (Шалыт, 1930) в сухие годы, когда понижения (поды) не заливаются, основной фон растительности на них образует типчак. Покрытие растительности не превышает 30—40%. Если под с весны заливается водой, то типчак, не переносящий затопления, исчезает. Пырей разрастается в громадном количестве и образует густой травостой с покрытием до 80%.

В пустынях индикаторами периодического затопления служат некоторые галофиты, такие как солерос (Келлер, 1940). Некоторые виды тамарикса в первые годы своей жизни гигрофитны и возобновляются только в условиях периодического заливания поверхностными водами по окраинам солончаковых понижений (Русанов, 1949). Периодическое затопление полезно и даже необходимо для возобновления и роста лоха,

туранги, чингиля (Леонтьев, 1952). Хорошо переносят затопление лиций, верблюжья колючка, соляноколосник.

Распространение слоевищ водорослей (*Phormidium*, *Microcoleus* и др. указывает на заливаемые участки солончаков и глинистых равнин. Однако большинство пустынных растений, особенно псаммофитных кустарников и трав (жандым, белый саксаул, селин и др.), служат отрицательными индикаторами заливания.

Растительность может указывать не только заливаемые площади, но также и границы периодического затопления. Вдоль границ заливания отлагается значительное количество плавающих растительных и животных остатков, ила. Там формируются почвы, отличающиеся значительной гумусированностью, большим содержанием азота. В результате этого граница заливания маркируется густыми зарослями нитрофильной растительности, главным образом из однолетних сорняков. Некоторые растения (тамарикс, верблюжья колючка, клубнекамыш) иногда особенно густо возобновляются вдоль границ заливания и маркируют их.

Граница заливания обнаруживается контактом почв и растительных группировок, связанных с различным гидрологическим режимом заливаемых и незаливаемых контуров. За-

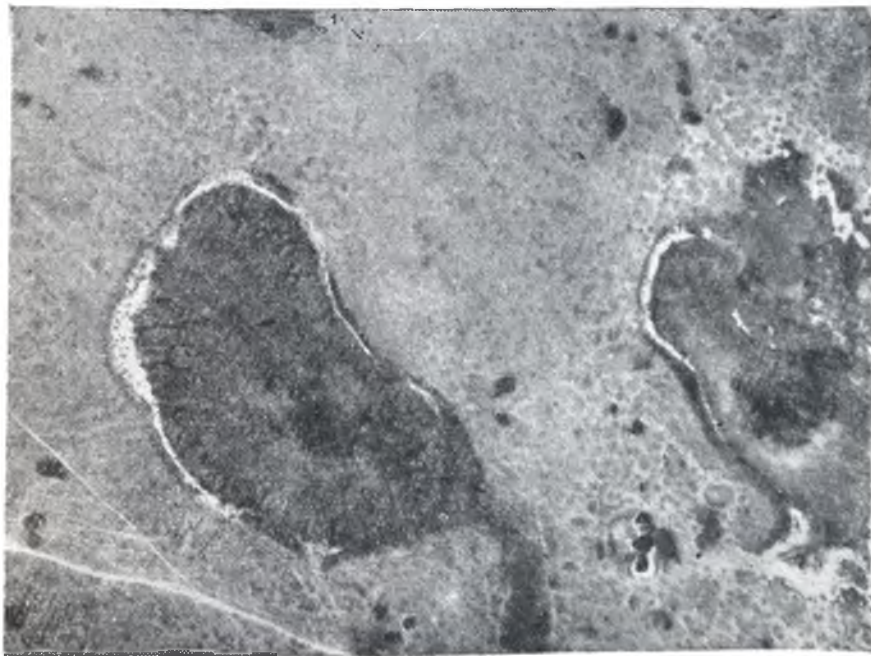


Рис. 27. Лиманы в Прикаспийской низменности. Граница заливания прослеживается светлой полосой солонцовых почв с галофитной растительностью

ливаемые почвы характеризуются промывным водным режимом. Почвы, расположенные непосредственно выше границы заливания, отличаются в степной и полупустынной зонах выпотным водным режимом. В результате этого границы заливания прослеживаются контактом мезофитных луговых группировок, распространенных ниже границы заливания, и галофитных группировок, расположенных в виде узкой каймы выше этой границы (рис. 27).

Поверхностный сток с водоразделов

Растительный покров вместе с рельефом определяет носительную величину, интенсивность и распределение поверхностного стока атмосферных осадков (Рутковский, 1940; Kittredge, 1948; Ellason, 1952; Colman, 1953). Влияние древесной растительности на сток преимущественно косвенное: оно сказывается в задерживании и испарении выпавших осадков с крон деревьев (до 10—40% от всей суммы осадков), уменьшении интенсивности осадков и т. п. Травяной покров оказывает непосредственное задерживающее влияние на сток, причем, оно пропорционально густоте травостоя. Лесная подстилка и мхи задерживают сток меньше.

В условиях центральных областей Европейской части СССР при параллельных наблюдениях на лесных и полевых площадях было обнаружено, что весенний поверхностный сток в лесных группировках уменьшается обычно в 1,5 раза по сравнению с лугом и в 2—3 раза по сравнению с пашней. Сокращение стока на покрытых естественной растительностью площадях по сравнению с обнаженной почвой иногда достигает 10—20 раз (Рутковский, 1940). С увеличением углов наклона рельефа влияние растительности на сток значительно возрастает.

Характер растительности бассейнов рек влияет на величину и режим водотоков. Залесенность водосборов способствует равномерности стока, наоборот, разрушение естественного растительного покрова в бассейнах приводит к наводнению весной и обмелению рек летом (Нестеров, 1909; Дубах, 1951). Характеристика растительного покрова бассейна, залесенность и заболоченность необходимы для расчета норм годового стока и величин весенних максимальных расходов воды (Огиевский, 1937; Мокляк, 1949).

Растительные индикаторы смен гидрологических режимов

Анализ гидрогенных сукцессий растительных группировок позволяет сделать выводы об изменении гидрологического режима. Смены одних растений, связанных с поверхностным увлажнением почв, другими растениями, избегающими пере-

увлажнения и приуроченными к сухим азральным почвам, свидетельствуют о прошлом, прекратившемся в настоящее время, поверхностном увлажнении территории. Наиболее убедительны сопоставления повторных геоботанических описаний. Один из лиманов Заволжья (Фурсаев, 1954) в 1926 г. был занят ассоциацией белополынно-осочковой (*Carex prae-cox*) и острецово-осочковой (из осоки поникшей). Через 28 лет на дне того же лимана господствовали ассоциации пырейная, лисохвостовая, бекманниевая. Подобная смена указывает на увеличение длительности и проточности заливания лимана.

Наблюдения за жизненностью растений в ассоциации также позволяют сделать выводы о гидрологических изменениях. В расположенных среди песков понижениях на окраине Каракумов наблюдаются своеобразные гребенщико-кандымовые группировки из *Tamarix* sp. и *Calligonum setosum*. Гребенщик имеет пониженную жизненность, кусты разрежены, осенью они раньше обыкновенного желтеют, его прикустовые бугры подвергаются дефляции. Кандым, напротив, имеет нормальную жизненность, успешно вегетирует, возобновляется и вытесняет гребенщик с его прикустовых бугров. Известно, что последний поселяется преимущественно на местах с поверхностным затоплением. Кандым, наоборот, не выносит даже незначительного поверхностного увлажнения. Таким образом, смена гребенщика кандымом позволяет сделать вывод о том, что существовал в недавнем прошлом сток в эти понижения пролювиальных вод с Копет-Дага и прекратился к настоящему времени.

О прекращении затопления плохо дернируемых участков свидетельствуют смены растительности, связанные с вторичным засолением почв после осушения поверхности. По наблюдениям И. Н. Бейдеман и А. С. Преображенского (1957) в просыхающих и незаливаемых понижениях (чалах) Кура-Араксинской низменности гидрофиты (*Phragmites communis*) и гигромезофиты (*Bolboschoenus maritimus*) сменяются галофитами (*Suaeda confusa*, *Puccinellia gigantea*, *Echinopsilon hyssopifolium*). Аналогичная смена наблюдается в осушающихся приволжских ильменях.

Отмирание растений, характерных для незаливаемых почв (*Salsola richteri*, *Calligonum setosum* и др.), и поселение на них растений, связанных с поверхностным увлажнением — *Lygium turcomanicum*, *Salsola ruthenica*, *Tamarix* sp.), наоборот, свидетельствует об увеличении притока воды.

В гумидных условиях индикаторами изменения гидрологического режима служат смены мезофильной и гигрофильной растительности. При увеличении длительности заливания лу-

голые травы сменяются осоками, хвощем, вахтой, олиготрофные сфагновые мхи — эвтрофными зелеными и т. п.

Индикаторам функционировавшим в недавнем прошлом русел, временных и постоянных водотоков и водоемов в аридных условиях служат гидрогенные реликтовые грушировки мезогрофитной растительности (рис. 28). «Свидетелями» речного стока в долине Нижнего Узбоя считают рощи туранги, возникшие, по мнению И. Г. Рустамова (1955), еще в то время, когда по Узбою текла вода. Рощи тугайных видов тополя (*Populus diversifolia*, *P. pruinosa*) в пустынях Центральной и Средней Азии являются реликтами влажных условий, существовавших сотни, а может быть и тысячи лет назад (Благовещенский, 1956). Во впадине Сары-Камыш, Ассак-Лудан на отметках 40—45 м распространены реликты древних тугаев, образованных зарослями гребенника, селитрянки, чингила, лиция (Викторов, 1955 а). В Западной Туркмении к древнеузбойским тугайным фациям также приурочены такыроподобные участки с группировками из гребенника и лиция.

Косвенным индикатором палеогидрологических условий служит растительность, указывающая на формы рельефа и четвертичные отложения водного происхождения там, где в настоящее время нет поверхностных водотоков и бассейнов. В Прикаспии на ныне бессточных территориях среди полупустынных водоразделов прослеживаются многочисленные древние русла с луговой растительностью. В ряде районов Северного Казахстана и Алтая цепочки колков имеют конфигурацию высохших русел (Зыков, 1948; Волков, Березкина, 1957).

Об изменении гидрологического режима можно делать выводы на основании изучения морфологии растений, которая отражает динамику роста отдельных особей (преимущественно древесных пород) на побережьях. При помощи дендрометрических признаков (измерения ширины и количества годовичных колец) были определены периоды стояния высокого уровня воды в озере Байкал (Галазий, 1956). В период высокого стояния воды в озере происходит размывание берегов и наклон деревьев. При этом концентрическое расположение годовичных слоев заменяется эксцентрическим. Путем подсчета годовичных колец тяговой и креновой древесины определяют дату наклона дерева и, следовательно, дату подмыпания склона. Кроме наклона деревьев с высокими горизонтами воды связаны поранения деревьев волнобоем и засыпание деревьев пляжевым материалом в значительном удалении от берега. Дату механического повреждения камнями ствола галькой и льдом, проходящего во время сильного волнения, также можно установить путем подсчета числа годович-



Рис. 28. Одно из сухих русел древней дельты, занесенное золовыми песками и прослеживающееся цепочкой кустов тамарикса

ных колец, образовавшихся в неповрежденной части ствола, после частичного разрушения камбиального слоя.

Существует также корреляция между колебаниями стока рек и изменениями толщины годичных колец деревьев в их бассейнах (Рудаков, 1953). На дренированных участках в бассейнах рек умеренновлажного и засушливого климата в годы, богатые осадками, повышается величина стока и толщина годичных колец деревьев и наоборот.

Индикаторами гидрологических условий в прошлом являются данные о прежнем распределении и составе растительности, выявленные при палеоботанических исследованиях. При определении палеогидрологических условий преимущественное значение имеет изучение макроостатков, поскольку споры и пыльца могут быть перенесены на значительные расстояния.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ УСЛОВИЙ ЗАЛЕГАНИЯ СНЕЖНОГО ПОКРОВА

Распределение снегового покрова тесно связано с характером растительности (Рутковский, 1940; Рихтер, 1948; Яшина, 1960). С одной стороны, растительность влияет на распределение снега, интенсивность снегонакопления и условия снеготаяния. С другой стороны, снежный покров оказывает тепловую защиту растениям от холода и ветра, увеличивает увлажнение почв и влияет на сроки развития растительности. Установив запасы снега для определенных типов растительности, можно затем экстраполировать снегомерные наблюдения по картам растительности и рельефа на обширные территории. По другим геоботаническим признакам, отражающим средний многолетний уровень высоты снежного покрова, можно корректировать снегосъемку той или иной территории, так как высота снежного покрова в год наблюдений может значительно отклоняться от средней многолетней.

Снежный покров играет ведущую роль в распределении растительности тундры (Braun 1913; Зубков, 1935; Некрасова, 1938; Mac Vean, 1958 и др.). В горных тундрах Кольского полуострова (Некрасова, 1938) на участках, лишенных снега зимой, растительность отсутствует (рис. 29); на обесснеженных участках с незначительным (около 10 см) и непостоянным снежным покровом располагаются лишайниковые группировки арктической тундры из *Alectoria ochroleuca*, *Bryopogon divergens*, *Cetraria nivalis*, *Sphaerophorus globosus*; участки, покрытые снегом в течение всей зимы слоем достаточной мощности (до 60 см), заняты лишайниково-кустарничковыми тундровыми группировками с *Cladonia mitis*, *Cetraria*

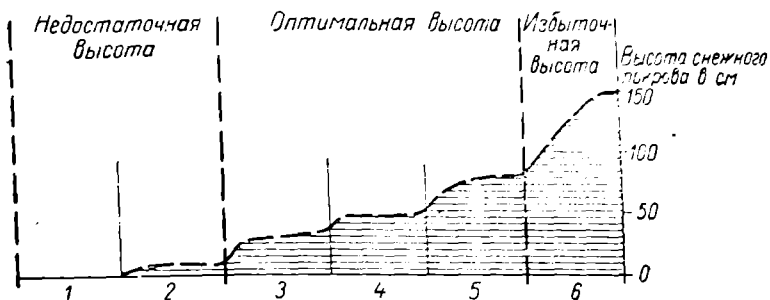


Рис. 29. Взаимосвязь альпийской и субальпийской растительности с средней глубиной залегания снежного покрова (Чуна-тундра) (по Некрасовой, 1938; Рихтеру, 1948):

1 — растительность отсутствует, 2 — арктическая лишайниковая тундра
 3 — типичная лишайниковая тундра, 4 — кустарниковая (ивняки, ерники) тундра, 5 — кустарниковая тундра с бореальными формами в покрове, 6 — луговинная тундра

cucullata, *Vaccinium vitis idaea*, *Phyllodoce taxifolia*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum*; защищенные участки с более мощным снеговым покровом (60—100 см) — кустарниковыми группировками с бореальными формами в почвенном покрове — *Cladonia alpestris*, *Vaccinium myrtillus*, *Betula nana*, *Salix myrsinites*, *S. glauca*. Наконец, участкам с избыточной высотой снега соответствуют луговинные тундры с *Ranunculus gracilis*, *Harrimannella hypnoides*, *Salix herbacea*.

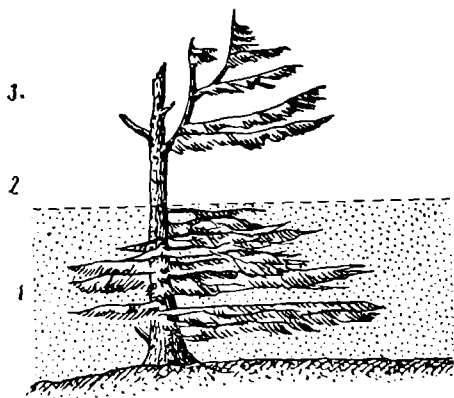


Рис. 30. «Снежная» форма кроны ели:

1 — подснежная часть, 2 — средняя высота залегания снега, 3 — надснежная часть

Для лесотундры и северной границы леса характерны «снежные» формы крон деревьев, которые указывают на среднюю глубину снежного покрова. У «снежных» форм ели и березы ниже 0,5—1 м живые ветви расположены очень густо (рис. 30). Выше этого уровня на протяжении 50—70 см идет почти голый отшлифованный снежинками ствол. На высоте 1,5—2 м

располагается более или менее развитая надснежная часть кроны. Высота подснежных частей крон таких двухъярусных деревьев указывает на среднюю мощность снежного покрова в лесотундре. Встречаются «снежные» формы крон

у осины и березы в южных, степных районах. В степных блюдцах деревья имеют прямой ствол до 0,5—1 м, т. е. до среднего уровня снежного покрова в понижениях, и искривленные надснежные части крон выше этого уровня.

Различные растительные группировки лесной зоны по-разному влияют на характер снегонакопления (Рутковский, Кузнецов, 1940 и др.). Глубина и запас снега в спелых насаждениях лиственных пород в 1,5—2 раза выше, чем в хвойных. В еловых насаждениях снега несколько меньше, чем в сосновых. В смешанных елово-сосновых насаждениях накопление

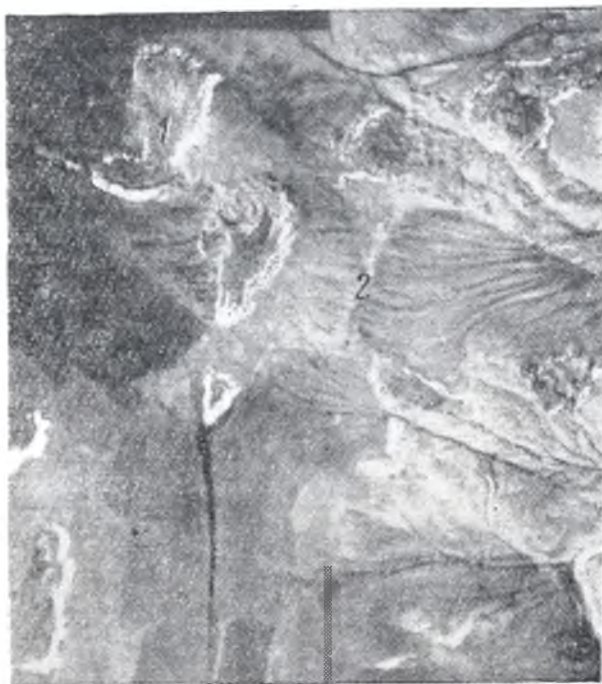


Рис. 31. Весеннее залегание снега в лесостепи в зависимости от состава растительности:

- 1 — березовые колки с мощными залежами снега, обнажающимися в виде белых полос по опушкам колков,
- 2 — бесснежные степные водоразделы с типчako-ковыльными группировками, залежами и пашнями

снега еще ниже. В целом распределение снега подчиняется основной закономерности: высота снегового покрова уменьшается с увеличением зимнего проективного покрытия крон. При больших площадях в молодняках лиственных пород запас снега несколько меньше, а в молодняках хвойных пород несколько выше, чем в спелых насаждениях. В хвойных

древостоях запас снега обычно обратно пропорционален полноте насаждения.

В условиях степи и лесостепи величина снегонакопления прямо пропорциональна высоте и густоте растительности. В лесных колках снега отлагается в 3 раза больше, чем в равнинной степи (рис. 31) (Спенглер, 1959). В тростниковых зарослях снега в 1,5—2 раза больше, чем на целинных плакорах. Запасы снега в западинах, занятых высокими и густыми травостоями (вейник, пырей, осока), в 1,5—2 раза выше, чем на степных участках с более разреженными и низкими травостоями (ковыль, типчак).

На ровных участках степи в злаковых фитоценозах высота снежного покрова всегда выше, чем в полукустарничковых, а на солонцах с разреженной полынно-солянковой растительностью можно зимой встретить пятна голой бесснежной почвы. В полупустыне Западного Казахстана наблюдается аналогичная закономерность: средняя высота снега в чернополынной ассоциации равна 3 см, в чернополынно-острецовой — 30 см, а в белополынно-типчаковой — около 55 см (Иванов, 1958).

Связь растительности с мощностью снежного покрова изучена также и в горных ландшафтах (Насимович, 1938, Соболев, 1954). В лесном поясе гор по лощинам и циркам, куда сдувается громадное количество снега, наблюдают так называемые «снеговые инверсии» (Рихтер, 1948). В этих местах среди леса встречаются альпийские группировки (рододендроновые заросли, гераниевые луга, альпийские ковры, белоусники, высокогорные болотца и заросли папортника *Athyrium alpestre*.)

Состав, строение и распределение растительности является индикатором подвижности снега на склонах и одним из основных признаков при определении лавиноопасности (Рихтер, 1948; Анисимов, 1958). По наблюдениям в Хибинах в пределах лавиноопасных зон отсутствует более хрупкая ель, гибкие березы имеют искривленную форму и большое количество поломов стволов. Поэтому в зоне елового леса в местах прохождения лавин образуются просеки, поросшие молодыми березами, искривленными вниз по склону. Кора у берез с нагорной стороны бывает сорвана и повреждена. Признаками очень старых лавин в лесах могут служить полосы валежника деревьев, обращенных вершинами вниз к долине. Даже при медленном сползании снега деревья под воздействием снежных масс на нижнюю часть ствола принимают саблевидную изогнутую форму (Насимович, 1938). На местах завалов растительность развивается медленнее, имеет более бледную окраску; там формируются ассоциации, близкие по составу к альпийским.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ГРУНТОВЫХ ВОД

Растительность указывает на глубину залегания верхнего уровня грунтовых вод, их качество и степень минерализации. Для индикации используют различные признаки растительности.

Флористические индикаторные признаки

По характеру взаимосвязи с грунтовыми водами можно выделить постоянные, переменные и отрицательные гидроиндикаторы.

Постоянные индикаторы грунтовых вод включают гигрофиты и фреатофиты. Их корневые системы опускаются до капиллярной каймы и зеркала грунтовых вод, а иногда уходят на некоторую глубину под их уровень (тростник, гребенщик; рис. 32). Постоянные гидроиндикаторы в большинстве случаев функционально связаны с наличием грунтовых вод.

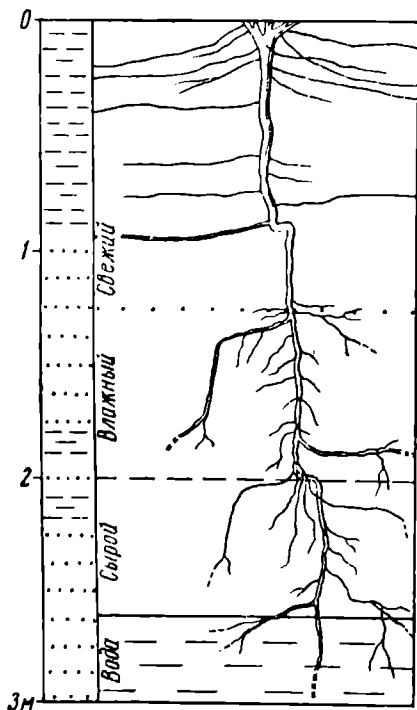


Рис. 32. Форма корневой системы фреатофита *Tamarix ramosissima* на песчано-суглинистом аллювии в Северном Прикаспии (минерализация грунтовых вод около 3 г/л на глубине 2,6 м). Рис. Б. В. Виноградова и Т. А. Поповой

Гигрофиты приурочены к близким грунтовым водам с капиллярным увлажнением почв. Гигрофиты аридных зон подразделяют на гликофильные и галофильные (Бейдеман, Преображенский, 1957). Первые (*Cyperus rotundus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites communis*, *Cynodon dactylon*) развиваются на почвах с промывным водным режимом. На почвах с выпотным режимом их сменяют галофильные виды (*Suaeda altissima*, *S. confusa*, *Petrosimonia brachiata*, *Salicornia herbacea*, *Echinopsilon hyssopifolium*). Гигрофиты — постоянные индикаторы близких грунтовых вод значительно шире распространены в гумидных ландшафтах. Таковы гигрофильные мхи и травы болот.

Вторая подгруппа постоянных индикаторов — это фреатофиты, использующие глубокие грунтовые воды, капиллярная кайма их не достигает почвенных горизонтов. Мейнцер (Meinzer, 1926, 1927) каждый вид фре-

атофита характеризует оптимальной глубиной залегания грунтовых вод, при которой наблюдается максимальное развитие растения; нижним пределом глубины грунтовых вод, переуглубление которого ведет к угнетению растения от недостаточного увлажнения и верхним пределом глубины грунтовых вод, выше которого растение страдает от избыточного увлажнения. Оптимум глубины всегда лежит значительно ближе к верхнему пределу, чем к нижнему. Так, у *Tamarix ramosissima* верхний предел расположен около 1 м, нижний около 7 м, а оптимум наблюдается при глубине 1,8—2,4 м.

Среди фреатофитов выделяют гликофильные и галофильные виды. Первые включают древесные породы тугаев (*Populus hybrida*, *P. diversifolia*, *Salix australior*, *Elaeagnus angustifolia*), кустарники (*Lagonychium farctum*, *Lycium turcomanicum*) и травянистые многолетники (*Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Melilotus polonicus*), распространенные на пресных и слабосоленоватых водах. Для минерализованных грунтовых вод характерны галофильные фреатофиты (*Salsola dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Halostachys caspica*, *Kalidium caspicum*, *Halocnemum strobilaceum*).

Переменные гидроиндикаторы связаны с разными формами грунтового увлажнения. Иногда они питаются непосредственно из грунтовых вод так же, как фреатофиты. Но чаще переменные гидроиндикаторы приурочены к различным формам непостоянного грунтового увлажнения (верховодка, межпластовое увлажнение, подвешенная влага, капиллярная кайма и т. п.). Вместе с тем известно произрастание видов этой группы и вне связи с грунтовыми водами.

Источниками переменного увлажнения могут явиться инфильтрация поверхностного стока, конденсация атмосферной влаги и внутригрунтового испарения.

Воды поверхностного стока (в том числе и снег) в засушливых зонах скапливаются в западинах, лиманах, на такырах, староречьях и в других понижениях. Эти воды, просачиваясь вниз до водоупора, создают линзы верховодки. В западинной лесостепи и степи Северного Казахстана переменными индикаторами линз верховодки служат березняки с гигромезофильным травяным покровом: *Calamagrostis epigeios*, *Rubus saxatilis*, *Carex melanostachya*, *Filipendula hexapetala*, *Sanguisorba officinalis*. Под ними грунтовые воды встречаются на глубине 3—5 м, в то время как межзападинные участки безводны (рис. 33). Факторами образования таких линз служат концентрация значительного количества поверхностных вод и снега в бессточных западинах, не слишком высокая испаряемость, хорошая водопроницаемость почв и грунтов и наличие водоупора на оптимальной глубине.

При слабой водопроницаемости почв и грунтов поверх-

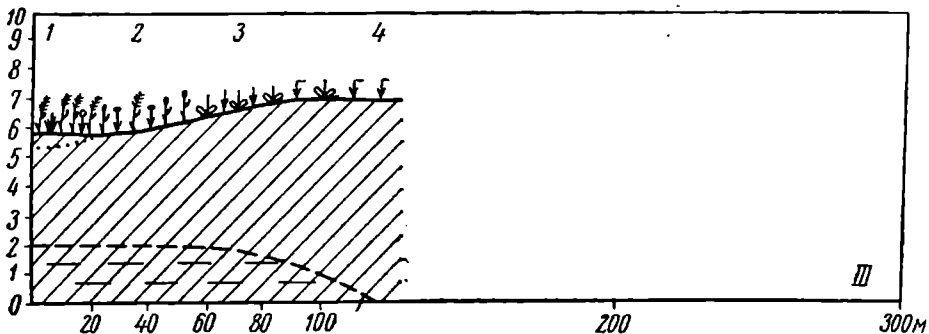
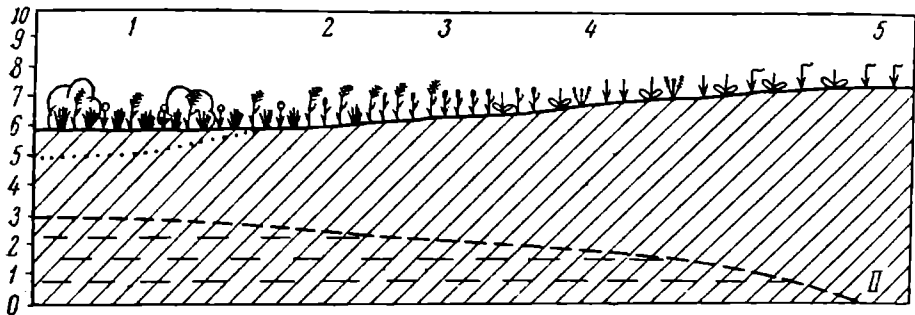
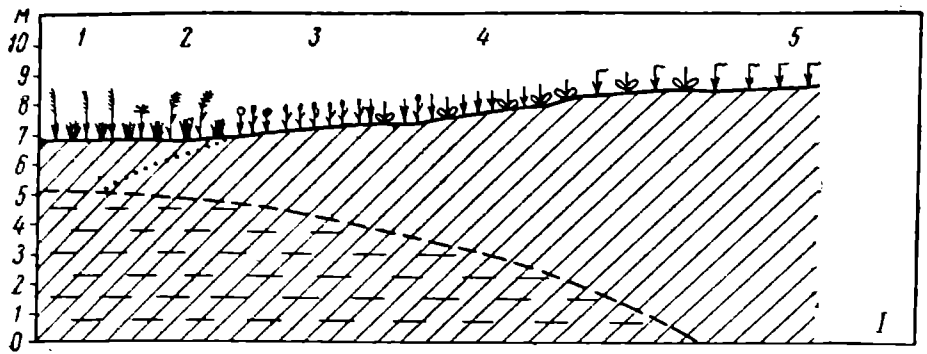


Рис. 33. Линзы грунтовых вод различной мощности и формы залегания под западинами с различной растительностью на степном водоразделе (Ишим-Убаган):

I: 1 — осока черноколосая, тростянка, ситник, 2 — осока, вейник, мезогигрофильное разнотравье, 3 — пырей, вейник, ксеромезофильное разнотравье, 4 — пырей, кермек, грудница, 5 — ковыль, типчак. II: 1 — ива, осока черноколосая, мезофильное разнотравье, вейник, 2 — осока, вейник, разнотравье, 3 — пырей, вейник, осока, 4 — грудница, пырей, кермек, полынь селитряная, 5 — ковыль, типчак, грудница; III: 1 — осока, вейник, мезофильное разнотравье, 2 — вейник, пырей, ксеромезофильное разнотравье, 3 — кермек, грудница, 4 — ковыль, типчак, грудница. Пунктир ограничивает снизу выщелоченный горизонт, прерывистая линия ограничивает сверху линзу верховодки.

Профили составлены по материалам Виноградова Б. В., Волкова И. А., Леонтьевой Е. В., Толчельникова Ю. С.

ностные воды не просачиваются глубоко и почти полностью испаряются. В таких условиях верховодка может не образоваться. Так, в Северном Прикаспии широкие лиманы с пырейниками на тяжелых суглинках древнедельтовой равнины

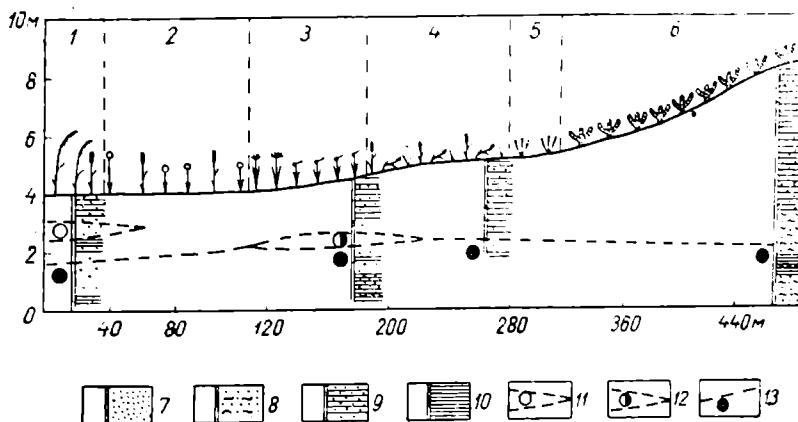


Рис. 34. Экологический профиль в лимане с близким залеганием сильноминерализованных грунтовых вод (разливы р. Бакай):

1 — гигро- и мезофильные злаки, тростник, пырей, зубровка, 2 — сорное разнотравье, 3 — виды резкопеременного увлажнения, сусак, зубровка, 4 — ажрековые галомезофитные луга, 5 — белополынные, 6 — биюргунники, 7 — пески, 8 — супеси, 9 — суглинки, 10 — глины, 11 — слабоминерализованная верховодка; исчезающая к концу лета, 12 — среднеминерализованная линза, 13 — уровень сильноминерализованных грунтовых вод.

Составили Виноградов Б. В., Коноплева Н. Г., Марковский В. К., Попова Т. А., Чижикова В. А.

р. Урал лишены опресненной верховодки. На хвалынской супесчаной морской террасе в Сарпинской низменности под аналогичными группировками распространены линзы пресных вод.

Препятствует образованию верховодки под переменными гидроиндикаторами слишком высокий или, наоборот, слишком глубокий водоупор. При близком залегании водоупора капилляры достигают почвенных горизонтов, и вся инфильтрационная влага испаряется в течение лета. Так, в разливах р. Урал под лиманами не образуются линзы пресной верховодки в тех случаях, когда минерализованные грунтовые воды, служащие водоупором, залегают на глубине менее 3 м (рис. 34). При слишком глубоком залегании водоупора инфильтрационные воды подвергаются внутригрунтовому испарению, не успевая его достигнуть. Такая картина наблюдается под западинами и лиманами на мощных толщах (12—15 м) лессовидных отложений в Целиноградской области или в Голодной степи.

При слабой концентрации вод поверхностного стока и значительной транспирации воды растительностью уровень

грунтовых вод под переменными индикаторами может быть даже ниже, чем под окружающей растительностью. Так, по наблюдениям в Шиповом лесу (Отоцкий, 1886, 1890; Высоцкий, изд. 1950) уровень грунтовых вод под лесными группировками ниже, чем под окружающими безлесными участками (рис. 35). Местами под полем существует верховодка, которая отсутствует под лесом.

Таким образом, переменные гидроиндикаторы, связанные с инфильтрационной верховодкой, в одних ландшафтах указывают на близкие к поверхности линзы, в других — не связаны с изменением уровня грунтовых вод, а в третьих — под ними располагаются депрессии зеркала грунтовых вод.

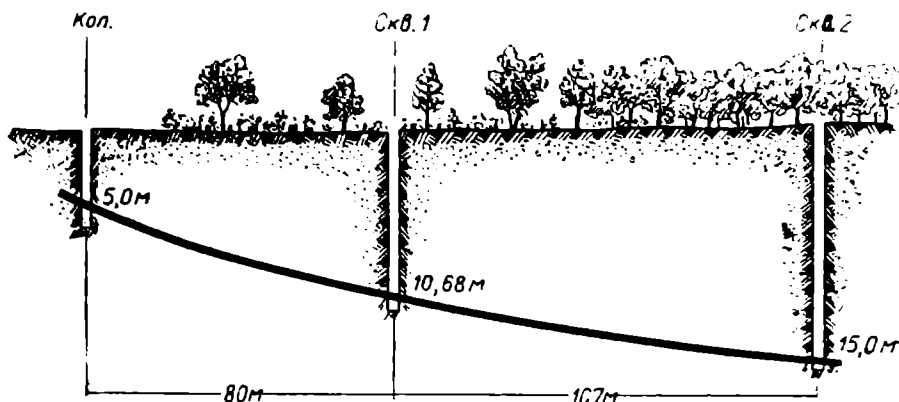


Рис. 35. Относительная депрессия уровня грунтовых вод под лесом на водоразделе в Шиповом лесу (Воронежская область) (по Отоцкому, 1896)

Второй, широко распространенный источник локального увлажнения грунтов в пустынях — конденсация атмосферной и внутригрунтовой влаги. Переменные гидроиндикаторы отражают наличие глубоких грунтовых вод. Происходит внутригрунтовое испарение влаги над глубоким уровнем подземных вод, недоступных растениям. Это испарение сопровождается конденсацией влаги в верхних горизонтах, доступных корневым системам. В результате этого переменные гидроиндикаторы могут быть использованы при выявлении грунтовых вод до глубин 10—25 м, в то время как показания постоянных гидроиндикаторов ограничены глубинами 7—10 м.

Типичным переменным индикатором является черный саксаул. При глубине воды до 7—10 м его корневые системы могут быть связаны с грунтовыми водами непосредственно. При глубине грунтовых вод около 4—7 м черный саксаул дает насаждения максимальной сомкнутости. С увеличением глубины он постепенно теряет непосредственную связь с грунтовыми водами и переходит на питание из конденса-

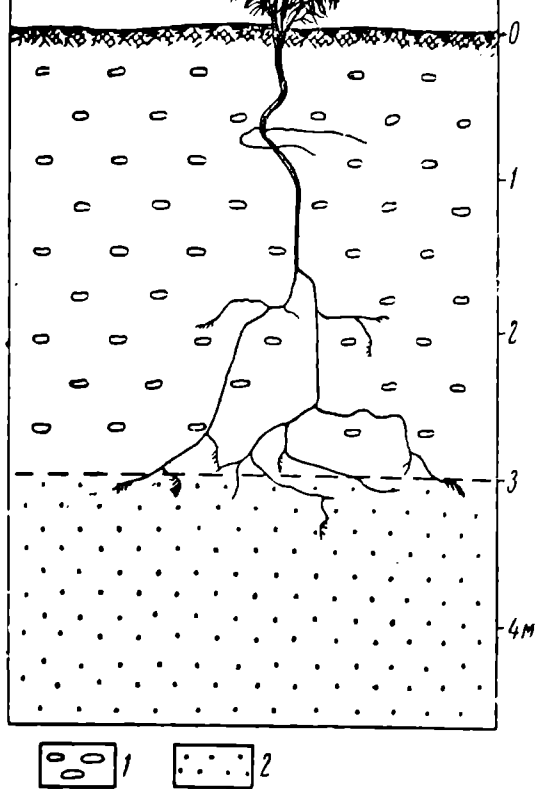


Рис. 36. Черный саксаул, активные части корневой системы которого приурочены к конденсационному горизонту в основании галечниковой толщи берегового вала (Западная Туркмения):

1 — галечники сухие, 2 — пылевато-мелкопесчаные плотные отложения, сухие, 3 — переходный песчано-галечниковый сырой горизонт

саксаула и уменьшается его рост.

Непосредственную связь переменных гидроиндикаторов с грунтовыми водами конденсационного происхождения наблюдают на пористых породах (песках, ракушечниках). В пустынях Северного Прикаспия и Западной Туркмении некоторые переменные гидроиндикаторы — *Alhagi persarum*, *Salsola dendroides*, *Haloxylon aphyllum*, *Anabasis aphylla* на песках приурочены к неглубоким слабоминерализованным грунтовым водам. Однако на плотных грунтах эти растения не связаны с грунтовыми водами и указывают лишь на прослойки повышенного межпластового увлажнения.

Увлажненные прослойки и верховодка под некоторыми переменными индикаторами обра-

зуются за счет внутрипочвенной конденсации атмосферной влаги (рис. 36). Величина увлажненных горизонтов такого происхождения не бывает значительной.

Специфическую группу составляют отрицательные гидроиндикаторы. Основным экологическим требованием этих растений является хорошая аэрация грунтов, которая обычно в антагонизме с факторами увлажнения. Многие из отрицательных гидроиндикаторов (псаммофиты) произрастают в песках, где при удовлетворительной аэрации они используют ничтожные запасы гигроскопической влаги. При близком уровне грунтовых вод ксерофиты и псаммофиты — отрицательные гидроиндикаторы — отсутствуют.

Кроме перечисленных групп гидроиндикаторов, может быть выделен ряд индифферентных видов с очень широкой экологической амплитудой. Например, сосна господствует как на хорошо дренированных почвах с низким уровнем грунтовых вод, так и на заболоченных почвах с грунтовыми водами, близкими к поверхности. При использовании других индикаторных признаков (физиологических, морфологических, фитоценологических) и показаний растительных ассоциаций индифферентность почти полностью исключается. Так, у сосны большую гидроиндикаторную ценность имеют признаки формы дерева, состава ассоциаций и характера насаждения.

Физиологические индикаторные признаки

Физиологические индикаторные признаки гидрогеологических условий включают показатели водного режима растений, их пигментации, солесодержания. Критерием для выделения основных гидроиндикационных групп растений служит интенсивность транспирации (Бейдеман, 1950). Наименьший расход воды отмечен у галофитов и ксерофитов, которые являются либо отрицательными гидроиндикаторами, либо приурочены к сильноминерализованным грунтовым водам (*Salsola gemmascens*, *Suaeda altissima*, *Artemisia herba alba*). Высокую транспирацию и равномерный ее ход, пропорциональный изменениям напряженности климатических факторов, наблюдают у постоянных гидроиндикаторов, принадлежащих к мезофитам, фреатофитам и гигрофитам (*Phragmites communis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Tamarix ramosissima*). Промежуточное положение занимают переменные гидроиндикаторы—*Salsola dendroides*, *Haloxylon aphyllum*, *Lyrium ruthenicum*). Эти растения группы гемиксерофитов также имеют высокую интенсивность транспирации, но она резко падает при иссушении почв.

Карты интенсивности транспирации фреатофитов позволяют изучить водный баланс и гидроэкологические условия территории. В качестве «фитометра» может быть использован какой-либо широкораспространенный фреатофит (тамарикс, верблюжья колючка) с транспирацией, чувствительной к изменениям увлажнения. Низкие интенсивности транспирации указывают на контуры с экологически неблагоприятными для фреатофитов гидрогеологическими условиями и, наоборот, значения высоких интенсивностей соответствуют наиболее благоприятным экологическим условиям (табл. 13).

Вторым эколого-физиологическим индикаторным признаком служит концентрация пигментов и, соответственно, окраска растений в различных гидрогеологических условиях. Концентрация хлорофилла у верблюжьей колючки и пырея

Изменения интенсивности транспирации фреатофитов в зависимости от глубины и минерализации грунтовых вод (в мг/мин на 100 г. с. в.; начало IX, Т° 30—31, влажность 35—40%, облачность 0)

Уровень грунтовых вод в м	1,0—1,5	1,0—1,5	2,0—2,5	4—5
Минерализация в г/л	5—10	ок. 10	5—10	3—7
<i>Alhagi persarum</i>	4,1—2,3	1,2—1,1	1,7—1,5	2,0—1,1
<i>Tamarix ramosissima</i>	2,6—2,0	1,0—0,9	1,5—1,4	1,4—0,8

выше на участках с доступными грунтовыми водами, чем на безводных. Суккулентные галофиты (*Salicornia herbacea*, *Halocnemum strobilaceum*, *Suaeda altissima*) при близких грунтовых водах имеют интенсивную темно-зеленую окраску, при глубине грунтовых вод свыше 1,5—1 м отличаются желто-красным цветом. В некоторых местностях лесной зоны у осин при осеннем раскрашивании в сырых местообитаниях с близкими грунтовыми водами листья краснеют, а в сухих — желтеют.

Перспективным гидроиндикаторным признаком, который может быть использован для ориентировочного определения минерализации грунтовых вод, является величина соледержания в вегетативных органах растений. Фреатофиты имеют более выраженную корреляцию между соледержанием растений и минерализацией грунтовых вод (*Alhagi persarum*, *Tamarix ramosissima*). У сарсазана процент солей в тканях плавно повышается от 35% до 45% сухого веса с увеличением минерализации грунтовых вод от 7 до 85 г/л при очень высоком коэффициенте корреляции ($r=0,89$). Гемиксерофиты имеют низкую корреляцию между увеличением соледержания растений и минерализацией грунтовой воды свыше 8—10 г/л. Это объясняется тем, что они, по-видимому, более прочно связаны с минерализацией только при небольших ее значениях (до 10 г/л) и теряют непосредственную связь с грунтовыми водами при чрезмерной концентрации солей в них.

Морфологические индикаторные признаки

К этой группе признаков относятся размеры растений (высота, диаметр), размеры побегов, формы роста, характер ветвления и другие морфологические особенности.

Физиономическим признаком для определения гидрогеологических условий служит высота растений гидроиндикаторов (табл. 14).

Таблица 14

Изменение высоты гидроиндикаторов в зависимости от глубины залегания грунтовых вод при минерализации 2—6 г/л (по Благовещенскому, 1956)

Индикаторы	Глубины залегания грунтовых вод в м	Высота растений в м
<i>Haloxylon aphyllum</i>	1—5	6—8
	5—10	4—6
	> 10	2—4
<i>Populus diversifolia</i>	0,5—5	6—12
	> 5	3—6
<i>Alhagi persarum</i>	0,5—4	1—1,2
	> 4	0,5—0,6
<i>Phragmites communis</i>	0,5—3	2—5
	> 3	1—2

В оптимальных условиях, при близком залегании грунтовых вод гидроиндикаторы достигают максимальных размеров, а при глубоких грунтовых водах (табл. 14) отстают в росте. Переменные гидроиндикаторы при нормальном росте могут быть и не связаны с грунтовыми водами, но при необычно крупных размерах свидетельствуют о наличии близких слабоминерализованных грунтовых вод. Такой «гидрогеологический» гигантизм наблюдался в Прикаспийских песках у *Artemisia arenaria* (высота 1,5 м) на пресных грунтовых водах 2 м глубины, у *Alhagi persarum* (высота 1,6 м) при глубине пресных вод 3,5 м.

Определенный интерес для гидроиндикационного использования имеют измерения диаметров гидроиндикаторов. Зависимость между диаметром кустов и глубиной грунтовых вод лучше выражена у постоянных индикаторов с узкой амплитудой гидрогеологических условий, с большим экологическим градиентом изменения признаков. Однако связь между изменением диаметров кустов и глубиной залегания воды имеет недостаточно высокий коэффициент корреляции (рис. 37). Более высокую корреляцию наблюдают между изменениями максимальных размеров, которых достигает гидроиндикатор в ассоциациях, и изменением уровня грунтовых вод (см. рис. 37, 2).

Большое индикационное значение имеют специфические гидроморфные отклонения у отдельных особей: изменения строения побегов, архитектоники кроны, формы растений и т. п. Если по наличию или отсутствию гидроиндикаторов, особенно переменных, часто нельзя судить о глубине и степени минерализации грунтовых вод, то гидроиндикационные выводы можно делать на основании изменения характера их

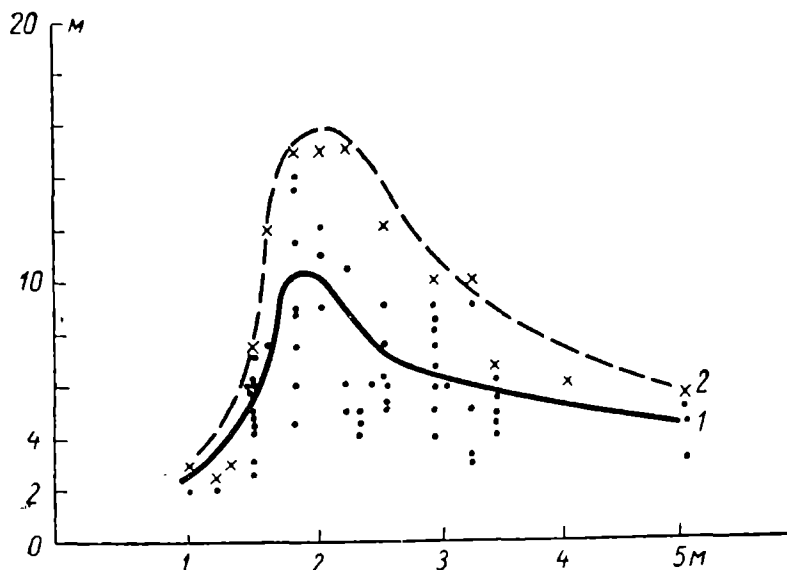


Рис. 37. Зависимость изменения средних (1) и максимальных (2) диаметров кустов *Tamarix ramosissima* от изменений глубины залегания грунтовых вод в присолончаковых песках (Западная Туркмения)

роста. Кусты черного саксаула оптимального развития достигают при глубине грунтовых вод 4—7 м. При большей глубине саксаул становится низкорослым, приобретает кустовидную форму, уменьшается длина побегов и члеников, удлиняется острие члеников. При чрезмерно близком залегании грунтовых вод стволы саксаула сильно вытягиваются вверх, ветви делаются прямыми и тонкими, древесная масса уменьшается, увеличивается его ломкость и пораженность гнилью (Ахмедсафин, 1947). Даже отрицательные гидроиндикаторы имеют определенные морфологические признаки близких грунтовых вод. В хороших условиях аэрации и дренажа при наличии близкой пресной воды кандым увеличивает длину побегов в 3 раза и приобретает «плакучую» форму (Благовещенский, 1956).

Фитоценоотические индикаторные признаки

Фитоценоотические индикаторные признаки включают морфометрические и морфологические особенности растительного покрова, отражающие гидрогеологические условия. Учет фитоценоотических признаков, важный для всех групп, совер-

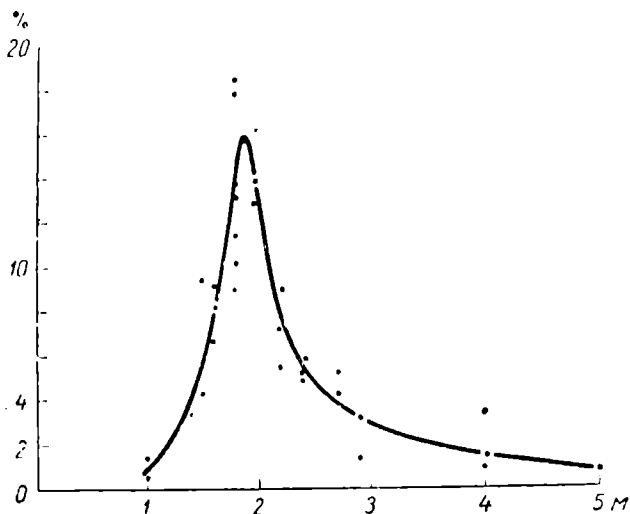


Рис. 38. Зависимость изменения проективного покрытия *Tamarix ramosissima* от изменений глубины грунтовых вод в присолончаковых песках (Западная Туркмения)

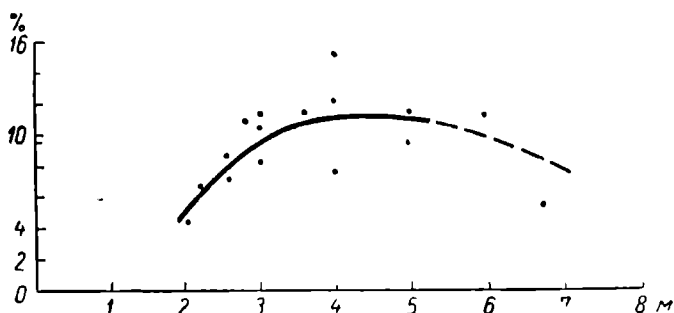


Рис. 39. Зависимость изменения проективного покрытия *Haloxylon aphyllum* от изменений глубины грунтовых вод в присолончаковых песках (Западная Туркмения)

шенно необходим при использовании переменных гидроиндикаторов.

Гидроиндикаторы при высоком обилии указывают на близкие и слабоминерализованные грунтовые воды. При незначительном обилии гидроиндикаторов доступные грунтовые воды могут отсутствовать или быть слишком минерализованными.

Отсутствие пресных грунтовых вод при оценке «sol» наблюдалось у *Alhagi persarum*, *Lasiagrostis splendens*, *Artemisia arenaria* и некоторых других переменных гидроиндикаторов.

Одним из наиболее надежных индикаторных признаков является величина проективного покрытия гидроиндикаторов. У постоянных гидроиндикаторов узкий экологический ареал и высокая корреляция изменений проективного покрытия и гидрогеологических условий (рис. 38). У переменных гидроиндикаторов экологический ареал шире и корреляция изменений покрытия и гидрогеологических условий ниже (рис. 39). Фитоценотические признаки имеют более высокую индикаторную ценность, чем морфологические (сравните рис. 37 и 38).

Измерение фитоценотических гидроиндикаторных признаков при помощи графиков распределения (рис. 40) было использовано С. В. Викторовым (1947, 1955 б) и Е. А. Востковой (1952, 1955). Зависимость густоты распределения от глубины грунтовых вод не является пропорциональной. В Западной Туркмении при глубине грунтовых вод 0—1,5 м в ассоциациях *Tamaricetum ramosissimi* преобладают расстояния между кустами 50 м. С приближением уровня к оптимальной глубине 1,8—2,5 м средние расстояния сокращаются до 15 м. При дальнейшем увеличении глубины воды до 4—5 м расстояния снова возрастают до 30—50 м.

Морфографические индикаторные признаки указывают на места выклинивания и локализации грунтовых вод. Прямолинейные формы размещения гидроиндикаторов приурочены к выклиниванию вод вдоль тектонических нарушений (см. рис. 58). Криволинейное распределение в виде изогнутых узких полос, располагающихся подобно линиям горизонталей, характерно для растительности на выходах грунтовых вод вдоль стратиграфических контактов (см. рис. 57). Руслообразно вытянутые и изогнутые цепочки растений гидроиндикаторов приурочены к сухим руслам, под которыми фильтруется вода (см. рис. 28, 46). В виде округлых врезанных дуг с хорошо выраженными углами смыкания расположены группировки гидроиндикаторов, связанные с выходами грунтовых вод вдоль уступов террас и коренного берега (см. рис. 43). Дельтовид-

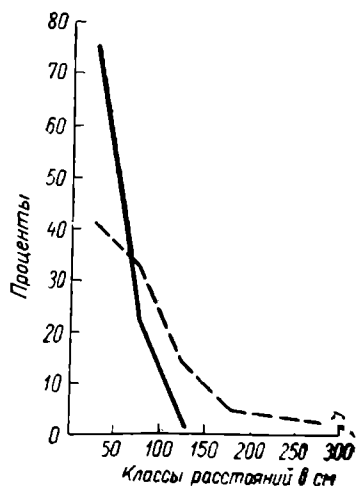


Рис. 40. Зависимость распределения *Anabasis aphylla* от глубины грунтовых вод:

1 — при глубине 2—3 м солоноватых грунтовых вод. 2 — при глубине 7,5 м пресных грунтовых вод (по Востковой, 1955)

ную форму сочетания с наиболее влаголюбивой растительностью в вершине конуса имеют группировки, приуроченные к источникам (см. рис. 50). Округлые поясные сочетания гидроиндикаторов с наиболее влаголюбивой растительностью в центре наблюдают в западинах, лиманах и других понижениях, формирующих линзы грунтовых вод за счет инфильтрации вод поверхностного стока (см. рис. 42).

Фенологические индикаторные признаки

Индикацию определенных гидрогеологических условий можно вести и по фенологическим признакам, основанным на аномалиях ритма развития растительности. В засушливых зонах большинство мезофитных трав и полукустарничков подсыхает летом, когда запасы почвенной влаги исчерпаны. Однако в местах, где почвенное увлажнение компенсируется подтягиванием влаги от грунтовых вод, эти растения остаются зелеными и нормально вегетируют в течение лета (рис. 41).

Положительные фенологические аномалии выражаются в удлинении сроков вегетации растений. Они служат признаком повышенного увлажнения почв и близких грунтовых вод, даже если сами растения и не являются гидроиндикаторами. В Южной Фергане, например, по саям, фильтрующим воду в подрусловом пролювии, вегетация и цветение *Perovskia scrophulariifolia* затягивается до поздней осени, в то время как вдоль русел, где грунтовые воды отсутствуют, цветение прекращается рано, и растения подсыхают (Викторов, 1955 б). В северной пустыне Западного Казахстана пырей на местобитаниях с удаленным уровнем грунтовых вод начинает подсыхать в начале июня, а в незасоленных понижениях с верховодкой на глубине 2—4 м подсыхание начинается на месяц позже или его совсем не происходит. На ракушечниках острова Бирючьего, содержащих линзы пресной воды, цветение растений продолжается долго, и зелеными они остаются до самой осени (Резвой, 1957).

Отрицательные фенологические аномалии выражаются в укорачивании сроков вегетации гидроиндикаторов в тех местобитаниях, где их водное питание затруднено в связи с летним исчезновением грунтовых вод и верховодки. В некоторых староречьях среди песков южных Каракумов гребенщики лишены грунтовых вод. Там происходит более обильное летнее опадение веточек, раннее осеннее окрашивание и отсутствует позднелетнее цветение, тогда как в понижениях с близкими грунтовыми водами гребенщик остается зеленым и цветет все лето.

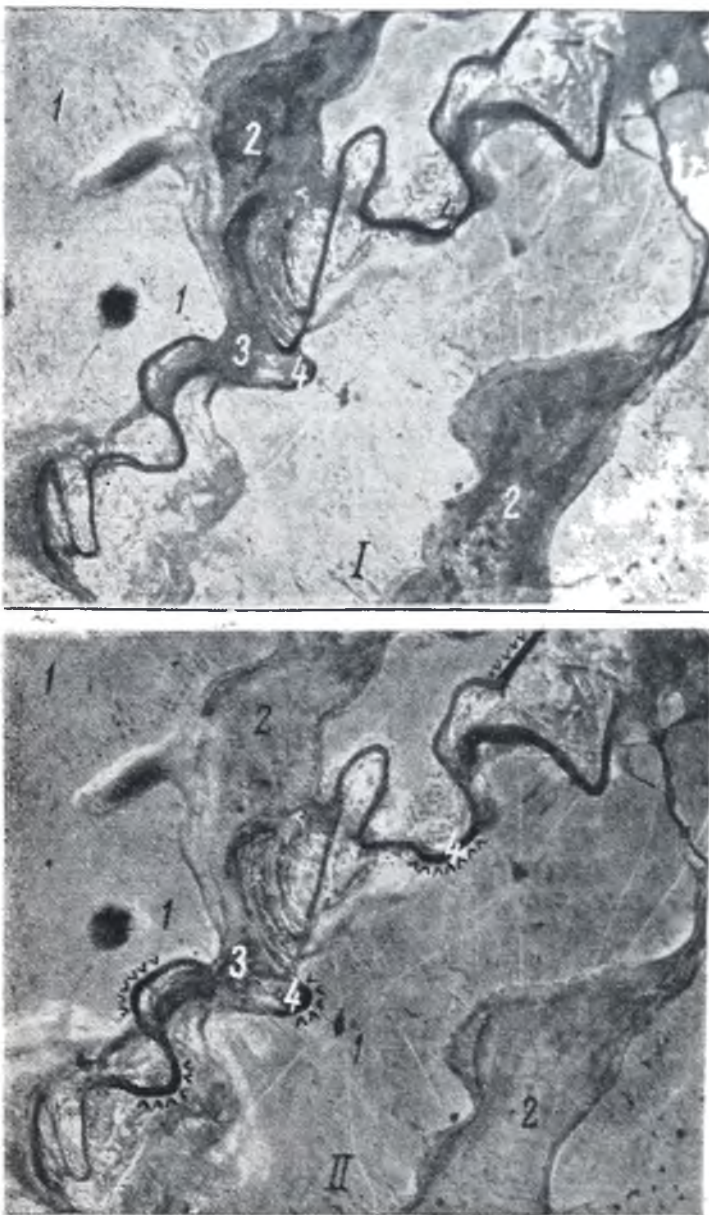


Рис. 41. Фенологические гидроиндикаторы на древнедельтовой равнине р. Урала. I — раннелетний аспект (май), II — позднелетний аспект (сентябрь)

1 — биургунники с минерализованными грунтовыми водами на глубине 3,5 м, 2 — ажреково-мартуковые группировки с минерализованными грунтовыми водами на глубине 3 м, 3 — полынно-ажреково-пырейные группировки с минерализованными грунтовыми водами на глубине 2,5 м, 4 — мезофильно-разнотравно-пырейные группировки со слабо-минерализованной верховодкой на глубине 2—2,5 м.

Стрелками указаны участки, на которых верховодка сохраняется до конца лета

Косвенные индикаторные признаки

Косвенными индикаторами грунтовых вод служат геоботанические признаки других элементов ландшафта (рельефа, горных пород, почв и поверхностных вод), с которыми формирование грунтовых вод тесно связано.

В полупустынной комплексоности Прикаспия, например, разнотравно-злаковые группировки — *Stipa capillata*, *Medicago falcata*, *Agropyrum repens*, *Galium verum* служат индикатором выщелоченных лугово-каштановых почв с пермацидным водным режимом. С этими почвами связаны опресненные (около 1—2 г/л) и приближенные к поверхности (5,5 м) линзы грунтовых вод потускулярного происхождения. Минерализованные (свыше 8—10 г/л) грунтовые воды (6,5 м) расположены под светло-каштановыми почвами и солонцами с импермацидным водным режимом. Индикаторами этих почв служат *Artemisia pauciflora*, *Kochia prostrata*, *Festuca sulcata* (Свет, 1938).

В полупустынном Приуралье полынно-солянковые группировки палеогеновых гипсоносных глин являются косвенными показателями отсутствия близких грунтовых вод, а злаково-разнотравные сообщества, развитые на водоносных песках нижнего альба, — косвенными индикаторами наличия пресных подземных вод (Востокова, 1956).

Кроме растительных индикаторов геологических пород, в качестве косвенных признаков грунтовых вод используют растительные индикаторы гидрологических условий. Растительность длительно затопляемых лиманов и западин указывает на большую мощность линзы инфильтрационных грунтовых вод. Растительные индикаторы некоторых форм рельефа (карстово-суффозионные понижения, оползни, абразионные уступы) и четвертичных отложений (аккумулятивные прибрежные фации, эоловые, речные пески) часто дают косвенные указания о выклинивании или аккумуляции пресных грунтовых вод.

Растительные индикаторы глубины уровня грунтовых вод

Индикаторные признаки могут быть использованы для распознавания различных гидрогеологических характеристик, в том числе и основных — глубины и минерализации грунтовых вод.

У постоянных гидроиндикаторов максимальная глубина грунтовых вод, с которыми может быть выявлена непосредственная связь, определяется наибольшей глубиной проникновения корневых систем. При рытье Суэцкого канала живые корни тамарикса были обнаружены на глубине 40 м. Мейндер

(Meinzer, 1927) отмечает, что корни *Medicago falcata* были прослежены до глубины 25 м. По устному сообщению С. В. Викторова, корни черного саксаула неоднократно попадались в керне буровых скважин до глубины 25 м. По свидетельству исследователей Алжирской Сахары, корни ретама (*Retama raetam*) — кустарника, экологически аналогичного черному саксаулу, проникают в поисках воды на глубину до 20 м. В основании уступа ущелья высотой 12 м И. Н. Бейдеман наблюдала корни верблюжьей колючки, росшей над уступом.

Однако, как отмечал Э. Н. Благовещенский (1956), деятельные части корневых систем фреатофитов обычно расположены значительно ближе к поверхности: их глубина не превышает 10 м; большей частью они сосредоточены ближе 5—7 м. Случаи исключительно глубокого проникновения корней наблюдают, как правило, вдоль трещин в породе, нарушений грунтов, колодезных шахт, уступов и т. п.

Верхний предел распространения корневых систем фреатофитов в аридных зонах определяет глубина интенсивного сезонного иссушения грунтов и критическая глубина эффективного испарения грунтовых вод, превышение которой приводит к засолению или заболачиванию почв (Приклонский, 1946). Критическая глубина меньше в субгумидных климатах и на легких грунтах (до 1—3 м) и больше в экстроаридных климатах и на тяжелых грунтах (до 3—5 м).

Оптимальная для развития глубококорневых кустарников глубина грунтовых вод расположена ниже этой зоны и отмечается максимальным вегетативным развитием растений, значительной величиной обилия и жизненности. При уменьшении и увеличении глубины грунтовой воды рост постоянных гидроиндикаторов замедляется, обилие их в ассоциациях уменьшается, из доминантных они становятся сопутствующими.

При гидроиндикационных работах используют не отдельные растения, а сообщества. Это позволяет значительно уточнить гидрогеологические характеристики. Так, например, формация *Tamarix ramosissima* имеет амплитуду местообитания по глубинам грунтовых вод 0,5—7 м, а по минерализации — 3—15 г/л (иногда и выше). Отдельные ассоциации этой формации отличаются более узкой амплитудой (табл. 15).

В гумидных зонах постоянными индикаторами грунтовых вод служат различные группировки болот и заболоченных земель. Там глубина индицируемого уровня грунтовых вод не превышает 1—2 м (от поверхности почвы).

Переменные индикаторы дают указания о более глубоких грунтовых водах, которых не достигают корневые системы растений. Во многих случаях они связаны с грунтовыми

Гидроиндикационные оценки групп ассоциаций формации
Tamaricatum ramosissimi (Западная Туркмения)

Название ассоциаций	Уровень грунто- вых вод в м	Минерализация в г/л
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Aeluropus litoralis</i> + <i>Phragmites communis</i>	0,6—1,8	5—15
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Halocnemum stro- bilaceum</i>	1,0—2,5	10—(60)
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Halocnemum stro- bilaceum</i> — <i>Alhagi persarum</i>	2,0—3,5	5—10
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Alhagi persarum</i>	3,0—5,0	3—7
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Alhagi persarum</i> — <i>Salsola arbuscula</i>	4,0—5,0	3—10
<i>Tamarix ramosissima</i> — <i>Salsola arbuscula</i> + <i>Reaumuria fruticosa</i>	4,0—7,0	5—10

водами косвенно, используя влагу внутригрунтового испарения и конденсации. Интенсивность испарения над зеркалом грунтовых вод и, следовательно, потенциальная внутригрунтовая конденсация обратно пропорциональны глубине грунтовых вод.

Наибольшая глубина внутригрунтового испарения в пустыне — 25—40 м (Кунин, 1948). Эту же цифру Э. Н. Благовещенский (1942) приводит как границу существования пустынных группировок, связанных с внутрипочвенной конденсацией. Следовательно, глубина 25—40 м является максимальным пределом гидроиндикации в южных пустынях. В северной пустыне глубина индицируемых вод уменьшается до 15—20 м, в полупустынях — до 10—12 м, в степи — до 5—7 м, а в гумидных условиях падает до 3—5 м.

Локальными индикаторами глубины верховодки инфильтрационного происхождения в полупустынях и сухих степях

служат растительные группировки лиманов и западин (Лисицын, 1927; Свет, 1932 и др.). В Северном Казахстане в пределах Ишим-Убаганского водораздела (Виноградов, 1958) под западинами с осоково-тростянской растительностью, в которых вода застаивается до середины лета, линзы имеют наибольшую мощность (4—5 м), незначительную минерализацию и удовлетворительную водоотдачу. Под западинами с осоковыми ивняками, заливаемыми не менее продолжительное время, мощность линзы несколько меньше (3—4 м), минерализация слабая, состав воды сульфатно-натровый, водоотдача слабая. Наконец, под лугово-разнотравными западинами, которые собирают еще меньше вод поверхностного стока, наблюдаются линзы наименьшей (1—2 м) мощности.

Использование растительных индикаторов вместе со всесторонним анализом ландшафта дает весьма детальные указания об уровне грунтовых вод. Растительность точнее отражает градации глубин более близких к поверхности грунтовых вод. Глубина и точность индикации пресных вод больше, чем минерализованных (Виноградов, 1961). Используя постоянные, переменные и косвенные гидроиндикаторы в Прибалханском районе Западной Туркмении в 1952 г. на гидроиндикационной карте удалось выделить гидроизогипсы с глубинами грунтовых вод: 0—1; 1—3; 3—5; 5—10; 10—25; > 25 м, которые были в значительной степени подтверждены бурением.

Суточная и сезонная флюктуация грунтовых вод может быть характеризована по составу растительности, поскольку эти колебания вызваны неравномерным потреблением воды растениями в различное время (White, 1932; Бейдеман, 1949; Kausch, 1957). Тростник и другие гигрофиты в течение вегетационного периода вызывают в результате транспирации летне-осеннее падение уровня грунтовых вод на 1 м и более (Бейдеман, 1949, 1957). Немного меньше расход воды у фреатофитов: при среднем обилии и жизненности в сообществах соляноколосника в течение вегетации расходуется 32 см воды, верблюжьей колючки — 25 см, тамарикс — 85 см, солодки — до 100 см. С летним максимумом транспирации фреатофитов совпадают сроки низкого стояния уровня в бассейнах грунтовых вод. После осеннего подсыхания, листопада или скашивания травостоя происходит коррективный подъем уровня грунтовых вод (Высоцкий, изд. 1950; White, 1932).

Косвенными индикаторами сезонных колебаний уровня грунтовых вод в полупустынных лиманах Нижней Волги служат растения, приспособленные к резким сменам увлажнения: *Carex siegertiana*, *Heleocharis palustris*, *Beckmannia eruciformis*. В поймах северных рек умеренной зоны с неглубоким залеганием грунтовых вод косвенными индикаторами

сезонных колебаний уровня воды служат растения, выдерживающие подтопление корневых систем холодными и кислыми водами: *Agrostis canina*, *Alopecurus pratensis*, *Poa trivialis*, *Festuca rubra*, *Deschampsia caespitosa*. Индикатором колебаний уровня служит сезонная совмещенность гемиксерофитов и мезофитов с эвксерофитами и галофитами. Таковы ассоциации *Agropyrum repens* — *Artemisia lercheana* в лиманах Прикаспия с временной, исчезающей летом верховодкой.

Транспирация фреатической растительности обуславливает суточную флюктуацию уровня грунтовых вод (White, 1932; Знаменский, 1938). Флюктуация увеличивается при полном вегетативном развитии растительности, уменьшается при скашивании травостоя и исчезает почти полностью на участках, лишенных растительного покрова.

Растительные индикаторы химического состава грунтовых вод

В аридных зонах постоянные гидроиндикаторы, водоснабжение которых происходит за счет грунтовых вод (гигрофиты, фреатофиты), наиболее чутко реагируют на изменение минерализации воды. В ряде случаев для фреатофитов (например, *Alhagi pseudoalhagi*) изменение минерализации воды является более важным фактором местообитания, чем относительное изменение глубины ее залегания (Востокова, 1955). Индикаторами пресных вод служат гликофильные фреатофиты и мезофиты (виды *Populus*, *Salix*, *Morus alba*, *Elaeagnus angustifolia*, *Melilotus polonicus*). Гликофильные виды с признаками ксерофитизма, так называемые гемиксерофиты, имеют более широкую экологическую амплитуду и встречаются на солоноватых водах (*Alhagi pseudoalhagi*, *Glycyrrhiza glabra*, *Lagonychium farctum*, *Artemisia arenaria*). Фреатофиты с признаками галофитизма имеют еще более широкую экологическую амплитуду. Они могут произрастать на пресных водах, но чаще встречаются там, где вода умеренно соленая (виды *Tamarix*, *Salsola dendroides*). Наконец, фреатофиты с ярко выраженным галофитизмом распространены преимущественно на соленых водах (*Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*, *Kalidium caspicum*).

Некоторые фреатофиты связаны с определенным типом минерализации. Как отмечает Робинзон (Robinson, 1957), в западных штатах США при одинаковых требованиях к степени минерализации фреатофит *Sarcobatus vermiculatus* имеет наилучший рост при карбонатно-натриевом засолении грунтовых вод, а *Tamarix* — при хлоридно-натриевом. В Западной Туркмении *Tamarix ramosissima*, *Halocnemum strobilaceum* встречаются преимущественно при хлоридном типе минерали-

зации грунтовых вод, а *Nitraria schoeberi*, *Kalidium caspicum* — при хлоридно-сульфатном.

Ярусная совмещенность гидроиндикаторов является показателем особенностей вертикальной стратификации грунтовых вод. Наблюдают совмещенность галофильных фреатофитов (*Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia herbacea*, *Halostachys caspica*), связанных с верхней минерализованной прослойкой грунтовых вод или засоленными почвенными водами, и гликофильных фреатофитов с корневой системой, которая проникает до более пресных грунтовых вод: *Phragmites communis*, *Lycium turcomanicum*, *Alhagi pseudoalhagi*. Такая совмещенность служит индикатором налегания соленых вод на пресные. На заболоченных лугах с проточными грунтовыми водами произрастают совместно поверхностнокорневые индикаторы застойного увлажнения (*Equisetum fluviatile*) и глубококорневые индикаторы проточного (*Trifolium pratense*).

Переменные гидроиндикаторы показывают широкую амплитуду минерализации грунтовых вод и обычно приурочены к более высоким концентрациям солей в воде, чем постоянные. Их связь с минерализацией грунтовых вод определяется тем, что с увеличением минерализации уменьшается внутригрунтовое испарение, а следовательно, и конденсация. Кроме того, минерализация грунтовых вод определяет засоление почвогрунтов, что также влияет на запасы доступной влаги.

Косвенные указания о минерализации грунтовых вод инфильтрационного происхождения дают индикаторы участков локализации пресных вод поверхностного стока. В полупустыне и сухой степи, выделяя по растительности контуры лиманов и западин, можно судить о распространении и степени минерализации линз опресненной верховодки, залегающей под ними (рис. 42).

В Северном Прикаспии среди плакорных комплексов — *Artemisia incana*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Stipa capillata*, *Festuca sulcata* — в лиманах можно проследить ряд поясов в зависимости от длительности их заливания: коротко заливаемые — с лугами из *Agropyrum cristatum*, заливаемые на более продолжительный срок — с лугами из *Agropyrum repens*; лучше увлажненные луга из *Beckmannia*, *Bromus*; длительно заливаемое дно понижений, где вода держится иногда до середины лета, с лугово-болотными видами *Carex*, *Schoenoplectus*, *Typha*, *Juncus*, *Phragmites* (Саваренский, 1922). В то время как под ксерофитными группировками вода повсюду соленая (минерализация свыше 30 г/л), под лиманами с гигромезофитной растительностью находятся мощные линзы (глубина 8 м) пресной верховодки (минерализация около 0,5—2 г/л). Контуры линз ограничены распространением лугово-болотной и луговой растительности. Чем гигрофильнее растительность,

тем более опреснены грунтовые воды под лиманами. Примесь же галофитов — *Aeluropus litoralis*, *Limonium gmelinii*, *Artemisia lercheana* даже в небольшом количестве свидетельствует о некоторой минерализованности воды. Формирование линзы пресных вод под длительно заливаемыми понижениями происходит при удовлетворительной водопроницаемости грун-

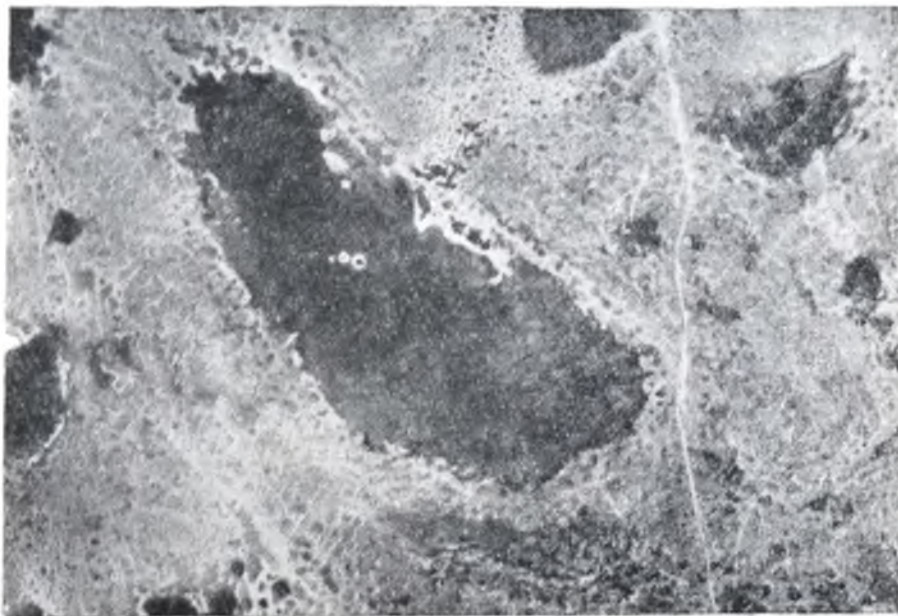


Рис. 42. Лиман в Сарпинской низменности с мезофитно-разнотравно-пырейной растительностью, расположенный среди полупустынных поlyingно-солянковых комплексов; служит индикатором линзы пресных грунтовых вод, залегающей на глубине 6—8 м среди сильноминерализованных грунтовых вод

тов (пески, супеси, лессовидные суглинки), при умеренноглубоком (до 10—15 м) и не слишком близком (не глубже 3 м) водоупоре.

Для оценки минерализации грунтовых вод рекомендуется сочетать показания гидроиндикаторов и индикаторов засоления почв (Востокова, 1955). В ассоциациях двух фреатофитов — *Alhagi pseudoalhagi*, *Karelinia caspica* — примесь галофитов (*Aeluropus litoralis*, *Limonium otolepis*, *Zygophyllum oxianum*, *Anabasis aphylla*) указывает на близкие соленые грунтовые воды (глубина 1,5—3 м; минерализация до 16,5 г/л), а примесь гликофитов (*Calamagrostis pseudophragmites*, *Setaria viridis*) — на пресные или слабосоленоватые воды (минерализация 0,6—1,2 г/л) той же глубины.

Индикаторы почв в окружающих группировках уточняют показания гидроиндикаторов на минерализацию грунтовых вод (Востокова, 1956). Это в особенности относится к гидро-

фитам (*Phragmites communis*, *Bolboschoenus maritimus* и т. п.). Заросли тростника в сочетании с окружающими их галофитными группировками служат показателями выходов соленых грунтовых вод, а в сочетании с гликофитными — пресных.

Использование растительных индикаторов вместе с другими ландшафтными признаками, как показали исследования в Западной Туркмении, позволяет выделять и оконтуривать следующие градации минерализации подземных вод: 0—2, 2—5, 5—10, 10—25, > 25 г/л. Растительность лучше отражает градации слабой минерализации вод, чем высокой, и более надежно индицирует минерализацию близких грунтовых вод (до 10 м), чем глубоких (Виноградов, 1961).

В гумидных зонах ряд растений также можно использовать как индикаторы химического состава и качества воды.

Растительность отражает содержание кислорода, органических веществ, закисного железа, жесткость и другие свойства, определяющие питьевое качество грунтовых вод. В Северной Швеции (по Сухову, 1915; Гессельман, 1910) торфяные воды моховых, низинных сфагновых болот и заболоченных лесов характеризуются малым содержанием кислорода (до 0,5—0,9 см³/л.) В отличие от них еловые леса высокого бонитета («хорошо растущие») даже при наличии в сплошном травяно-кустарниковом покрове сфагнов, папоротников и высоким уровне грунтовых вод указывают на удовлетворительное качество последних (до 1—3 см³/л кислорода).

Наихудшее питьевое качество имеют грунтовые воды ольхово-ивовых травяных трясин: вода сильно насыщена сероводородом, она сильно окрашена железистыми соединениями, богата органическим веществом и совершенно не пригодна для питья (Викторов, 1948). Грунтовые воды травяных болот также имеют пониженную прозрачность, большое количество железистых и органических коллоидов, жесткость до 3°, высокую окисляемость и пригодны для питья только после специальной обработки.

Среди болотных вод хорошим качеством выделяются воды сфагновых болот. Воды олиготрофного сфагнового болота (*Sphagnum depressorum*, *Sph. cuspidatum*) характеризуются высокой прозрачностью, жесткостью ниже 1°, малым количеством коллоидов, отсутствием бактерий, вполне пригодны для питья.

зеркала грунтовых вод, с которой связаны глубококорневые растения-индикаторы. Черносаксаульники с участием поташника в южных пустынях служат показателями грунтовых вод, залегающих на глубине 10—20 м, а в северных пустынях они приурочены к местообитаниям с грунтовыми водами на глубине 5—10 м (Востокова, 1955). Группировки поташника, также являющегося переменным гидроиндикатором, уменьшают указываемую глубину с 5—15 м на юге до 3—10 м на севере. Это объясняется тем, что с юга на север уменьшается глубина физико-географического воздействия и происходит редукция глубококорневых кустарников, наиболее типичных для аридного климата пустынь.

В меньшей степени подвержены климатической компенсации и почти не изменяют глубину индикации в разных частях ареала постоянные гидроиндикаторы. *Tamarix ramosissima* как в южных районах Западной Туркмении, так и в северных пустынях Прикаспия имеет оптимум развития при глубине грунтовых вод около 2—2,5 м. Травянистые мезофиты и гигрофиты, наоборот, с уменьшением климатического увлажнения произрастают при более близком уровне грунтовых вод. При этом почвенно-климатическое увлажнение компенсируется грунтовым. *Cynodon dactylon* в Австрии приурочен к грунтовым водам на глубине 50—200 см, в аридном климате Верхнего Иордана — к глубине воды 25—50 см, а в экстрааридных условиях Уэда-Араба — к глубинам менее 10 см (Воуко, 1931, 1953).

С гидроклиматической компенсацией связана сама приуроченность гидроиндикаторов. Постоянные гидроиндикаторы в пустынях (например, верблюжья колючка, гребенщик), на северной границе ареала становятся переменными. Это объясняется тем, что необходимое грунтовое водоснабжение фреатофитов на севере компенсируется увеличением инфильтрации атмосферных осадков и уменьшением транспирации. В то же время отрицательные индикаторы, распространенные в южных пустынях, в полупустынях часто используются как косвенные индикаторы неглубоких слабоминерализованных вод. Таковы прежде всего псаммофиты (виды *Calligonum*, *Ammodendron*), которые приурочены к песчаным массивам, где в полупустыне за счет инфильтрации осадков создаются значительные запасы пресных вод.

Индикаторы изменяют показания минерализации грунтовых вод в разных климатических условиях. Если в южных пустынях гидроиндикаторы развиваются на грунтовых водах с минерализацией до 20—25 г/л, то в северных пустынях — лишь до 10—15 г/л. С юга на север уменьшается солеустойчивость фреатофитов. *Tamarix ramosissima* в южных пустынях Западной Туркмении доминирует при минерализации

грунтовых вод 7—15 г/л и выносит увеличение концентрации сверх этого.

В северных пустынях Прикаспийской низменности доминантная солеустойчивость тамарикса падает до 5—7 г/л. Этим, например, можно объяснить различия в данных о солеустойчивости тамарикса, полученных Х. Х. Томашевским (1955), работавшим в астраханских песках, и Н. Ф. Русановым (1949) на юге Средней Азии.

Широко распространена лито-гидрологическая компенсация факторов. Одни и те же растительные индикаторы указывают в легких грунтах на более высокий уровень грунтовых вод, чем в тяжелых. Эта разница достигает 3—4 м и соответствует изменению высоты капиллярного поднятия в зависимости от механического состава подстилающих пород. Так, в Западной Туркмении ассоциация *Tamarix ramosissima*—*Halocnemum strobilaceum* на песчаных грунтах приурочена к грунтовым водам на глубине около 1—1,5 м, а на глинистых грунтах — до 4 м.

Лито-гидрологическая компенсация влияет также на тип индикатора. Постоянные гидроиндикаторы на легких грунтах становятся переменными на тяжелых. Так, в северной пустыне верблюжья колючка на песчаных грунтах, как правило, приурочена к пресным грунтовым водам на глубине 3—5 м, а на аллювиально-дельтовых отложениях тяжелого механического состава может быть и не связана с пресными грунтовыми водами.

Лито-гидрохимическая компенсация заключается в том, что на легких грунтах растения выдерживают более высокую минерализацию подземных вод, чем на тяжелых. *Tamarix hispida* встречается в Западной Туркмении на солончаках, сложенных песками и супесями, при минерализации грунтовых вод 30 г/л и выше, а на суглинках и глинах — при минерализации до 15—20 г/л.

Наблюдается и гидрохимическая компенсация факторов. Фреатофиты потребляют пресные воды с больших глубин и с меньших — минерализованные, так как засоление уменьшает сосущую силу корневых систем. В результате одни и те же индикаторы — *Phragmites communis*, *Prosopis glandulosa*, *Halostachys caspica* — при одинаковом обилии и жизненности могут встречаться на более глубоких пресных грунтовых водах и на более близких минерализованных. В Западной Туркмении *Tamarix ramosissima* на солоноватых водах (4—7 г/л), характерных для его местообитания, достигает максимального развития при глубине грунтовых вод 1,8—2,4 м. На пресных водах гребенщик достигает такого же развития при большей глубине — 3,5—4,5 м. Корневые системы менее галофильных фреатофитов — *Prosopis*, *Medicago*, *Tamarix*

могут проникать глубже, чем галофильных — *Halocnemum*, *Kalidium*.

Для исключения климатической компенсации факторов гидроиндикаторы необходимо экстраполировать по основным ландшафтно-климатическим районам и зонам. Для исключения других видов компенсации факторов гидроиндикационные показания следует корректировать параллельными наблюдениями других элементов ландшафтов, главным образом рельефа и почв.

Необходимо учитывать при гидроиндикации замещаемость растительности. В результате исторической замещаемости растения-индикаторы в молодых районах, недавно освободившихся от моря или по другим причинам покрытых недостаточно сформировавшейся растительностью, приурочены к меньшим глубинам грунтовых вод, чем в районах длительно развивавшихся в континентальных условиях. Растительность геологически молодой приморской равнины Западной Туркмении еще находится в стадии сукцессий и указывает на меньшие глубины уровня грунтовых вод, чем растительность восточных внутриконтинентальных районов Средней Азии, где растительный покров был сформирован значительно раньше (табл. 16).

Таблица 16

Сравнительная характеристика гидроиндикационной роли растительности в различных районах Средней Азии

Ассоциация	Средняя глубина грунтовых вод в м	
	Средняя Азия (по Востоковой, 1953)	Западная Туркмения (средние максимальные значения)
тамарикс + янтак	3—10	3—5
поташник + селитрянкa	5—15	3—5
черный саксаул	10—25	5—7

На гидроиндикационные оценки влияет изменение экологических требований растения под влиянием возраста. Молодые кусты *Tamarix ramosissima* обычно приурочены к грунтовым водам 1,—1,5 м глубиной, средневозрастные — 2,0 м, приспевающие — 2,5 м, спелые — 3 м, перестойные — до 5—7 м. У переменных индикаторов молодые экземпляры часто не бывают приуроченными к грунтовым водам и лишь спелые и средневозрастные достигают с ними непосредственной связи. В процессе роста ряда растений меняется также и требовательность их в отношении минерализации: требующие пресной воды в начале развития, они переносят достаточно высокие концентрации в спелом и перестойном возрасте.

Широко распространена синантропная замещаемость растительности. Например, черный саксаул и тамарикс, приуроченные в песках к неглубоким подземным водам, после уничтожения человеком замещаются черкезом и кандымом. В других случаях растения-гидроиндикаторы, наоборот, высаживают. Во многих местах пустынь Средней Азии и Сахары тамарикс, посаженный черенками вокруг колодцев, достигает грунтовых вод на очень больших, несвойственных для него глубинах (15—20 м и больше), где продолжает расти и после того, как колодцы забрасывают.

Гидроиндикаторы в различных ландшафтных зонах

В ландшафтах различных зон южных и северных пустынь, полупустынь, степей и лесов проведены исследования связи растительности с грунтовыми водами и выявлены различные гидроиндикаторы.

В зоне южных пустынь растительные индикаторы изучались рядом исследователей в Туркмении (Викторов, 1955 б, Востокова 1955, Благовещенский, 1956).

Таблица 17

Растительные индикаторы грунтовых вод в зоне южных пустынь Западной Туркмении

Доминанты	Глубина залегания грунтовых вод в м		Минерализация грунтовых вод в г/л		
	min — max	opt	med	opt	max
Постоянные гидроиндикаторы					
<i>Phragmites communis</i>	0,2—2,0	0,5—1	3—5	2,6	6,55
<i>Salicornia herbacea</i>	0,25—0,8	0,4—0,5	—	5,0	180
<i>Aeluropus litoralis</i>	0,6—2,0	0,8—1	3—15	2,7	11,3
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	0,5—3,0	1,0—1,2	15—20	—	98,8
<i>Halostachys caspica</i>	1,0—3,5	1,7—2,0	10—15	—	70
<i>Lycium turcomanicum</i>	1,5—5	1,8—2,6	3—10	6,6	14,4
<i>Tamarix ramosissima</i>	0,8—6,0	1,8—2,6	7—15	6,6	85,5
<i>Alhagi persarum</i>	1—6	1,5—2,5	3—7	3,3	6,8
Переменные гидроиндикаторы					
<i>Aeluropus repens</i>	0,8—2,5 <	1,2—1,5	7—15	6,5	—
<i>Salsola dendroides</i>	—	2—3	—	—	—
<i>Nitraria schoberi</i>	1,5—3,5	2—0	—	6,7	—
<i>Kalidium caspicum</i>	1,0—4,0 <	1,5—2,0	—	—	33,4
<i>Tamarix hispida</i>	2,0—7,0 <	—	15—20	—	42,1
<i>Tamarix passerinoides</i>	1,6—7,0 <	—	15—20	—	40,1
<i>Haloxylon aphyllum</i>	1,7—7,0 <	2,9—3,3	10—15	—	33,7

Знак < означает возможное присутствие растения на более глубоких и минерализованных грунтовых водах, часто без функциональной связи с ними.

В зоне северных пустынь растительные индикаторы изучены в Восточном Казахстане (Келлер, 1912), в Центральном Казахстане (Ахмедсафин, 1947, 1951; Востокова, 1955).

Таблица 18

Растительные индикаторы грунтовых вод зоны северных пустынь в песках Южного Казахстана (по Ахмедсафину, 1951)

Растения-индикаторы	Глубина залегания грунтовых вод в м		Степень минерализации грунтовых вод
	максимальная и минимальная	средняя	
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	0,5—3	1—2	пресная
<i>Salix alba</i>	1—5	—	пресная
<i>Populus diversifolia</i>	3—8	3—5	пресная
<i>Rosa canina</i>	—	1—2	пресная
<i>Carex, Phragmites</i>	0—3	0—3	пресная — солоноватая
<i>Alhagi camelorum</i>	до 10	3—6	солоноватая
<i>Lasiagrostis splendens</i>	1—4	2—3	пресная — слабосолоноватая
<i>Halimodendron halodendron</i>	3—5	3—5	слабосолоноватая
<i>Tamarix</i> sp.	до 10	4—6	слабосоленая
<i>Haloxyton aphyllum</i>	4—12	5—8	солоноватая — соленая
<i>Calligonum setosum</i>		3	слабосолоноватая

Постоянными индикаторами являются первые 6 растений таблицы, последующие 4 — переменными, а кандым — коловенным.

Растительные индикаторы гидрогеологических условий в различных ландшафтах зоны полупустынь изучены в Прикаспии (Демидова и др. 1955), Западном Казахстане (Востокова, 1952, 1955, 1956), Восточном Казахстане (Островский, 1959), Восточном Закавказье (Бейдеман, 1950, 1953, 1954, Бейдеман, Преображенский, 1957) (табл. 19).

В указанной гидроиндикационной схеме большая часть растений-индикаторов грунтовых вод глубиной до 1,5 м является постоянными гидроиндикаторами; растения, указанные для глубин 1,5—5 м, — переменными, а свыше 5 м — коловенными гидроиндикаторами, которые служат признаками легких грунтов, благоприятных для накопления воды.

В зоне степи и лесостепи связь растительности с грунтовыми водами изучена многими исследователями (Лисицын, 1927; Ларин, 1926; Отоцкий, 1896; Высоцкий, 1950 и др.).

Растительные индикаторы грунтовых вод зоны полупустынь
в песках Западного Казахстана (по Востоковой, 1956).

Глубина грунтовых вод в м	Минерализация		
	пресные	солончатые	соленые
0—1,5	<i>Phragmites communis</i> в сочетании с гликофитами <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Salix</i> dif. sp., <i>Holoschoenus vulgaris</i>	<i>Phragmites communis</i>	<i>Halocnemum strobilaceum</i>
1,5—3	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Lasiagrostis splendens</i> + гликофиты, <i>Elymus giganteus</i>	<i>Lasiagrostis splendens</i> + галофиты	
3—5	<i>Lasiagrostis splendens</i> + ксерофиты, <i>Artemisia arnaria</i>		
5—10	<i>Spiraea crenifolia</i> , <i>S. hypericifolia</i> , <i>Stipa capillata</i> . <i>Stipa capillata</i> , <i>Festuca sulcata</i> с участием <i>Lasiagrostis splendens</i>		

В Северном Казахстане (Виноградов, 1958) постоянными индикаторами близких грунтовых вод (1—3 м) являются мезогигрофитные группировки: березняки осоковые, двукисточниковые, ивняки осоковые, осоково-тростянковые и тростниковые. Переменные гидроиндикаторы включают большинство мезофитных группировок: березняки вейниковые, березняки лугово-разнотравные, ассоциации мезофитных кустарников: вишни, шиповника, крушины, луговые группировки из пырея, костра, вейника, мезофильного разнотравья. Эти группировки во многих ландшафтах связаны с грунтовыми водами на глубине 3—6 м, но в некоторых ландшафтах встречаются и при отсутствии близких слабоминерализованных грунтовых вод. Индикаторами близких слабоминерализованных или пресных грунтовых вод являются ассоциации солонцовых злаков и разнотравья (бескильница, кермек) в сочетании с гликофитными группировками. Галофитные группировки приурочены к близким минерализованным грунтовым водам.

Гидроиндикационная роль растительности лесной зоны изучена в различных растительных группировках (лесных — Писарьков и Давыдов, 1956; луговых и лугово-болотных — Зажицкий, 1956; Клер, 1956; болотных — Иванов, 1953 и др.). В условиях лесной зоны при неглубоком залегании грунтовых вод относительно велики сезонные колебания их уровня. В связи с этим здесь при индикационной оценке вместе с ука-

заниями средней глубины залегания необходимы определения амплитуды колебаний уровня грунтовых вод.

Постоянными гидроиндикаторами служат ассоциации болотного ряда (Иванов, 1953).

Таблица 20

Растительные индикаторы грунтовых вод болот (по Иванову, 1953)

Ассоциации	Средняя глубина в см	Годовая амплитуда колебания в см
Сосняк зеленомошно-кустарничковый	36	7—60
Сосняк сфагново-кустарничковый	36	12—61
Сфагново-кустарничковая группировка	20	0—39
Сфагново-пушицево-кустарничковая группировка	10	+ 7—30*
Сфагново-пушицево-осоковая группировка (<i>Carex lasiocarpa</i>)	8	+ 9—24
Сфагново-вахтовая группировка	8	+ 14—29
Сфагново-осоковая (<i>Carex inflata</i>) группировка	5	—
Осочник разнотравный	+ 2	+ 24—18
Осочник (<i>Carex inflata</i>)	+ 4	+ 35—8

* Плюс означает расположение уровня воды выше поверхности почвы.

Луговые группировки являются переменными гидроиндикаторами, лугово-болотные — постоянными (Зажицкий, 1956) (табл. 20, 21).

Таблица 21

Растительные индикаторы грунтовых вод лугов (по Зажицкому, 1956)

Эдификаторы	Средняя глубина уровня грунтовых вод в см	Амплитуда колебания грунтовых вод в см
<i>Arrhenatherum elatius</i>	70—110	40—140
<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Nardus stricta</i>	50—80	10—120
<i>Molinia coerulea</i>	20—60	0—110
<i>Carex gracilis</i>	0—10	+ 10—50

Еще менее устойчивые гидроиндикационные оценки дает древесная растительность. Индикатором в лесных фитоценозах служит напочвенный моховой и травяной покров (Сибирякова и Вернандер, 1957). В лесах Московской обл. гидроиндикаторами являются:

1. Сосняк кустарничково-сфагновый (V класс бонитета), ельник сфагново-болотнотравный (IV класс бонитета), оль-

шатник с елью и березой (II класс бонитета), щитовниково-болотнотравный, ольшатник крапиво-высокотравный (I класс бонитета) — 0—0,5 м.

2. Сосняк-долгомошник (IV класс бонитета) с березой и подлеском из ели и ивы, сосново-еловый лес хвощево-долгомошный (III класс бонитета) с подлеском из крушины, ельник смородинно-таволговый (II—III класс бонитета) с черной ольхой и черемухой, ольшатник страусниковый с березой и елью — 0,5—1,5 м.

3. Сосняк-черничник, сосняк молиниевый (III класс бонитета) с подлеском ели, сосняк с елью и березой чернично-долгомошный (II—III класс бонитета) с подлеском крушины, ельник с осинкой кислично-малиновый (II класс бонитета), ельник, дубняк, липняк широколиственный (I—II класс бонитета) — 1,5—2,5 м.

4. Сосняк (II класс бонитета) брусничный, сосняк (II класс бонитета) вересковый, сосняк (II класс бонитета) зеленомошный, сосняк (I—II класс бонитета) орляковый с дубом и елью, сосняк (I—II класс бонитета) зеленомошно-ландышевый, сосняк (II класс бонитета) с елью молиниевый, ельник — (II класс бонитета) крушинно-черничный, ельник (I класс бонитета) кисличник, сосняк лещиновый, сосняк, ельник (I класс бонитета) кустарниковый, ельник, дубняк кленово-волосистоосоковый — 2,5—5 м.

5. Сосняк-беломошник (III—IV класс бонитета), сосняк ракитниковый (III класс бонитета), дубняк с кленом (I класс бонитета) — 5—10 м.

Растительные индикаторы движения грунтовых вод

Растительность отражает динамику грунтовых вод как во времени, так и в пространстве.

На выклинивание грунтовых вод указывает определенная последовательность смен растительных группировок, различных в своем отношении к глубине и минерализации грунтовых вод. В аридных условиях эти смены идут от ксерофитов к глубоководным гемиксерофитам, затем фреатофитам и заканчиваются галофитами. В Западной Туркмении в наиболее полном виде эти смены представляют следующий ряд: группировки омброфитов — *Artemisia herba alba*, *Salsola arbuscula*, *S. gemmascens*, *Reaumuria fruticosa*, *Ephedra strobilacea* — расположены на равнине с глубиной грунтовых вод свыше 10—15 м; они сменяются на солоноватых водах при глубине 5—7 м черносаксуляниками; при глубине грунтовых вод меньше 4—5 м появляется гребенщик с верблюжьей колючкой, лицем и другими гликофильными фреатофитами; с уменьшением глубины до 2—3 м концентрация солей начи-

нает расти и гликофильные субдоминанты гребенщика замещаются галофильными фреатофитами — сарсазан, ажрек; при уменьшении глубины до 1—1,5 м и значительной минерализации остаются одни галофиты.

Обилие гидроиндикаторов прямо пропорционально интенсивности выклинивания пресных или слабоминерализованных грунтовых вод. При интенсивном выклинивании пресных

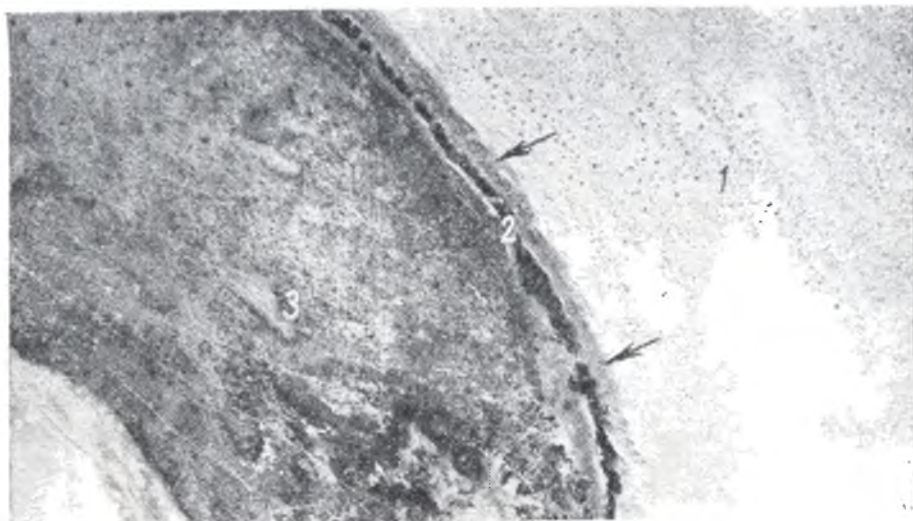


Рис. 43. Выход слабоминерализованных грунтовых вод в уступах долины:

1 — хвалынская терраса с ячеистыми песками, псаммофитно-кустарниковой растительностью, глубокими грунтовыми водами, 2 — уступ долины, к которому в местах наиболее интенсивного выклинивания слабоминерализованных грунтовых вод приурочена полоса зарослей гидроиндикаторов (тамарикс, верблюжья колючка, лиций), 3 — терраса Узбоя с лугово-солощачковыми почвами и растительностью из ажрека, тростника, верблюжьей колючки и солянок на близких солоноватых грунтовых водах

грунтовых вод преобладают густые заросли гигрофитов — *Phragmites communis*, *Heleocharis palustris* — с примесью мезофильных трав — *Calamagrostis pseudophragmites*; кустарников — *Elaeagnus angustifolia*, *Salix ledebouriana* и гликофильных фреатофитов — *Athagi pseudoathagi*. При слабом выклинивании грунтовых вод (Викторов, 1955) преобладают мезоксерофиты — *Glycyrrhiza uralensis*, *Sophora alopecuroides*, *Agropyrum sibiricum* — низкой жизненности и обилия. При выклинивании минерализованных вод в сменах преобладают галофильные фреатофиты и галофиты (сарсазан, поташник, ажрек, солерос).

Выклинивания грунтовых вод часто дают линейную конфигурацию группировок гидроиндикаторов. Они связаны с береговыми уступами, тектоническими и стратиграфическими контактами (см. рис. 43, 50, 57, 58).

В гумидных ландшафтах выклинивания грунтовых вод также отражены в распределении растительности. В болотном ландшафте выходы грунтовых вод, оттекающих от вершины выпуклого болота, на склонах дают олиготрофный регрессивный комплекс (Богдановская, 1953). Там распространены деградирующие гряды со сфагново-кустарничково-пушициевыми ассоциациями и проградирующие топкие мочажины с шейхцериево-сфагновым покровом, пятнами угнетенного сфагна и голого грунта. Приближение к поверхности уровня минеральной воды сопровождается развитием в олиготрофном болоте мезотрофной растительности. На болотах растительность служит также индикатором скорости фильтрации грунтовых вод в торфяниках (Лебедева, 1957).

На направление грунтовых потоков в пустынях указывает чередование поясов растительности, отражающих отдельные фазы минерализации. В верхних частях грунтового потока к выклиниваниям приурочены мезофиты, гигрофиты, гликофильные фреатофиты (*Calamagrostis pseudophragmites*, *Phragmites communis*, *Populus hybrida* и т. п.). В средних частях грунтовых потоков, где минерализация несколько повышена, преобладают индикаторы солоноватых вод (*Tamarix ramosissima*, *Salsola dendroides*, *Lycium turcomanicum*, *Suaeda microphylla*). В нижних частях распространены галофильные фреатофиты — *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, *Halostachys caspica*; отмечающие окончание грунтового потока и переход его в бассейн минерализованных грунтовых вод.

Направление движения грунтовых вод может быть выявлено также путем анализа асимметричности расположения гидроиндикаторной растительности в долинах и котловинах, пересекающих грунтовые потоки. В Прибалханской равнине Западной Туркмении к северным склонам дефляционных котловин тяготеет более обильная гемиксерофитная растительность (*Alhagi persarum*, *Lycium turcomanicum*, *Tamarix karelini*). На южных склонах эти фреатофиты отсутствуют, преобладают ксерогалофиты и галофильные фреатофиты (*Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*). Эта асимметричность конфигурации растительности связана с выклиниванием в северных частях котловин вод Большебалханского грунтового потока, направленного с севера на юг.

Аналогичную асимметричность расположения растительности наблюдают в ашиках песков Тайсуган. Она отражает движение подземных вод от Темирского склона Мугоджар на запад к долине р. Урал (рис. 44). Асимметричность расположения растительности свидетельствует о течении грунтовых вод на болотах (Иванов, 1953): топи с мезотрофной растительностью располагаются по течению грунтовых вод ниже минеральных островов и отсутствуют выше их.

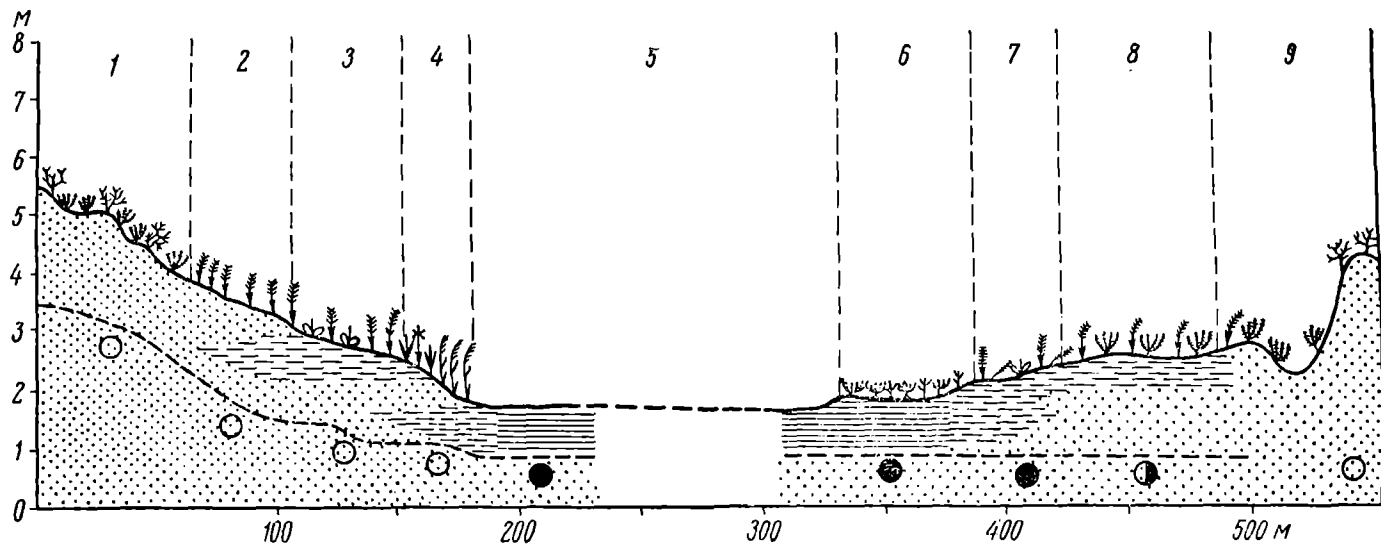


Рис. 44. Асимметричные экологические профили склонов заиленной солончаковой котловины (ашика) в песках Тайруган с различным составом поясов растительности в зависимости от интенсивности выклинивания грунтовых вод:

1—4 склон с интенсивным выклиниванием грунтовых вод: 1 — песчаная пойма, джузгун на слабозакрепленных песках, 2 — житняк на песчаных луговобурьих почвах, 3 — солончаковый подорожник, бескильница, чий на засоленных уплотненных прослойках, 4 — вейник, осока, ситник, тростник в местах выклинивания грунтовых вод, 5 — солончаки, лишённые растительности; 6—9 — склон без подтока грунтовых вод: 6 — сарсазан, однолетние солянки на солончаковых суглинках, 7 — бескильница, обноне, камфоросма на солонцах-солончаках, 8 — житняк, пойма, одиночные дернины чий на солонцеватых луговобурьих почвах, 9 — песчаная пойма, джузгун на песках (аналогично 1); грунтовые воды: ○ — пресные, ◐ — слабоминерализованные, ● — минерализованные. Составили: Б. В. Виноградов, Н. Г. Коноплева, В. В. Кузнецов, В. К. Марковский, Т. А. Попова



Рис. 45. Направление грунтового стока на заболоченном Ишим-Тобольском водоразделе (цепочка островков леса и полоса травяных болот среди грядово-мочажинных водораздельных болот)



Рис. 46. Занесенное песками, но фильтрующее воду древнее русло Мия (Алжирская Сахара), к которому приурочена полоса зарослей тамарикса (перспективный аэроснимок, Готье, 1925)

При помощи растительных индикаторов можно выявить места локализации фильтрующих воду русел, реликтовых вод, линз и т. п. Жилы, прослойки и другие тела с быстрым течением грунтовых вод находят отражение на поверхности в виде полос гидроиндикаторной растительности. В аридных районах пересыхающие русла, которые фильтруют в аллювии и пролювии грунтовые воды, сопровождаются полосами влаголюбивой кустарниковой растительности (рис. 46), в то время как неводоносные русла лишены ее и отличаются редким покровом ксерофитов. Вдоль жил подземного стока на верховых болотах наблюдают полосы мезотрофной растительности (*Sphagnum riparium*, *Carex inflata*, *Scheuchzeria palustris*) и цепочки возобновления ели и березы (рис. 45).

Индикаторы изменений гидрогеологических условий

Выводы об изменениях гидрогеологических условий в недавнем прошлом могут быть получены в результате изучения сукцессий растительности.

Смена группировок гигрофитов и галофитов гемиксерофитами и ксерофитами может служить показателем понижения уровня грунтовых вод. В Западной Туркмении на окраине солончака Кель-кор происходит смена гигрофитов (*Phragmites communis*, *Bolboschoenus maritimus*) ксерофитами, галоксерофитами (*Salsola arbuscula*, *Reaumuria fruticosa*) и глубококорневыми фреатофитами (*Tamarix ramosissima*, *Alhagi persarum*), что указывает на понижение уровня грунтовых вод на 1,5—2 м.

О более значительном понижении грунтовых вод свидетельствует смена фреатофитов ксерофитами. На южной окраине Каракумов смена фреатофитов (*Tamarix ramosissima*, *Lyceum turcomanicum*) ксерофитами (*Calligonum setosum*, *Salsola richteri*) говорит о понижении грунтовых вод с глубины 5—6 м до глубины 18—20 м, происходящего в течение последних нескольких десятков лет.

Смены растительных группировок служат индикаторами изменений минерализации грунтовых вод. В засоляющихся замкнутых понижениях Кура-Араксинской низменности (Бейдеман, Преображенский, 1957) гликофильные фреатофиты угнетены, имеют низкую жизненность (*Phragmites communis* — жизненность 1, *Glycyrrhiza glabra* — жизненность 2, *Lagonychium farctum* — жизненность 2, *Alhagi pseudoalhagi* — жизненность 2) и сменяются успешно вегетирующими галофильными фреатофитами и трихогидрофитами (*Suaeda microphylla* — жизненность 4, *S. altissima* — жизненность 4, *Atriplex tatarica* — жизненность 4). Такая смена растительности служит признаком увеличения минерализации грунтовых вод.

Обратное направление фитоценологических смен, когда галофильные элементы сменяются гликофильными, указывает на процессы выщелачивания почв и уменьшения минерализации грунтовых вод.

Индикаторами увлажнения грунтов, существовавшего в прошлом, служат гидрогеологические и гидрологические реликты — растения-гидроиндикаторы, которые поселились во время обводнения и достаточно высокого стояния уровня грунтовых вод, и приспособились затем к произрастанию в условиях понижающегося уровня. Это относится к видам, развивающим достаточно мощные корневые системы и способным к длительному вегетативному воспроизводству (тростник, гребенщик). В Средней Азии в древней дельте Мургаба наблюдают реликтовые заросли гребенщика на местообитаниях с глубиной грунтовых вод свыше 20 м, что указывает на более высокое стояние грунтовых вод (до 7—10 м) в недавнем прошлом. Реликтовые заросли тростника сохраняются 8—9 лет после пересыхания озер в Северном Казахстане (Воронов, 1943).

Косвенными индикаторами гидрогеологических смен являются геоботанические признаки изменения условий формирования грунтовых вод. Смена растительных группировок приводит к понижению уровня грунтовых вод и верховодки инфильтрационного питания. При этом группировки, обеспечивающие формирование инфильтрационного потока в грунтах, заменяются группировками, не способствующими накоплению поверхностных вод и их проникновению вглубь. Так, Южно-Украинские поды (Пачоский, 1917) раньше были покрыты высоким и густым травостоем, который задерживал и накапливал в подах несравненно более снега, чем это выпадало бы на их долю сообразно занимаемой ими площади. В настоящее время поды истоптаны скотом, почвы оголены и не могут задерживать осадки для формирования значительных запасов воды.

Аналогичная картина наблюдается в степях Западного и Северного Казахстана, где в результате уничтожения при распашке густой и высокой снегозадерживающей растительности лиманов и западин (ива, спирея, тростник, осока, вейник, пырей) или смены ее при сбое более низкой и разреженной (полынь, типчак) меньше накапливается снега, нарушается инфильтрационный поток и полностью или частично исчезают линзы верховодки.

В качестве индикатора гидрогеологических изменений используют дендрометрические признаки. В гумидных условиях при повышении уровня грунтовых вод происходит подтопление корневых систем, что приводит к понижению прироста древесины по высоте и диаметру. Наоборот, приближе-

ние зеркал воды к оптимальному уровню создает хорошие условия для роста деревьев. Сроки отрицательных изменений фиксируются уменьшением толщины годичных колец, даты положительных смен — увеличением толщины (Гализев, 1956). Вдоль побережий Московского моря, в местах, где после заполнения водохранилища произошёл подъем грунтовых вод, через 2-3 года текущий прирост деревьев снизился. В местах, где грунтовые воды остыли до прежнего уровня, прирост протекал без изменений (Гивеман, 1956).

Индикаторами гидрогеологических изменений являются некоторые смены растительности, связанные с почвенными, геологическими и геоморфологическими процессами. Так, в Прикаспийской низменности смены полнано-солыночных группировок полнано-элювиальными связаны с улучшением дренажа и защелачиванием почвы при общем понижении уровня грунтовых вод. Понижение грунтовых вод чисто сопровождается новейшие тектонические поднятия. На глинистых равнинах Западной Туркмении и старооymенных участках долины Цисима развитее полигональной комлексоности связано с осушением алювию и процессе понижении уровня грунтовых вод (Виноградов, 1959).

Анализ текущих смен растительности может дать полезный прогноз возможных изменений уровня грунтовых вод в ближайшем будущем. Смены растений интенсивно транспирирующих растениями, расходующими много воды, приводит к подъему уровня грунтовых вод. В старых типах леса, где глубины грунтовых вод 1-2 м, после шарубки деревьев происходит подъем воды близко к поверхности почвы и защелачивание территории. Наоборот, облесение болота ведет к его осушению. В пустынях сильно транспирирующие фреатофиты сменяются растениями, расходующими мало воды, что приводит к некоторому повышению уровня грунтовых вод и увеличению их запасов (Бейдеман, 1953). В связи с этим Гаузер (Gauzer, 1952) для сохранения запасов пресных грунтовых вод в аридных районах предложил уничтожать при помощи гербицидов наиболее «злостные» фреатофиты. Наоборот, зарастание песков и посадки фреатофитов понижает уровень грунтовых вод (рис. 17), создает «биологический дренаж» почвы, (Шилвер, 1950).

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ

Многолетняя мерзлота создает специфические условия существования растительности (Городков, 1930, 1935; Сумгин, 1937; Цыпенкин, 1937; Глуздяков, 1957 и др.). Наличие грунтовой мерзлоты понижает температуру почвы, создает несоответствие между температурой воздуха и почвы, огра-

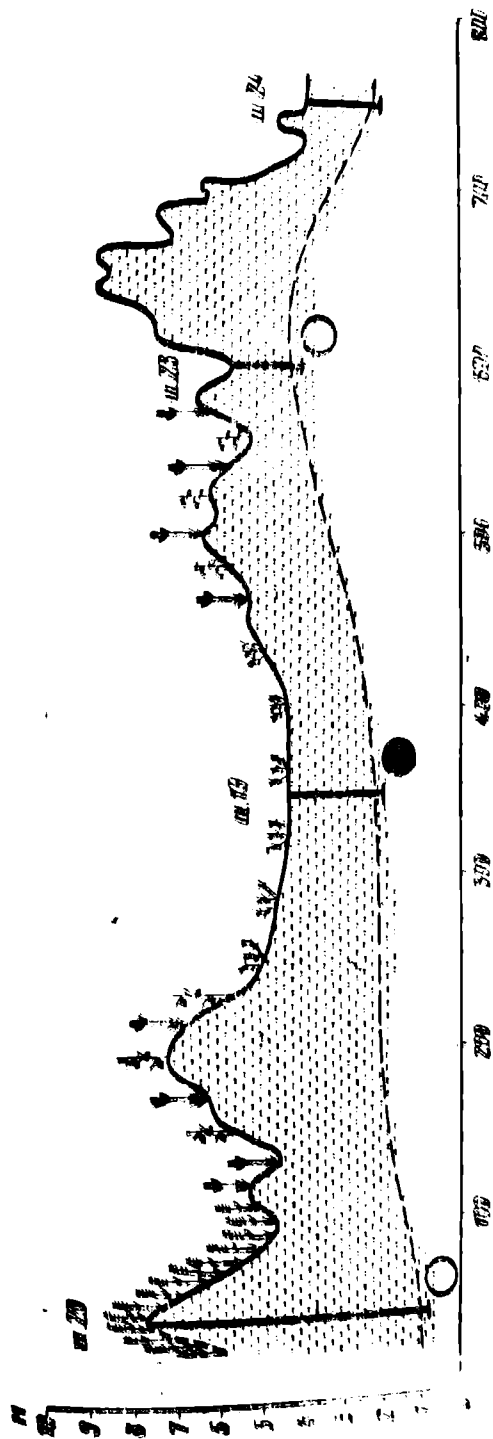


Рис. 47. Относительная высота уровня грунтовых вод под зарослями ивняка и тростника в различных частях фреатического горизонта, янтак (шурф 20), полевые уруны под тростником кофреитов, раскочуемых, раскочуемых ивняка, белая поляна (шурф 19) ивняка и ивняка в наиболее высокой уруны воды в ивняках, раскочуемых ивняка (шурф 23 и 24) (Западный Кавказ).

Уровень грунтовых вод указан артезианской скважиной, шурф 19 — артезианский скважина — ивняк, ивняк — ивняк.
 (Составил Б. В. Физюлин, Г. А. Гуськов, В. К. Михайловский, Н. Г. Коробов, В. К. Чижиков)

ничивает жизнедеятельный слой до 10–50 см, препятствует проникновению корней вглубь, замедляет разложение органического вещества и жизнедеятельность микроорганизмов, ухудшает дренаж и приводит к переувлажнению и заболачиванию почв.

Экологическая роль многолетней мерзлоты изменяется в зависимости от климатических и почвенно-грунтовых условий. В условиях арктического климата тундры воздействие мерзлоты на растительность исключительно отрицательное. В условиях бореального климата тайги при удовлетворительном дренаже многолетняя мерзлота, расположенная на глубине свыше 1 м, уже не препятствует развитию зональной растительности. Как отмечает Б. Н. Городков (1930), многие пространства Якутии были бы безлесны, если бы не содержали запасов мерзлой воды. В степях при близком уровне мерзлоты создаются благоприятные условия для роста леса. В результате, одни и те же древесные породы в тундре произрастают на участках с глубоким уровнем мерзлоты (4–5 м), а в тайге с более теплым и сухим климатом — на почвах с близким уровнем мерзлоты (1–2 м). Таким образом, глубокий уровень мерзлоты в холодном арктическом климате компенсируется теплым и сухим бореальным с близким к поверхности залеганием мерзлоты.

Индикационная роль растительности изменяется в зависимости от состава подстилающих грунтов. Одни и те же группировки могут быть встречены на почвах легкого механического состава при более высоком уровне многолетней мерзлоты, а на тяжелых — приурочены к более глубоким уровням мерзлоты.

Геоморфологическая приуроченность также влияет на индикационную роль растительности. В Воркутинском бассейне в нешироких (до 15–30 м) ложбинах стока, занятых разнотравными ивняками, многолетняя мерзлота залегает в среднем на глубине 5 м (Барыгин, 1953). В более широких пологах стока (до 100–300 м), занятых той же растительностью, мерзлота не обнаруживается до 10–15 м.

Растительность оказывает регулирующее влияние на глубину летнего оттаивания многолетней мерзлоты (Прасолов, 1911; Колосков, 1925; Биркенгоф, 1934; Тыртиков, 1956) (табл. 22)

Индикаторы глубины залегания многолетней мерзлоты

В тундровой зоне различным типам растительности соответствуют определенные глубины протаивания многолетней мерзлоты (Андреев, 1932; Raup, 1951; Hopkins, Sigafos, 1951; Sigafos, 1952; Барыгин, 1953; Кабардина, 1957; Руофф, 1960).

**Зависимость глубины протаивания мерзлых грунтов от
состояния растительности (по Тыртикову, 1956)**

Состояние растительности и почв	Глубина протаивания в см
Лес с торфяным горизонтом 5—10 см	80
10--15 см	64
15—20 см	48
Сфагновые мхи	26
<i>Cladonia alpestris</i>	98
Удален	145
<i>Polytrichum commune</i>	72
Удален	90

В тундрах Большой Земли, Воркутинского бассейна, наименьшая глубина уровня (10—20 см и меньше) постоянной мерзлоты наблюдается в пятнистых и бугристых типах тундры. Эти типы тундры включают фрагменты, совершенно лишенные растительности, либо покрытые разреженной и примитивной растительностью из накипных лишайников (*Ochrolechia tartarea*). Ближе к поверхности (меньше 1 м) мерзлота обнаружена в моховых, осоковых и дерновинных типах тундры. При глубинах мерзлоты около 30—50 см преобладают моховые группировки из зеленых мхов (*Hylocomium proliferum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. strictum*, *Sphagnum lenense*), а также осок и кустарников (*Carex rigida*, *Eriophorum vaginatum*, *Betula nana*, *Salix reticulata*). При той же глубине мерзлоты (30—60 см), но на легких почвах, распространены дерновинные группировки из *Dryas octopetala*, а на более увлажненных — пушицево- и ивняково-осоковые группировки из *Carex aquatilis*, *Scheuchzeria palustris*, *Salix lanata*.

При глубинах мерзлоты 50—100 см состав субдоминантов моховых группировок несколько изменяется: в них включаются травянистые бореальные виды — *Polygonum viviparum*, *Eriophorum vaginatum*, *Pedicularis versicolor*. На участках с глубинами мерзлоты от 70 до 100 см распространены ерничко-сфагновые группировки из *Betula nana*, *Sphagnum girgensohnii*, *Sph. russowii*, лишайниковые типы тундры из *Sphaerophorus globosus*, видов *Cetraria*, *Cladonia* и др.

Индикаторами глубин постоянной мерзлоты свыше 1 м являются кустарниковые варианты перечисленных выше группировок, кустарничковые и луговинные типы тундры. Кустарничково-лишайниковые на легких почвах (*Empetrum nigrum*, *Salix herbacea*, *Arctous alpina*, *Vaccinium vitis idaea*, *Sphaeropho-*

rus globosus, *Cetraria nivalis*, *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*), а кустарничково-моховые (*Empetrum nigrum*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum hyperboreum*) на тяжелых почвах развиваются при уровне мерзлоты 1—1,5 м. Большую глубину оттаивания (1,5—2 м) указывают луговинные (*Equisetum arvense*, *Viola biflora*, *Veronica alpina*), кустарниковые (*Betula nana*), кустарничковые (*Vaccinium vitis idaea*, *V. myrtillus*, *Ledum palustre*) и кустарничково-осоковые (*Empetrum nigrum*, *Carex aquatilis*) группировки. Последняя группировка является также индикатором надмерзлотной верховодки на глубине оттаивания 0,8—1,2 м.

На глубины оттаивания свыше 2 м указывают кустарниковые и кустарничковые группировки (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea*) с луговинным травяным покровом (*Festuca supina*, *Pedicularis lapponica*, *Carex globularis*, *Poa arctica*). Индикаторами глубокой постоянной мерзлоты (свыше 3—5 м) или ее отсутствия служат ивняки (*Salix myrsinites*, *S. stipulifera*) с луговым травостоем по речным долинам и ложбинам стока, псаммофитные (*Elymus arenarius*) и луговые (*Calamagrostis neglecta*, *Bromus inermis*, *Achillea millefolium*) группировки, ельники, березняки, в подлеске которых много лесных видов (*Juniperus communis*, *Lonicera coerulesca*, *Tanacetum boreale*, *Rubus saxatilis*).

Соотношение типов растительности тундр и глубины оттаивания постоянной мерзлоты показано в таблице 23.

Таблица 23

Соотношение типов тундры с мерзлотными характеристиками грунтов (Руофф, 1960)

Типы тундры	Глубина оттаивания постоянной мерзлоты в м
Пятнистая	1,3—1,8
Ковровая	1,0—1,5
Чернично-политриховая	4,0—5,0
Слабокочковатая ерниковая	1—3
Типичнокочковатая ерниковая	3—8
Крупнокочковатая ерниковая	5—10
Ивняково-ерниковая	3,5—6
Прибрежные разнотравные ивняки	> 10
Разнотравные ивняки полос стока	3—30
Разнотравно-осоковые ивняки	3—30
Осоковые кустарниковые ивняки	3—30
Луговины	2—6
Осоковые болота	0,5—3,0
Торфяные бугры	0,6
Ерсеи	10—30

В пределах распространения многолетней мерзлоты в лесотундровой и таежной зонах большой интерес представляет анализ индикационной роли лесных фитоценозов. Деревья с устойчивой поверхностной корневой системой выносят близкий к поверхности уровень мерзлоты (Pulling, 1918); деревья с постоянной глубокой корневой системой указывают на глубокое протаивание или отсутствие мерзлоты. Ксероморфные хвойные породы выносят более близкое положение мерзлоты, чем мезоморфные лиственные породы одного и того же типа корневой системы.

Существует тесная зависимость между древесными породами и различными градациями глубин многолетней мерзлоты. Так, в Аляске черная ель указывает на отсутствие постоянной мерзлоты до глубины 60 см, бумажная береза — до 0,9–1,8 м, бальзамический тополь — до 2 м и более, осина и ива — до глубины 3 м и более (Suger, 1951, Stoecler, 1952).

В тайге растительные группировки отражают глубину оттаивания мерзлоты (Недримайлов, 1927; Биркенгоф, 1934; Поздняков, 1956). В северотаежных районах Якутии участки с наименьшей глубиной мерзлоты заняты болотами и безлесными площадями. Небольшая глубина многолетней мерзлоты (20—24 см) наблюдается в зеленомошных типах леса со сплошным покровом мхов *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Промежуточное положение занимают лиственничники бруснично-моховые (глубина оттаивания 58—60 см), лественничники брусничные (63—65 см). Низкое положение уровня мерзлоты наблюдается в лиственничниках ольхово-лишайниковых — 86—87 см, лиственничниках травяных с покровом из *Calamagrostis langsdorfii*, *Poa pratensis*, *Bromus sibiricus*, *Pulsatilla flavescens*—89—90 см и лиственничниках кустарничково-лишайниковых с покровом из *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis idaea* и видов *Cetraria* — 92 см.

Еще большая глубина мерзлоты в безлесных лугово-степных фитоценозах из *Carex obtusata*, *Koeleria gracilis*, *Festuca lenensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Astragalus* sp. и др.—115—116 см, на вырубках — 118 см и пожарищах — 123—124 см. На участках, занятых ивой, чозенией, тополем, елью, уровень постоянной мерзлоты глубже — 3—5 м.

В зависимости от глубины мерзлоты изменяется высота деревьев и кустарников. Чем выше деревья и кустарники, тем дальше от поверхности уровень мерзлоты. В Гыданской тундре густые и высокие (до 2 м) заросли ивы и ольхи встречаются по заливым побережьям с пониженным уровнем мерзлоты, разреженные и низкие (около 1 м высотой) — на участках с мерзлотой, близкой к поверхности (Городков, 1930). В северной тайге Аляски (Sager, 1951) для произрастания белой ели необходим хотя бы один метр немерзлой почвы.



Рис. 48. «Пьяный» - суховершинный лиственничный лес на мерзлых грунтах, подверженных солифлюкции вокруг термокарстового провала в редколесье Центральной Якутии (фото В. Б. Сочавы)

Понижению глубины оттаивания грунтов на 30 см соответствует увеличение высоты древостоя на 3 м.

С понижением глубины многолетней мерзлоты увеличивается также полнота и бонитет насаждений. В лиственничной тайге Лено-Амгинского водораздела (Недригайлов, 1927) к участкам с наиболее близким к поверхности залеганием мерзлоты (до 40—50 см) приурочены лиственничники мини-

мальной производительности (V класс бонитета). Глубина оттаивания мерзлоты в насаждениях VI класса бонитета увеличивается до 60—70 см. В насаждениях средней производительности (III класс бонитета) уровень многолетней мерзлоты опускается до 1 м. Наиболее высокие и густые насаждения лиственничников (II класс бонитета) распространены на хорошо дренированных участках с уровнем мерзлоты ниже 1 м.

Под влиянием многолетней мерзлоты изменяется структура насаждений, морфология, внешний облик и жизненность деревьев (Городков, 1930; Недригайлов, 1927; Sager, 1951). Характерно, особенно по склонам, подверженным солифлюкции, наличие «пьяного» леса (рис. 48). В районах многолетней мерзлоты наблюдают фестончатые и языковатые формы распространения группировок на солифлюкционных террасах, струйчатые формы — вдоль полос стока надмерзлотных вод. У отдельных деревьев по мере повышения уровня мерзлоты понижается жизненность, увеличивается сбжеженность, свилеватость ствола. Вершины деревьев на мерзлоте искривляются и отсыхают, леса отличаются значительной фауной (до 80%).

В лесостепной и степной зоне Сибири вечная мерзлота является фактором, благоприятным для произрастания леса. В степной полосе Забайкалья, как отмечает Л. И. Прасолов (1911), мерзлота в тенистых лиственных лесах и густых кустарниках на 1—2 м выше, чем в степи или в несомкнутых сосновых борах. В Восточных Саянах на склонах южной экспозиции индикаторами отсутствия постоянной мерзлоты служат петрофитно-степные группировки из *Stipa sibirica*, *Festuca pseudosulcata*, *Scorzenera radiata*, *Sedum maximum*, *Thalictrum foetidum*, *Lilium tenuifolium* (Глуздаков, 1957). На аналогичных склонах с близким уровнем мерзлоты (около 60—65 см) распространена заболоченная лиственнично-кедровая тайга с мохово-травяным покровом. Из древесных пород на мерзлоте встречаются *Larix dahurica*, *Pinus sibirica*, в то время как на талых грунтах преобладают *Larix sibirica*, *Pinus silvestris*.

Растительный покров отражает динамику многолетней мерзлоты. На рост многолетней мерзлоты указывают фитоценотические смены лесной растительности на тундровую (Н. Я. Кац и С. В. Кац, 1946).

ЛИТЕРАТУРА

- Ависимов М. И. Снег и снежные обвалы, 1958, М.
Андреев В. Н. Типы тундр запада. Большой Земли. «Тр. бот. музея АН СССР», т. XXV, 1932.
Ахмедсафин У. М. Новые данные о связи растительности с грунтовыми водами. «Вестн. АН Каз. ССР», № 1—2, 1947.

- Ахмедсафин У. М.** Поисковые признаки подземных вод в песчаных пустынях. «Вести. АН Каз. ССР», № 1, 1951.
- Барыгин В. М.** Опыт использования аэрофотосъемки при исследовании вечной мерзлоты в Воркутинском районе, 1953, М.
- Бейдеман И. Н.** Роль растительного покрова в водно-солевом режиме почв. «Почвоведение», № 7, 1949.
- Бейдеман И. Н.** Опыт составления карты интенсивности транспирации растений. «Бот. ж.», № 1, 1950.
- Бейдеман И. Н.** Эколого-биологические основы смен растительного покрова (на примере низменности Восточного Закавказья). «Бот. ж.», № 4, 1953.
- Бейдеман И. Н.** Развитие растительности и почв в низменности Восточного Закавказья. В сб.: «Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР», 1954.
- Бейдеман И. Н.** Водно-солевой режим растений и растительных сообществ в пустынных районах Кавказа. Тезисы докладов съезда ВБО, вып. 4, № 2, 1957.
- Бейдеман И. Н. Преображенский А. С.** Взаимобусловленность развития почв и растительности в Кура-Араксинской низменности. «Тр. БИН АН СССР», сер. III (Геоботаника), вып. 2, 1957.
- Биркенгоф А. Л.** Из наблюдений над лесным покровом и вечной мерзлотой. «Тр. ком. по изуч. веч. мерзлоты», т. III, 1934.
- Благовещенский Э. Н.** Почвенные и грунтовые воды кустарниковых пустынь. «Тр. ТФ АН СССР», вып. 4, 1942.
- Благовещенский Э. Н.** Растения-индикаторы грунтовой воды в пустынях. «Изв. ВГО», т. 88, № 5, 1956.
- Богдановская-Гиенэф, И. Д.** Типы внутризалежной воды. «Тр. ГГИ», вып. 39(93), 1953.
- Бялович Ю. П.** Влияние древесной и кустарниковой растительности на волнение и абразию в условиях крупных водохранилищ. «Изв. АН СССР», сер. геогр., вып. 3, 1955.
- Бялович Ю. П.** Шкала устойчивости древесных и кустарниковых пород к затоплению. «Бот. ж.», № 5, 1957.
- Викторов С. В.** Изучение распределения и дисперсии растений по аэрофотоснимку. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 52, вып. 4, 1947.
- Викторов С. В.** Болотные ландшафты как индикаторы свойств болотных вод долины р. Волхов. «Уч. зап. МГУ», вып. 129, 1948.
- Викторов С. В.** Что показало изучение растительности Сары-Камыша и Ассаке-аудана. «Природа», № 12, 1955а.
- Викторов С. В.** Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. 1955б, М.
- Викторов С. В.** Растительность как индикатор при гидрогеологическом дешифрировании аэрофотоснимков. «Географический сборник», вып. 7, 1955в.
- Викторов С. В.** Опыт использования геоботанических данных для составления карты перспектив сельскохозяйственного освоения территории (на примере лиманов). «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 62, вып. 2, 1957.
- Викторов С. В.** Растительные сообщества-индикаторы грунтовых вод на лугах долины Тургая. «Вести. Моск. ун-та», № 2, 1959.
- Виноградов Б. В.** О связи растительности с грунтовыми водами в степных ландшафтах Северного Казахстана и использовании растительности в качестве индикатора при гидрогеологическом дешифрировании аэрофотоснимков. «Изв. АН СССР», сер. геогр., № 1, 1958.
- Виноградов Б. В.** Полигональная комплексность почв и растительности в ландшафтах сухой степи Северного Казахстана. «Изв. АН СССР», сер. геогр., № 1, 1959.
- Виноградов Б. В.** Использование растительности в качестве индикатора при дешифрировании аэрофотоснимков ландшафтов пустынь Западной Туркмении, «ИВГО», т. 73, № 1, 1961.

- Волков П. Д. Волногасящие способности прибрежных зарослей волной растительности. «Водн. транспорт», № 10, 1957.
- Воронов А. Г. О некоторых приспособлениях растений к изменениям уровня озер. «Бот. ж.», № 5, 1943.
- Востокова Е. А. Чивеники Западного Казахстана. «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 1, 1952.
- Востокова Е. А. Растительность как показатель геологических и гидрогеологических условий в пустынях и полупустынях в связи с их освоением. Автореферат дисс., 1953.
- Востокова Е. А. Применение геоботанического метода при гидрогеологических исследованиях в пустынях. В сб.: «Применение геоботанического метода при геологических исследованиях», 1955, М.
- Востокова Е. А. Геоботанические наблюдения при гидрогеологических исследованиях в Темирско-Актюбинском Приуралье. «Сов. геология», сб. 56, 1956.
- Высоцкий Г. Н. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство, 1950, М.—Л.
- Гавеман А. В. Анализ ствола дерева как метод решения некоторых географических вопросов. «Уч. зап. Калинин. Гос. пед. ин-та», т. XXI, 1956.
- Галазий Г. И. Ботанический метод определения дат высоких исторических горизонтов воды на Байкале. «Бот. ж.», № 7, 1956.
- Глуздаков С. М. К вопросу о влиянии вечной мерзлоты на состав и распределение растительности в Восточном Саяне. «Вестн. МГУ», сер. биол., почв., геол., геогр., вып. 4, 1957.
- Горбунов Г. П. Биологические индикаторы и их значение в исследовании Арктики. «Arctica», кн. 2, 1934.
- Городков Б. Н. Вечная мерзлота и растительность. В сб.: «Вечная мерзлота». Мат. КЕПС, № 80, 1930.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР, 1935, М.—Л.
- Демидова Л. С. Шавырина А. В., Кузина З. М., Фадеева О. И., Левин В. Л. Опыт использования геоботанического метода при гидрогеологических исследованиях на Черных землях. В сб.: «Геобот. методы при геол. исслед.», 1955, М.
- Дубах А. Д. Лес как гидрологический фактор, 1951, М.—Л.
- Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм, 1936, М.
- Есьман И. К вопросу о местных гидравлических сопротивлениях. «Вестн. общ. технологии», № 18, 1911.
- Зажичкий К. Луговые ассоциации и грунтовые воды. «Бюлл. Польск. АН», отд. 2, т. IV, № 5, 1956.
- Зернов С. А. Общая гидробиология, 1949, М.—Л.
- Знаменский А. А. Растительный покров и колебания уровня грунтовых вод. «Почвоведение», № 9, 1938.
- Зубков И. А. Продолжительность вегетационного периода на северном острове Новой Земли. «Arctica», кн. 3, 1935.
- Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова, 1958, М.—Л.
- Иванов К. Е. Гидрология болот, 1953, М.—Л.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. К. О транспирации древесных пород в условиях Деркульской степи. «Бот. ж.», № 2, 1952.
- Кабардина Л. Геоботаническая характеристика основных типов тундр Воркутинского района в связи с мерзлотными условиями. Сб. студенческих геогр. исслед. МГУ, 1957.
- Калугина А. А. Состав и распределение водорослей у берегов Соловецкого архипелага. «Бот. ж.», № 2, 1958.
- Кац Н. Я. и Кац С. В. История растительности болот Севера Сибири как показатель изменений послеледникового ландшафта. «Тр. Инст. геогр.», вып. 37, 1946.
- Келлер Б. А. Очерк растительности Кальджирской долины в Зайсанском

- уезде Семипалатинской области. «Тр. почв. бот. экспед. по исслед. колониз. районов Аз. России», ч. 2, бот. исслед., 1908, 1912.
- Келлер Б. А. Растительность засоленных почв. В сб.: «Растительность СССР», т. 1, 1940, М.—Л.
- Киселев Н. А. Фитопланктон Малой Пирью—губы Белого моря как показатель опресняющего влияния р. Умбы. «Тр. ГГИ», вып. 8, 1939.
- Клер М. О. Поисковые признаки на подземные воды Урала. «Вопр. водоснабжения с.-х. в р-нах Урала и Зауралья», 1956, М.
- Колосков П. И. К вопросу о тепловой мелиорации в областях вечной мерзлоты и глубокого зимнего промерзания почвы. «Мат. Комм. по изуч. естеств. производ. сил», № 80, 1925.
- Корчагин А. А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, вып. 2, 1937.
- Корчагина М. В. и Корчагин А. А. Растительность Хибинских гор. Путеводитель по Хибинским тундрам, 1932, Л.
- Кунин В. Н. О глубине физико-географического воздействия в условиях песчаной пустыни. «Изв. АЕ СССР», сер. геогр. и геофиз., № 1, 1948.
- Лебедева М. В. Связь растительного покрова с движением воды в болотных массивах. «Бот. ж.», № 4, 1957.
- Леонтьев В. Л. Растения, пригодные для укрепления берегов и дамб Главного Туркменского канала. «Бот. ж.», № 4, 1952.
- Лисицын К. И. О законах распределения пресных и соленых вод в су-глинистых степях в связи с рельефом, 1927, Новочеркасск.
- Методические указания к производству гидрогеологической съемки районов орошения Прикаспийской низменности и Заволжья, 1952, М.
- Мокляк В. И. Расчеты весенних максимальных расходов воды (при отсутствии наблюдений). «Тр. Киев. н.-и. гидрол. обсерв. УГМС УССР», вып. 3/4, 1949.
- Насимович А. А. Влияние лавин на растительный и животный мир Кавказского заповедника. «Природа», № 7—8, 1938.
- Недригайлов С. Н. Лесные ресурсы и лесная хозяйственная деятельность Якутии. В сб.: «Якутия», 1927, Л.
- Некрасова Т. П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры. «Тр. Лапланд. гос. зап.», т. 1, 1938.
- Нестеров Н. С. Леса и наводнения. «Тр. Моск. лесн. общ-ва», вып. 2, 1909.
- Огиевский А. В. Формулы для учета влияния лесистости на весенние максимальные расходы воды в реках. «Метеорол. и гидрол.», № 7, 1937.
- Островский В. Н. Из опыта применения геоботанических методов при гидрогеологических исследованиях юго-западной части Зайсанской впадины. «Вестн. АН Каз. ССР», № 8, 1959.
- Отоцкий П. В. Гидрологическая экскурсия 1895 г. в степные леса. «Тр. Имп. вольно-экономич. общ-ва», т. II, 1896.
- Отоцкий П. В. О влиянии леса на грунтовые воды. «Почвоведение», № 2, 1899.
- Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии, 1917, Херсон.
- Петров К. М. Подводная растительность черноморского побережья Северного Кавказа и Таманского полуострова, «Вестн. ЛГУ», № 18, сер. геол. и геогр., вып. 3, 1960.
- Писарьков Х. А., Давыдов П. И. Влияние глубины грунтовых вод на производительность лесных земель. «Тр. Лен. лесотехн. Ак. им. С. М. Кирова», № 73, 1956.
- Поздняков Л. К. О влиянии растительности на глубину летнего оттаивания почвы. В сб., посвящ. 75-летию В. Н. Сукачева, 1956, М.—Л.
- Поляков П. П. К биологии водных растений степного Казахстана. «Бот. ж.», № 5, 1952.

- Прат С. Физиология растений и бальнеология. «Докл. зарубеж. ученых съезда ВГО», 1958, Л.
- Приклонский В. А. Формирование грунтовых вод засушливых областей на примере Кура-Араксинской низменности. «Изв. АН СССР», сер. геол., № 4, 1946.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, 1938, М.
- Резвой П. Д. Пресная вода на Бирючем острове. «Природа», № 2, 1957.
- Рихтер Г. Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе. «Тр. ин-та географии», вып. 10, 1948.
- Родман Л. С., Левин В. Л., Поликарпова Л. Д. Опыт количественной характеристики гидроиндикационного значения растительности Северо-Западного Прикаспия. «Научн. докл. высш. шк.», сер. биол. науки, № 3, 1960.
- Рудаков В. Е. Возможность восстановления хода колебаний стока рек по годичным кольцам деревьев на примере реки Волги. «Изв. АН СССР», сер. геогр. № 4, 1953.
- Руофф З. Ф. Типы тундр в районе Воркуты и их связь с многолетнемерзлыми породами. «Тр. сев. отд. ин-та мерзлотовед. им. В. А. Обручева», вып. 1, 1960.
- Русанов Н. Ф. Среднеазиатские тамариксы, 1949, Ташкент.
- Рустамов И. Г. Материалы к изучению туранговых рощ Западного Узбекия. «Уч. зап. Туркм. Гос. ун-та», вып. 4, 1955.
- Рутковский В. И. Гидрологическая роль леса и лесное хозяйство. «Тр. Всес. НИИ лесн. хоз-ва», вып. 18, 1940.
- Рутковский В. И., Кузнецов З. И. Влияние насаждений на снеговой режим. «Тр. ВНИИЛХ», вып. 18, 1940.
- Саваренский Ф. П. Роль лиманов в гидрогеологии заволжских степей. «Водн. хоз-во и мелиорация», № 4, 1922.
- Свет Я. М. Некоторые данные по изучению связи растительности с грунтовыми водами в окрестностях оз. Эльтон. «Тр. геол. ин-та АН СССР», т. IX, 1932.
- Сибирякова М. Л., Вернандер Т. Б. Определение типов леса по растениям-индикаторам (для Европейской части СССР), 1957, М.
- Сиенглер О. А. О некоторых особенностях распределения снежного покрова в Северном Казахстане. «Тр. III гидр. съезда», т. III, 1959.
- Склярова В. Г. О режиме затопления лиманных лугов Акмолинской области. «Вестн. АН Каз. ССР», № 6, 1956.
- Соболев А. Н. Результаты наблюдений за мощностью снежного покрова на различных местообитаниях растительности в лесолуговом поясе Тянь-Шаня. «Геогр. сб.», № 4, 1954.
- Соловьев В. А., Усов Н. И. Водный режим, растительность и почвы бассейна лиманов Пришиб и Могута. «Уч. зап. СГУ», геол. почв. сер., т. I (XIV), вып. 2, 1938.
- Сумгин М. И. Вечная мерзлота почвы в пределах СССР, 1937, М.
- Сухов А. О содержании кислорода в почвенной воде различных насаждений. «Лесной ж.» № 4, 1915.
- Трушковский А. А. К вопросу о солеустойчивости тамарикса многоветвистого (*Tamarix ramosissima* Ldb). Сообщ. Ин-та: леса, вып. II.
- Тыртиков А. П. О влиянии растительности на многолетнемерзлую подпочву. «Мат. к основам учения о мерзлых зонах земной коры», вып. 3, 1956.
- Тыртиков А. П. Многолетнемерзлые* породы и растительность. В кн.: «Основы геоэкологии», ч. I, 1959.
- Фурсаев А. Л. Растительность искусственных лиманов Заволжья, вопросы ее формирования и изучения. «Вопр. улучш. корм. базы в степ., полупуст., пуст. зонах СССР», 1954, М.—Л.

- Хмызникова В. А. Распределение количества планктона в бассейне Белого моря как показатель гидрологических полюсов тепла и холода. «Тр. Гос. Океаногр. ин-та», вып. 1, 1947.
- Цыпленкин Е. И. Вечная мерзлота и ее значение для растениеводства. «Тр. ВАСХНИЛ», вып. 13, 1937.
- Шалыт М. С. Геоботанический очерк Государственного слепного заповедника Чапли (б. Аскания-Нова). «Бюлл. фитотехн. ст. Гос. степ. зап. Чапли (б. Аскания-Нова)», т. 1, 1930.
- Шенников А. П. Волжские луга Средне-Волжской области, 1930, Л.
- Ширшов П. П. Планктон как индикатор ледового режима моря. Сб. «Научн. раб. эксп. на ледоколе «Красин» в 1935 г.», 1936, Л.—М.
- Яшина А. В. Роль снега в формировании растительного покрова. В сб.: «География снежного покрова», 1960, М.
- Vaagud Tr., Gaarder K. R., Grøntved J. The phytoplankton of the North Sea and adjacent waters. Rappports et Procès verbaux des réunions, v. 123, 1953.
- Boyko H. Ein Beitrag zur Ökologie von *Cynodon dactylon* Pers. und *Astragalus hircanus* L. Sitzungsbericht d. Akad. Wissensch. in Wien. Math., Naturwissensch. Abt., v. 1. B. 140. 1931.
- Boyko H. Angewandte Pflanzensociologie. «Angewandte Botanik», Bd. 16, H. 4, 1934.
- Boyko H. Ecological solution of some hydrological and hydroengineering problems. Proc. Ankara Symposium on Arid Zone Hydrology. UNESCO, 1953.
- Bowser C. W. Water conservation through elimination of undesirable phreatophyte growth. «Trans. Am. Geophys. Union», v. 33. № 1, 1952.
- Braun J. Vegetationsverhältnisse die Schneestufe in den rätischelepponischen Alpen. «Denskr. Schweiz. Naturf. Ges.», B. 48, 1913.
- Budde H. Die Algenflora westfälischer Salinen und Salzgewässer. Teil 1,2. «Arch. f. Hydrobiol.», B. 23, 25, 1931, 1933.
- Chapman V. J. Marine algal ecology. «Bot. Rev.», v. 12, № 10, 1946.
- Colman E. A. Vegetation and watershed management. An appraisal of vegetation management in relation to water supply, flood control and soil erosion. 1953, N. J.
- Dansereau P. Zonation et successoin sur la restinga de Rio de Janeiro. «Rev. Canad. Biol.», v. 6, № 3, 1947.
- Ellison L. Indicators of condition and trend in high range-watersheds of the intermountain region. «U. S. Agr. Handbook.», № 19. 1951.
- Gatewood J. S., T. W. Robinson. B. R. Colby, J. F. Hem, L. C. Halpenny. Use of water by bottom-land vegetation in Lower Safford Valley Arizona. «U. S. Geol., Surv., Water-supply pap.», № 1103. 1950.
- Gessner F. Hydrobotanik. Die physiologische Grundlagen des Pflanzenverbreitung in Wasser. 1959, Berlin.
- Gran H. Das Plankton des Norwegischen Nordmeers. «Rep. Norw. Mar. Fist. Invertig.», v. 2, № 5, 1902.
- Hall T. F., Smith G. E. Effect of flooding on woody plants. «Journ. Forestry.», v. 4, 1955.
- Isaac W. E. The geographical distribution of seaweed vegetation in relation to temperature and other factors with special reference to South Africa. «Comp. Rend. Cong. Int. Geogr., Amster.», v. 2, sec. 7, 1938.
- Kausch W. Die Transpiration als Ursache für tägliche Grundwasserschwankungen. «Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.», B. 70, № 9, 1957.
- Kittredge. Forest influences. The effect of woody vegetation on climate, water and soil. N. Y., 1948:
- Lubimenko V., Tichovskaja Z. Recherches sur la photosynthèse et l'adaptation chromatique chez les algues marines. «Trav. d. I. Stat. Biol. de Sébastopol», t. I. 1929.

- Mc Vean D. W. Snow cover and vegetation on the Scottish highlands. *Weather.*, v. 13, № 6, 1958.
- Meinzer O. E. Kelton F. C. 1923. Geology and water resources of Sulphur Spring Valley, Ariz. U. S. Wat. Suppl. Pap № 320.
- Meinzer O. E. Plants as indicators of ground water. *U. S. Wat. Suppl. Pap.*, № 577, 1927.
- Miller D. J. Giant waves in Lituya Bay Alaska. *U. S. Geol. Surv. pap.*, № 354-C, 1960.
- Pulling H. M. Root habit and plant distribution on the far north. *Plant World*, v. 21, 1918.
- Raup H. M. Vegetation and cryoplanation. *Ohio Journ. Sci.*, v. 51, № 3, 1951.
- Robinson T. W. Phreatophytes and their relation to water in western United States. *Trans. Am. Geophys. Union*, v. 33, № 1, 1952.
- Robinson T. W. Phreatophytes. *U. S. Geol. Surv., Water Supply paper*, № 1423, 1957.
- Sigafoos R. S. Frost action as primary physical factor in tundra plant communities. *Ecology*, v. 33, № 4, 1952.
- Stamp D. L. The aerial survey of the Irrawaddy Delta forests. *Journal of Ecology*, v. 13, № 2, 1925.
- Stoeckler F. G. Trees of interior Alaska: their significance as soil and permafrost indicator. *U. S. Army Corps of Eng., Permafrost. Divis.* 1952.
- Suger R. C. Aerial analysis of permanently frozen ground. *Photogr. Eng.*, v. 17, № 4, 1951.
- Weber E., Emmerling A. Beiträge zur Kenntniss der Dauerweiden in den Marchen Nordeutschlands. *Arb. der Deutsch. Landw. Ges.* H. 61, 1910.
- White W. N. A method of estimating ground—water supplies based on discharge by plants and evaporation from soil. *U. S. Geol. Surv. Water-Supply pap.*, № 659-A, 1932.
-

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ГОРНЫХ ПОРОД, ПОЛЕЗНЫХ ИСКОПАЕМЫХ И ГЕОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ

Геологические условия влияют на распределение растительности, как непосредственно определяя химические и водно-физические свойства почвы, так и косвенно, поскольку от них зависит характер рельефа, длительность сукцессий и т. п.

СВЯЗЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ГОРНЫМИ ПОРОДАМИ

Геологическая приуроченность растений определяется влиянием горных пород на условия местопроизрастания и изменяется в зависимости от местных условий климата, рельефа, мощности покровных отложений, стадии выветривания и почвообразования, стадии сукцессии и влияния человека и животных.

Влияние геологических пород на экологию местообитания

Под влиянием минералогического состава горных пород возникают поля специфической минерализации почв. Так, на серпентинитах, перидотитах формируются почвы, содержащие избыточное количество токсичных соединений Mg, Ni, Cr. Наоборот, почвы, приуроченные к породам, богатым P, S, N и другими полезными для растений веществами, благоприятны для развития растительности. Изменение концентрации одних и тех же элементов в почве по-разному влияет на растительность. При повышенных концентрациях (сотых долях процента) бора в почвах растения отличаются более пышным ростом, чем на нормальных почвах (Буялов, Швыряева, 1956). Однако на участках с чрезмерно высокой концентрацией бора (десятые доли процента) растения угнетены или растительность вовсе отсутствует. Такие же качественные различия в воздействии умеренноповышенных и высоких концентраций отмечены для марганца, битума, углерода. В зависимости от концентрации элементов изменяется состав растительности: по мере увеличения содержания бора в почвах белая полынь сменяется кермеком, а затем — натральной солянкой.

Наличие в почвах одного элемента способствует или, наоборот, препятствует активизации другого. Благодаря ассоциированности минералов, часто одни элементы ассоциации указывают на присутствие других. Таким, например, геохимическим индикатором урана является Se и S (Савноп, 1952, 1957), железа — SO_4 (Vogt, Bugge, 1943), рудных месторождений — В (Гинзбург, 1957) и т. п.

На водный режим местообитания существенное влияние оказывают физические свойства горных пород (Филатов, 1945). На водопроницаемых невлагоемких породах — песчаниках, галечниках, трещиноватых известняках и гранитах развиваются примитивные и сухие почвы с ксероморфной и слабосформированной растительностью. В этих породах иногда скапливается конденсационная и инфильтрационная влага, благодаря чему для них характерны ассоциации глубококорневых кустарников. Метаморфизованные осадочные породы, водонепроницаемые и невлагоемкие, в гумидных условиях характеризуются развитием бедных, часто гидроморфных заболоченных почв с психрофитной растительностью. В аридных условиях на них развиваются примитивные серо-бурые почвы с очень разреженной полынно-солянковой растительностью.

На водонепроницаемых влагоемких глинах и мергелях в гумидных условиях развиваются различные категории гидроморфных почв с лесными ассоциациями ряда *Hylacomiosa*, *Polytrichosa*; в аридных — почвы галогенного ряда (комплексные солончаковые и солонцовые) с галофитной растительностью. На элювиально-делювиальных отложениях покровных и лессовидных суглинков формируются зональные почвы и плакорная растительность, на характер которых почти не влияют свойства коренных пород.

От цвета и физических свойств почвообразующих пород зависит в определенной степени тепловой режим местообитания. Светлые меловые, гипсовые субстраты понижают температуру местообитания, а темноокрашенные — повышают (Комаров, 1935; Пономарев, 1938; Викторов, 1955).

Иногда на растительность оказывает непосредственное влияние текстура пород. На породах с тонкоплитчатой сланцеватой текстурой у некоторых растений нарушается рост и нормальное ветвление. Так, С. В. Викторов (1952) наблюдал, что *Salsola taricifolia*, обычно имеющая вид более или менее стройного полукустарничка, на сланцах приобретает вид «какого-то клубка из переплетающихся укороченных ветвей, часто с наплывами и наростами», а можжевельник (*Juniperus turkestanicus*) — стелющуюся форму. Литогенные морфологические изменения происходят и у *Camphorosma lessingii*, *Salsola gemmascens*.

Влияние географических, культурных и биотических условий на геологическую приуроченность растений

Связь растительности с горными породами изменяется в зависимости от конкретных географических условий: 1) климатических, 2) геоморфологических, 3) гидрологических, 4) мощности и характеры покровных отложений, 5) глубины выветривания, стадии почвообразования.

В различных климатических условиях влияние одних и тех же химических свойств горных пород приводит к различному экологическому результату. В гумидных условиях наиболее высокая вторичная концентрация элементов характерна для лесной подстилки A_0 и иллювиального горизонта В, ВС (Малюга, 1954). В аридных и субаридных условиях преимущественная концентрация многих элементов наблюдается в верхних горизонтах почвы (A_1 черноземных и каштановых почв). Глубина физико-географического воздействия уменьшается с юга на север. Так, Д. П. Малюга (1956) принимает глубину возможного обнаружения металлического обогащения биогеохимическими методами в зоне сухих степей 10—20 м, в зоне смешанных лесов умеренного климата 5—10 м, в зоне тайги 2—5 м, а в тундре и районах развития вечной мерзлоты — не более 1—2 м. Аналогично изменяется глубина геоботанического проявления просвечивающих коренных пород от 10—25 м в пустыне, до 1—2 м — в тундре.

Экологические условия на одних и тех же породах в разных географических зонах различны. В качестве примера проследим зонально-климатические изменения экологических условий на щелочных магнезиальных силикатах — серпентинитах.

Наиболее резко выражено неблагоприятное влияние серпентинитов на экологию местообитания в условиях умеренновлажных субаридных и субгумидных климатов южной части лесной зоны. Здесь к серпентинитам приурочена флористически бедная, разреженная и ксероморфная травяно-кустарниковая и редколесная растительность, которая резко контрастирует с мезоморфной древесной растительностью нейтральных пород. Подобные случаи угнетенной ксероморфной растительности на серпентинитах изучены на Южном Урале (Тюлина, 1926), на Балканах (Novak, 1928), на Кубе (Carabia, 1945), в Аппалачах (Whittaker, Walker, Krackberg, 1954) и в других местах.

В условиях гумидных климатов влажнотропических лесов и лесов умеренной зоны влияние магнезиальных пород на растительность понижается (Сочава, 1929, на северном Урале; Birell, Wright, 1945, в Новой Каледонии и др.). В пределах одного района подлесок и травяной ярус на выходах ультра-

основных пород сходен с соответствующей растительностью основных и нейтральных пород (Beard, 1953), но часто гуще и богаче (Сочава, 1929). Это происходит в результате большей глубины почвообразования, значительной выщелаченности почв (особенно токсичных солей) и высокой интенсивности выветривания мягких серпентинитов. Лишь деревья и другие растения с более глубокой корневой системой, достигающей горизонтов, обогащенных магниальными соединениями, показывают определенное угнетение. Так, на Северном Урале среди еловых, березовых и лиственничных лесов, сформировавшихся на основных породах (габбро), выделяются разреженные лиственничные древостои на перидотитах.

Серпентинитовые почвы резко выражены в растительности лесотундровых и альпийских ландшафтов. Здесь сильно угнетена древесная растительность, менее — травяно-кустарниковая (в Канаде — Fernauld, 1911; в Финляндии — Rune, 1953; в Шотландии — Spence, 1958 и др.).

Наиболее резкую выраженность химических особенностей горных пород в растительном покрове наблюдают на границах основных климатических поясов в субаридных, субгумидных и субполярных зонах.

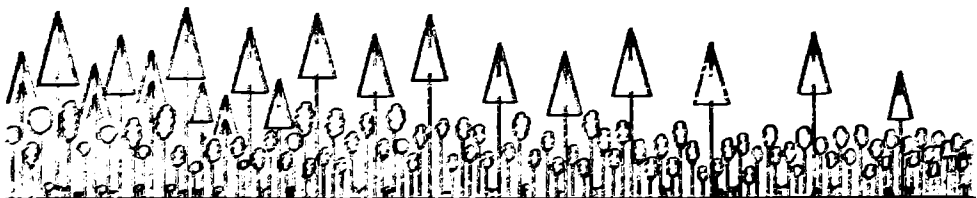
Климат влияет на выраженность в растительности и физических свойств горных пород. Невлагоемкие грунты во влажном климате компенсируются накапливающими влагу породами в более сухом. И. К. Пачоский (1917) в качестве примера приводит *Aurinia saxatilis*, которая обильно произрастает на известковых скалах в лесостепи Подолии, а в сухих степях Причерноморья приурочена исключительно к гранитам и отсутствует на известняках.

Влияние горных пород на почвы и растительность изменяется в зависимости от рельефа (углы склонов, экспозиция, расчлененность и т. д.). На повышениях и склонах почвы смытые и дренированные, в понижениях — глубокие и влажные. Поэтому при сопоставлении растительности на различных породах необходимо сравнивать одинаковые формы рельефа. Для этого используют экологические профили, на которых представлены растительные группировки всех основных элементов рельефа. Whittaker, Walker, Krackberg (1954) сопоставляют растительность на серпентинитах с растительностью на диоритах по следующим элементам рельефа: ущелья, ложбины, защищенные склоны и склоны, открытые ветрам различных румбов (рис. 49). Растительность серпентинитов в целом более разрежена и ксероморфна, чем на диоритах. Однако растительность диоритов на открытых склонах может оказаться более бедной, чем на серпентинитах в ложбинах и на защищенных склонах.

На серпентинитах



На диоритах



Щелья Полюшины Защищенные склоны СВ С,В,СВ Открытые склоны Ю,В,ЮВ ЮЗ

Обозначения:

▲-1	↑-3	⌘-5	♀-7	⊘-9	Υ-11	τ-13
♁-2	⌘-4	♀-6	♁-8	Υ-10	⊘-12	▲-14

Рис. 49. Сопоставление растительности серпентинитов и кварцевых диоритов в горах Сискию (Орегон) по экологическим профилям от наиболее влажных местобитаний слева до наиболее сухих — справа (по Уиттекеру, Уокеру, Кракбергу, 1954):

1 — *Chamaecyparis lawsoniana*, 2 — *Pseudotsuga taxifolia*, 3 — *Libocedrus decurrens*, 4 — *Pinus monticola*, 5 — *Pinus jeffreyi*, 6 — склерофильные деревья, 7 — мезофильные широколиственные деревья, 8 — *Arctostaphylos viscida*, 9 — склерофильные кустарники, 10 — *Vaccinium parvifolium*, 11 — другие кустарники, 12 — травы, 13 — *Achlys*, 14 — папоротники

На склонах происходит смещение проекции пород в почвенном и растительном покрове. В результате этого растительность, указывающая на выходы тех или иных пород, оказывается смещенной, а иногда и удаленной от поля породы вниз по склону (рис. 50). Известны случаи, когда максимум концентрации химических элементов не попадает на рудные участки, а почвы с малым или средним содержанием располагаются над рудосодержащими породами (Малюга, 1954). В результате растительность может указывать на наличие выходов тех или иных пород, не определяя точно топографию их залегания. Аналогично этому максимумы засоления на возвышенных солянокупольных структурах не совпадают с центром поднятия, а смещены к его периферии. Тем не менее по кольцевым аномалиям засоления почв находят положение ядра структуры (Швыряева, Старикова, 1955).

Продукты выветривания небольших геологических образований (даек, жил, трубок взрыва) часто занимают площади

разно больше, чем выходы коренных пород, и поэтому их легче обнаружить. Многие выходы кимберитовых тел, имеющие очень небольшие размеры как в Южной Африке, так и в Центральной Якутии, обнаруживают по специфической растительности шлейфов сноса ультраосновных пород.

В Центральной Якутии шлейфы сноса ниже выходов кимберитов выделяются густыми мохово-кустарничковыми оль-

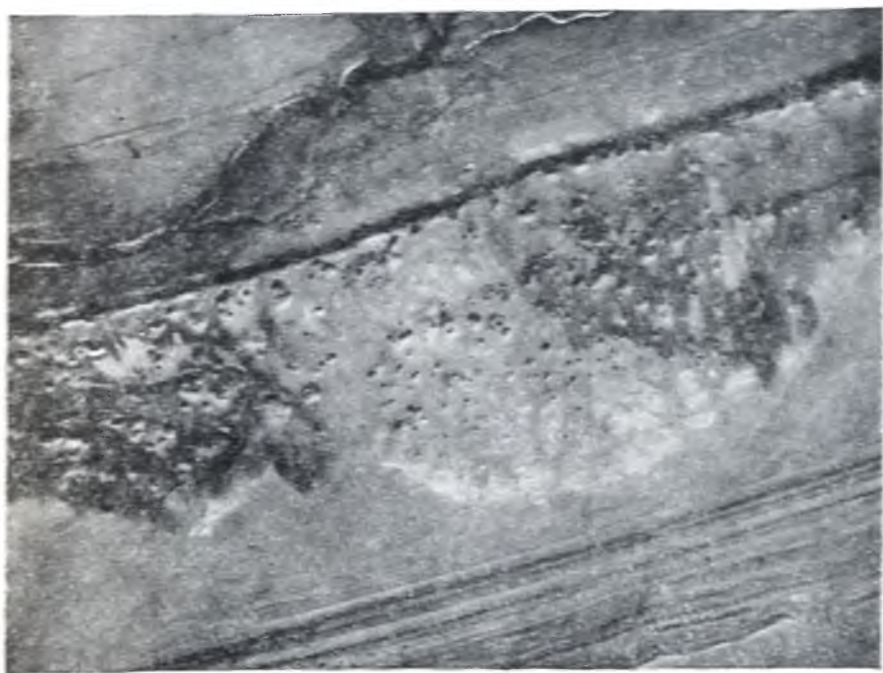


Рис. 50. Смещение растительности вниз по склону с выклинивающимися среднеинерализованными грунтовыми водами песчаного водоносного горизонта; вдоль горизонта и ниже по склону расположены группировки селитрянки

ховыми лишайниками среди редкостойных лишайниковых. В результате растительность этих шлейфов сноса служит смещенным индикатором объектов, расположенных выше по склону.

Влияние породы на почвы и растительность может существенно изменяться в зависимости от гидрогеологических условий. В пустынных районах хорошо аэрируемые и дренируемые отложения галечников, крупнопесчаного обломочного материала, сильно трещиноватых известняков при отсутствии условий для водонакопления создают наиболее ксероморфные местообитания и выделяются особенно разреженной ксерофитной растительностью. Те же отложения при наличии грун-

товых вод или увлажненных конденсационных горизонтов в пределах распространения корневых систем растений, наоборот, отличаются более густой растительностью с участием глубококорневых гемиксерофитов (черного саксаула, тамарикса, спиреи, фисташки).

Повышение уровня мерзлоты нивелирует геологические различия (рис. 51). В Западной Якутии пестрый фациальный

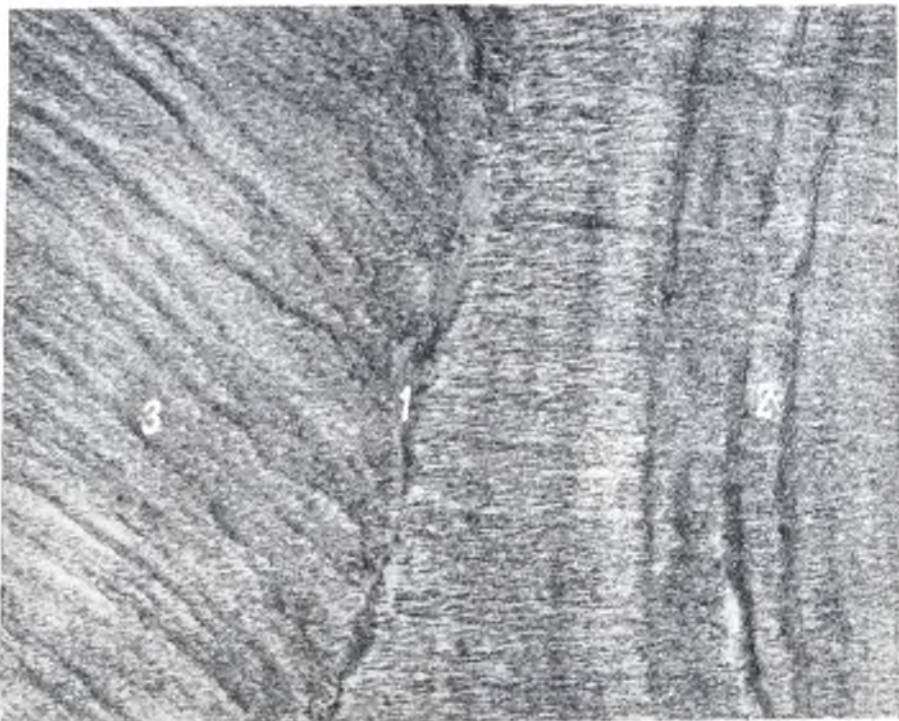


Рис. 51. Влияние глубины постоянной мерзлоты на зависимость распределения растительного покрова от слоистости коренных пород:

1 — русло, 2 — склон долины, обращенный к западу, с глубиной мерзлоты 1—1,5 м; полосчатое распределение растительности отражает стратификацию горных пород. 3 — склон долины, обращенный к востоку, с глубиной мерзлоты 0,75—0,5 м и меньше; видны многочисленные ложбины стока надмерзлотных вод, но слоистость не отражена в растительности.

состав известняков вызывает хорошо выраженное полосчатое расположение растительности лишь на склонах, где уровень глубины летнего оттаивания почвы доходит до 1—1,5 м.

На выраженность горных пород в почвах и растительности оказывает существенное влияние мощность покровных отложений. В южной полосе лесной зоны к выходам меловых и юрских мергелей и глин приурочены широколиственные леса из дуба, вяза, липы, клена; в местах, где коренные породы прикрыты маломощным плащом древнеаллювиальных песков, к листовенным породам присоединяется ель. С увеличением толщины песчаного покрова ель постепенно вытесняет

эти широколиственные породы и к ней примешивается сосна, мощные же отложения песков (от 2 до 10 и более метров), под которыми мергели залегают на большой глубине, занимают сосновые боры (Ососков, 1909).

Чем значительнее мощность покровных делювиально-элювиальных отложений, тем в большей степени теряются отдельные детали геологического строения. В пределах выровненного Казахского мелкосопочника литологические различия находят отражение в распределении растительности в тех случаях, когда глубина делювиально-элювиального покрова не превышает мощности отдельных слоев более чем в 2—3 раза. Так, фациальные разности глинистых песчаников и песчаных глин, имеющие ширину пропластков около 0,5 м, выражены в распределении растительности при мощности покровных отложений до 1—1,5 м. Более широкие слои песчаников (около 5 м) отражаются при 7—10 м элювиальных отложений. Сочетания растительных группировок урочищ или местностей указывают на крупные поля коренных пород, скрытые под несколькими десятками метров рыхлых отложений.

Выраженность коренных пород в почвенно-растительном покрове изменяется в зависимости от динамики рыхлых отложений. Как правило, растительность мало реагирует на породы, скрытые под аллохтонными отложениями, подверженными значительному современному или недавнему переносу материала (аллювиальному, ледниковому и т. п.). Индикация становится невозможной даже при небольшой (до 3—5 м) мощности наносов. Растительность лучше отражает породы, перекрытые автохтонными отложениями с незначительным переносом материала (элювиальные, делювиальные и т. п.).

Изменяется выраженность горной породы в растительном покрове в зависимости от интенсивности, глубины и характера выветривания, стадии почвообразования и сукцессии растительности.

Для различных горных пород характерны разные сукцессионные ряды. Ряды генетически связанных группировок на мелах и глинах сенона в горах Чир-Кала описаны С. В. Викторовым (1955). Весьма детально сукцессионные ряды были изучены З. В. Карамышевой (1960) в мелкосопочнике сухой степи Акмолинской области. На плотных эффузивных породах (порфиритах) процесс зарастания идет в следующем порядке: накипные и кустистые лишайники (*Calophaca elegans*, *Parmelia vagans*) → эфемеры и эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Alyssum desertorum*) → кистекорневые петрофиты (*Sedum hybridum*, *Allium globosum*) → серийная группировка (*Artemisia frigida* + *Festuca sulcata*) → климаксовая группировка (*Stipa capillata* + *Festuca sulcata* + *Artemisia sublessingiana*). На глинистых

песчаниках сукцессионный ряд имеет иной вид: кустарники и петрофильное разнотравье (*Spiraea hypericifolia* — *Seseli eriocarpum*) → серийная группировка (*Artemisia marschalliana* + *Potentilla glaucescens*) → серийная группировка (*Stipa capillata* + *Artemisia marschalliana*) → климаксовая группировка (*Stipa pennata* + *Helichrysum arenarium* + *Gypsophila paniculata* + *Centaurea sibirica*).

Своеобразно проходят смены на несколько засоленных известняках и мергелях: солонцево-солончаковые полукустарнички (*Camphorosma monspeliacum* + *Atriplex cana*) и петрофильное разнотравье (*Zygophyllum macropterum*, *Gypsophila patrinii*) → серийная группировка (*Artemisia schrenkiana* + *Psathyrostachys juncea*) → серийная группировка (*Artemisia sublessingiana* + *Festuca sulcata*), → заключительная группировка (*Stipa sareptana* + *Artemisia sublessingiana*).

Таким образом, сукцессионные ряды на различных породах отличаются по флористическому составу и составу жизненных форм. Если и есть общие компоненты, то они различны по формам роста, величине и обилию экземпляров.

В результате воздействия различных географических факторов на одном поле породы формируется сложная система местообитаний. Одни из них замещают друг друга в разных климатических районах. Другие связаны между собой в виде единого топографического экологического ряда. Третьи системы местообитаний представляют разные стадии выветривания и почвообразования. В связи с этим необходимо составлять схемы индикаторов для отдельных ландшафтно-климатических зон и использовать в качестве индикаторов не только отдельные группировки, но и определенные их геоморфологические и генетические сочетания.

Индикационная роль растительности изменяется под влиянием деятельности человека и животных. На вырубках и по залежам в условиях влажного умеренного климата Западной Европы на кислых породах обычны пустоши с силицифильными растениями-лишайниками, вересковыми — *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, деревьями (*Ulex europaeus*) (Мартонн, 1945). На лишенных леса известняковых породах в тех же районах формируются временные группировки из кальцифильных видов или ассоциации мезофильных злаков (*Brachypodium pinnatum*, *Festuca duriuscula*), кустарников (шиповник, можжевельник, вяз), дубов (*Quercus pedunculata*, *Q. pubescens*).

Отражение горных пород во вторичном растительном покрове в одних случаях ослабевает, поскольку производными от различных коренных ассоциаций являются близкие (конвергирующие) между собой группировки. В других случаях оно, наоборот, усиливается, так как под влиянием нарушения коренной растительности происходит деградация почвенного

Флористические индикаторные признаки

Флористические индикаторные признаки основаны на приуроченности ряда характерных видов и разновидностей к определенным горным породам. Различают, универсальные и локальные растения-индикаторы (Ткалич 1952; Несветайлова, 1955 а). Кэннон (Саппон 1957) рассматривает первичные, вторичные индикаторы минерализации и толерантные растения. Дювинье (Duvigneaud, 1959) в отношении рудного обогащения почв выделяет группы металлофитов, металлофилов, металлорезистентов, металлофугов и индифферентных растений.

Постоянными или универсальными индикаторами месторождений полезных ископаемых служат виды, которые приурочены исключительно к породам и почвам с определенной геохимической минерализацией и не встречаются в иных условиях. Они характеризуются специфической выносливостью, а иногда и требовательностью к определенному геохимическому обогащению, что несвойственно другим видам.

Индикаторами повышенного обогащения почв цинком служат виды галмеевой флоры — *Viola calaminare*, *Thlaspi calaminare*, *Alsine verna*, *Armeria halleri* и др. (Варминг, 1902). Существует специфичная доломитная флора (*Androsace haumannii*) и серпентинная флора (*Asplenium serpentini*, виды *Alyssum*, *Thymus* и др.), возникшие под влиянием накопления магния в почвах (Варминг, 1902; Novak, 1928 и др.). Постоянными («первичными») индикаторами селеносодержащих пород служат виды, которые способны усваивать селен непосредственно из отложений: *Astragalus preussii*, *A. pattershonii*, *A. thompsonae*, *Stenleya pinnata*, *Oryzopsis hymenoides* (Beath, Gilbert, Epton, 1940; Treleas, Beath, 1949; Cannon, 1952, 1956). Распространение кобальтофитов — *Crotalaria cobalticola*, *Silene cobalticola* — в Катанге ограничено почвами, обогащенными кобальтом. Они никогда обильно не встречаются вне металлоносных участков (Duvigneaud, 1959). Виды «медной» флоры (облигатные купрофиты) — *Bücheria metallorum*, *Haumaniastrum katangense* и др. приурочены к медным месторождениям Конго (Duvigneaud, 1960).

Локальные или переменные индикаторы полезных ископаемых используются чаще. Это широко распространенные виды, которые в условиях того или иного района в силу конкурентных, экологических или исторических соотношений оказались приуроченными к определенным горным породам. Они не связаны непосредственно с обогащением почв тем или иным элементом, а приурочены к породам, которые в данном районе оказываются рудоносными. Так, *Tridentalis europaea* широко распространен в хвойных лесах Европы, но в Богемии приурочен к породам, содержащим олово (Круш, 1914, по Linstow, 1929). В Северной Норвегии в качестве локальных индикаторов медесодержащих пород были использованы виды *Viscaria alpina*, *Melandrium dioicum*, которые являются купрорезистентными, что благоприятствует их конкуренции с другими видами на обогащенных медью местообитаниях (Vogt, Bugge, 1943). *Gypsophila patriinii*, не имеющая геоиндикационного значения в Заволжье, в рудном Алтае служит показателем медесодержащих пород (Несветаилова, 1955 б). В штате Монтана залежи серебряной руды были открыты по распространению *Eriogonum ovalifolium* (Linstow, 1929), хотя в других районах оно встречается на песчаниках, не содержащих серебра (Cannon, 1957).

Кроме индикаторов, следует выделять обширную группу относительно индифферентных растений. Металлоиндифферентами в первую очередь являются многие растения с пониженным обменом веществ и повышенной устойчивостью к неблагоприятным условиям среды, такие как суккуленты (*Opuntia engelmannii*), эвксерофиты (*Ephedra* sp.), эвгалофиты (*Atriplex canescens*). Эти виды Кэннон (Cannon, 1957) называет толерантными, поскольку они устойчивы к значительным изменениям химического состава почв и грунтов. Часто индифферентны адвентивные и рудеральные растения. Распространены виды литофильные, заселяющие как минерализованные, так и пустые каменистые местообитания.

Наконец, следует иметь в виду, что существует ряд растений-отрицательных индикаторов геохимического обогащения. Эти индикаторы указывают на отсутствие в почвах повышенных концентраций тех или иных химических веществ даже в небольших дозах. Дювинье (Duvigneaud, 1959) виды этой группы называет металлофугами (купрофуги, кобальтофуги и др.).

Строгая литологическая приуроченность растений также связана с воздействием горных пород на формирование растений. Примером литогенного видообразования могут служить данные Л. А. Смирнова (1934) и И. И. Спрыгина (1937) о литологической дифференцировке заволжских видов рода *Thymus* (табл. 24).

Литологическая приуроченность видов рода *Thymus* в Заволжье
(по Смирнову, 1934; Спрыгину, 1937).

Виды	Горные породы
<i>Th. graniticus</i> <i>Th. pseudograniticus</i>	граниты и гнейсы
<i>Th. cretaceus</i>	мела
<i>Th. dubjanskyi</i>	мергели
<i>Th. carnulosus</i> <i>Th. calcareus</i> <i>Th. zhiguliensis</i>	известняки и доломиты
<i>Th. baschkiriensis</i>	пестроцветные мергелистые глины и красные песчаники татарского яруса
<i>Th. serphyllum</i> <i>Th. pallasianus</i> <i>Th. borysthenicus</i> <i>Th. tschernjaievi</i>	пески

Относительно приуроченности к горным породам дифференцируется ряд индикационных групп растений. К постоянным индикаторам выходов мела и известняков относятся степные кальцефилы, которые вне карбонатных пород, как правило, не встречаются (Смирнов, 1934). Их обособление тесно связано с химическим и физическим воздействием меловых пород и представляет пример прогрессивного эндемизма. Облигатными кальцефилами являются *Hyssopus cretaceus*, *Erysimum cretaceum*, *Thymus cretaceus*, *Th. dubjanskyi*, *Th. calcareus*, *Jurinea cretacea*. В эту же группу входят полупустынные кальцефилы типа «Anabasis», к которым относят *Anabasis cretacea*, *Artemisia salsoloides*, *Jurinea kirghisorum*.

Переменные индикаторы меловых пород могут быть встречены также на немеловых грунтах, но в большинстве случаев на карбонатных почвах. К ним относят третичные реликты лесной (борово́й) флоры типа «Daphne»: *Daphne sophia*, *Azalea pontica*, *Rhus cotinus*, *Ligustrum vulgare*.

Специфичную группу образуют мигранты из аридных зон, которые на мелах имеют условия местообитания, по сухости аналогичные основной части их ареала: *Eurotia ceratoides*, *Artemisia maritima*, *Convolvulus lineatus*, *Ceratocarpus arenarius*, *Agropyrum prostratum*, *Bassia sedoides*, *Kochia prostrata*.

К переменным индикаторам мелов относятся склоновые ксероморфные виды, встречающиеся как на сухих меловых обнажениях, так и на каменистых склонах других пород и по галечниковым откосам рек. Поскольку меловые породы чаще образуют обнаженные склоны, постольку склоновые растения часто приурочены к мелям. К склоновым видам принадлежат: *Cephalaria uralensis*, *Thymelaea passerina*, *Isatis tinctoria*, *Carduus uncinatus*, *Dianthus carbonatus*, *Astragalus brachylobus*.

В группу переменных индикаторов входят некоторые рудеральные виды, проникающие на мела, экологически сходные с антропогенными местообитаниями (сухость, щелочность, ослабление конкуренции), а также, возможно, ввиду того, что некоторые меловые выходы явились ареной длительного воздействия человека. К таким видам относятся: *Atriplex rosea*, *Lappula myosotis*, *Descurainia sophia*, *Camelina microcarpa*.

Последнюю группу растений, произрастающих на мелях, образуют виды, свойственные в такой же степени окружающей зональной флоре, как и меловым выходам. Так, встречаемость *Echinops meyeri* на известняках — 25%, *Echinops ritro* — 28%, *Jurinea mollis* — 24% и т. п., а на других местообитаниях — до 35—40%. Эти виды индифферентны по отношению к мелям и известнякам.

Для того чтобы система индикаторов мелов была более полной, нужно добавить отрицательные индикаторы, исключающие возможность близкого залегания известняковых пород. Это преимущественно ацидофилы.

Специфичная флора характерна для гранитов юга Украины (Паческий, 1917): *Aurinia saxatilis*, *Dianthus hispanicus*, *Seseli glaucum*, *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare*, *Tunica prolifera*, *Bulliarda vailantii*, *Scleranthus perennis*, *Stachys angustifolia*, *Silene compacta*.

М. Г. Попов (1923) изучил своеобразную флору пестроцветных толщ загипсованных и засоленных красных песчаников Бухары: *Zygophyllum bucharicum*, *Z. atriplicoides*, *Cleome noeana*, *Haplophyllum bucharicum*, *Cymatocarpus heterophyllum*, *Astragalus thlaspi*, *Gamanthus ovinus*, *Halimocnemis molissima*, *Cousinia bungeana*, *C. spryгинi*, *Atriplex moneta*.

Описаны также характерные флоры других горных пород (серпентинитов, доломитов, алебастров и др.).

Строгая геологическая приуроченность наблюдается у литогенных разновидностей и форм. Эти формы генетически связаны с видами, произрастающими на нормальных почвах, и представляют стадии видообразования под воздействием каких-либо свойств горных пород. В связи с этим виды

универсальных индикаторов трактуются некоторыми ботаниками как вариации. Клайн (по Linstow, 1929) перечисленные выше виды галмейной флоры понимает как *Viola lutea* var. *calaminaria*, *Thlaspi alpestre* var. *calaminaria*. Прогрессирующий эндемизм многих видов постоянных индикаторов: на мелах — *Jurinea cretacea*, *J. kirghisorum*, *Thymus cretaceus*, *Erysimum cretaceum* (Смирнов, 1934), на пестроцветках — *Cleome lypskyi*, *Ladyginia bucharica*, *Trienophora bucharica* (Попов, 1923 и др.) — также связан с литогенным процессом формирования. Литогенные узкоспециализированные виды и формы еще весьма неустойчивы. Так серпентинитовые папоротники *Asplenium adulterinum*, *A. serpentinum* после культуры на нормальных почвах в шестом поколении возвращались к исходным видам *Asplenium viride*, *A. adiantum nigrum* (Sadebeck, 1887). По существу это геохимические и литологические экотипы.

Физиологические индикаторные признаки

Следующей категорией признаков, используемых в качестве индикаторов геологических пород, — биохимические, проявляющиеся в изменении концентрации тех или иных химических элементов в растении в зависимости от их содержания в почвах и породах.

Выделяются селективные или постоянные концентраторы и групповые или приуроченные (Виноградов, 1954; Тиссен, 1954; Ранкама, 1954; Ткалич, 1959). Селективные концентраторы в самых разнообразных условиях произрастания содержат всегда повышенное количество определенного химического элемента (Li, Al, Se, Mn и др.). Селективные концентраторы, связанные с локальным обогащением активными металлами, принадлежат к группе универсальных индикаторов, так как в своем распространении они ограничены почвами, обогащенными этими элементами. Таковы *Thlaspi calaminare*, в золе которого обнаружено более 13% Zn, *Alyssum bertholonii*, содержащий до 10% NiO.

Другие селективные концентраторы с избирательным поглощением химических элементов, находящихся повсеместно в повышенной концентрации, не имеют индикационного значения. Береза (*Betula verrucosa*) содержит в золе значительное количество Fe, Mn, хотя она и не ограничена почвами с повышенной концентрацией этих элементов. *Lycopodium clavatum* содержит в золе 52% Al_2O_3 независимо от содержания алюминия в грунтах (Ферсман, 1934). Не имеют индикационного значения также концентраторы рассеянных элементов. Таковы дуб и кукуруза, концентрирующие в своих листьях редкие металлы — золото, серебро.

Значительно больший биохимический интерес представляют групповые концентраторы. Эти растения в условиях небогатого фона характеризуются кларковым содержанием химических элементов, а в пределах полей с высоким содержанием тех или иных химических элементов резко повышают их концентрацию (рис. 52) (Ткалич, 1938, 1952; Малюга, 1954 и мн. др.).

В настоящее время наибольший интерес представляют поиски по биогеохимическим признакам следующих, главным образом рудных, элементов: Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo, Ag, Sn, W, Au, Pb, U, Hg, Pt (Виноградов, 1954).

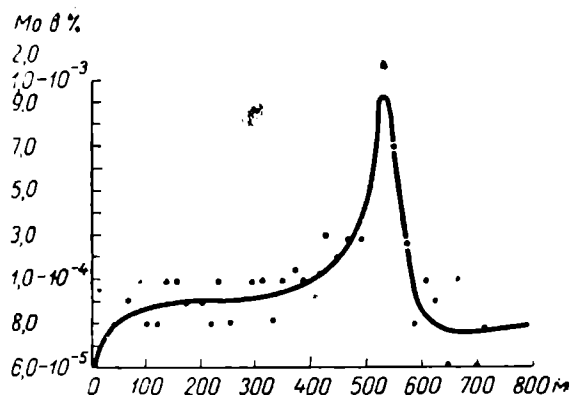


Рис. 52. Содержание молибдена в растениях (в % от сухого веса), собранных по профилю вкостростираания молибденовой жилы в Центральном Казахстане (над жилой содержание Мо в растениях превышает 0,0005% (по Виноградовой, 1955)

В различных географических условиях использованы биогеохимические индикаторы при поисках ряда полезных ископаемых: Fe — на Дальнем Востоке (Ткалич, 1938, 1952); Cu, Zn, Fe — в Северной Норвегии (Vogt, Bugge, 1943); Cu, Zn — в Британской Колумбии (Warren, Howatson, 1947); Fe, Mn — в США (Warren, Delavault, Yrich, 1952); Cu, Ni, Co — в Финляндии (Marmo, 1953; Ранкама, 1954).

На Южном Урале для определения площадей, обогащенных Ni и другими элементами (Cr, Co, Cu), Д. П. Малюга (1947, 1954) использовал биогеохимические реакции ряда травянистых растений (*Stipa joannis*, *Festuca ovina*, *Helictotrichon desertorum*, *Linosyris villosa*, *L. tatarica*), в которых содержание Ni увеличивалось в несколько раз при обогащении почв и пород.

Поиски Sn и W путем определения их содержания в *Cal-*

luna vulgaris ставили Пальмквист и Брэндин в Уэльсе (по Виноградову, 1954). В последнее время широко развернулись биогеохимические поиски пород, обогащенных U (Саппол, 1952, 1957 и др.). Хвоя и листья испытываемых растений (*Juniperus monosperma*, *Pinus edulis*, *Eugenia montana*, *Artemisia tridentata*) содержали значительно более высокое количество Sn и U на ураносодержащих породах по сравнению с пустыми. Аналогичные результаты были получены в Канаде (Robinson, Lakin, Reichen, 1947), в Аризоне (Anderson, Kurtz, 1955) и т. д.

Различные органы растений имеют разную биогеохимическую индикаторную ценность. Уорен и Хаутсон (Warren, Howatson, 1947) пришли к выводу, что в древесине наименьшее содержание Cu и Zn, в зеленых листьях и хвое — наибольшее, а у семян, шишек и коры — промежуточное. Концентрация элементов возрастает в течение вегетационного сезона у вечнозеленых хвойных и уменьшается у листопадных лиственных пород (Саппол, 1952; Тиссен, 1954). Молодые ветви и листья считают более показательными концентратами, чем старые (Тиссен, 1954; Виноградов, 1954). Многолетние глубококорневые растения отличаются более точной и резко выраженной реакцией на изменение содержания элементов в породе. В аридных условиях такими индикаторными свойствами обладают фреатофиты (Саппол, 1957).

Нарушение состава пигментов листьев и особенно цветков служит эколого-физиологическим признаком изменения концентрации химических элементов в почве и породе (Гинзбург, 1957). Покраснение и пожелтение листьев и стеблей, как правило, вызвано избытком Mo, Zn, Fe. Хлороз и обесцвечивание происходит под влиянием обогащения почв Ni, Cu (Малюга, 1954; Сторожева, 1954). Венчики миндаля иногда меняют окраску с белой на розовую под влиянием Mg, розовая гортензия от Fe становится голубой, цветы эшшольдии в присутствии Cu оказываются сизыми, а Zn — лимонно-желтыми (Гинзбург, 1957).

Морфологические индикаторные признаки

К различным горным породам приурочены специфические жизненные формы растений. В пустынных горах юга Средней Азии древесные и кустарниковые формы (*Pistacia vera*, *Cotoneaster racemiflora*, *Juniperus turcomanica*, *Atraphaxis spinosa*, *Amygdalus turcomanica*) встречаются на выходах известняков. Эвгалофитные полукустарнички (*Salsola aucheri*, *Anabasis salsa*, *Zygophyllum portulacoides*, *Leontice ewersmannii*) распространены на засоленных глинах и мергелях.

Ксерофитные травы и полукустарники (*Stipa szowitsiana*, виды *Jurinea*, *Scorzonera*, *Ephedra intermedia*, *Zygophyllum atriplicoides*) занимают песчанистые породы и галечниковые конгломераты.

Отклонение формы роста ряда растений от нормальной также указывает на изменение состава горных пород. В лесах Общего Сырта на глинистых сланцах древесные породы — сосна, дуб, липа, осина — приобретают уродливую, низкорослую форму (Симон, 1910). В низкогорьях Бадхыза фисташка на известняках имеет древовидную форму, на глинах и мергелях — низкорослую кустовидную (Сидоренко и Михельсон, 1948). В Западном Казахстане биюргун на гипсоносных и засоленных глинах палеогена имеет кочкообразную форму с укороченными, почти горизонтальными, лишь к концу слабо приподнимающимися веточками (Викторов, 1955). На меловых шлейфах и мергелях биюргун отличается высоким ростом, прямо стоящими веточками и имеет вид полукустарника.

Большое индикационное значение имеют специфические формы роста и тератологические отклонения, возникающие под влиянием Ni, Co, U и других металлов. В пределах кобальто-никелевого поля на обогащенных металлами почвах уменьшаются размеры всех органов *Pulsatilla patens* (Сторожева, 1954). Особенно заметна редукция цветка: уменьшение количества лепестков, тычинок и пестиков, деформация цветка. Урановое обогащение (Stoklasa, Penkava 1932; Саппоп, 1952) вызывает пожелтение и отмирание корневых окончаний, скручивание листьев, ускорение развития и созревания, аномалии точек роста, нарушение пропорциональности развития растений и размеров междоузлий. Особенно токсично оно действует на генеративные органы.

Если в отношении металлических обогащений более показательны биогеохимические признаки, то эколого-морфологические особенности лучше отражают месторождения нерудных полезных ископаемых (битумов, бора, нефелинов и др.).

Большинство растений битуминозных участков Западного Казахстана отличаются тератологическими отклонениями (Несветайлова, 1953; Викторов, 1955; Востокова, Вышивкин, Касьянова, Несветайлова, Швыряева, 1955). Отмечены следующие отклонения: образование свечкообразной формы у нормальноподушковидных (*Atriplex cana*, *Echinopsilon sedoides*), шаровидной формы за счет усиленного ветвления боковых стеблей — у *Petrosimonia glaucescens*, *Salsola crassa*, распластанной формы при замедлении роста главного побега — у *Anabasis aphylla*, *Atriplex cana*, искривление стеблей, утолщение и укорочение побегов, булавовидное вздутие конеч-

ных членников — у *Salicornia herbacea*, *Suaeda confusa*, *Kalidium foliatum*. При умеренном содержании в почве битумов и углеводородных газов и, вероятно, стимулирующем воздействии битумных веществ на точки роста наблюдают гигантское развитие экземпляров, которые превышают нормальные размеры растений в 2—7 раз (*Salsola foliosa*, *Suaeda physophra*). Аналогичны морфологические признаки бороносности (Буялов, Швыряева, 1956).

На различных горных породах наблюдают изменение ритмики развития растительности. В гумидных условиях происходит ускорение фенологических фаз на теплых породах (теплопроводных, дренированных, темноокрашенных) и запаздывание их на холодных (нетеплопроводных, влажных).

В Баварии (Hiltner, 1926) на дренированных песчаниках прохождение весенних фенологических фаз ускорено, на флювиогляциальных отложениях — замедленно. Дольше всего фенологические фазы задерживаются на холодных почвах базальтов и сланцев. В засушливых зонах происходит смещение фенологических фаз на породах с разным водным режимом. В мелкосопочнике Северного Казахстана береза, осина и травянистые растения на глинистых сланцах и мергелях подсыхают и желтеют раньше, чем на гранитах и песчаниках.

Геохимическое воздействие пород может нарушить нормальный фенологический цикл растений. Явления вторичного цветения и вегетации поздним летом и осенью наблюдали в Заволжье и Западном Казахстане на выходах битуминизированных пород и нефтяных углеводородах (Хохлов, 1947; Викторов, 1955). С. В. Викторов (1955) отмечает вторичное цветение и вегетативное развитие в битуминизированных районах кировых полей Западного Казахстана у *Carex stenophylloides*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Dianthus leptopetalus*, *Potentilla opaciformis*, *Silene wolgensis*.

Фитоценотические индикаторные признаки

Фитоценотические индикаторные признаки включают различия в проективном покрытии, встречаемости, дисперсии и формах размещения растений на разных горных породах.

Основным и наиболее доступным индикаторным признаком является проективное покрытие и обилие. При сопоставлении фитоценотических характеристик растений на разных геологических отложениях заметно различие в литологической приуроченности видов (табл. 25).

Сопоставления обилия растений на различных горных породах мелкосопочника в западной части Акмолинской области

Виды	Глинистые песчанки перми с глубокими суглинными почвами	Крупнозернистые песчанки перми с каменными слабосолонцеватыми почвами	Углистые сланцы карбона с глинисто-каменными, слабоазвными почвами	Глинистые конгломераты третичной коры выветривания с глинисто-газличковыми слабосолонцеватыми почвами	Засоленные глины коры выветривания с глинистыми солончаковыми почвами
<i>Helictitrichon desertorum</i>	sp	sol	—	sp	—
<i>Festuca sulcata</i>	sp	sp	sp	sp	sol
<i>Artemisia marschalliana</i>	sol	sp	sol	sol—sp	—
<i>Linosyris villosa</i>	—	sol	sp	sp	sol
<i>Stipa capillata</i>	—	sol	—	sp	—
<i>Psathyrostachys juncea</i>	—	sol	sol	sol—sp	cop
<i>Anabasis salsa</i>	—	—	—	—	sp
<i>Kochia prostrata</i>	—	sol	—	sol	sp
<i>Artemisia monogyna</i>	—	—	—	—	sp
<i>Stipa rubens</i>	sp	—	sp	—	—
<i>Carex supina</i>	—	sol	sol	—	—
<i>Galium verum</i>	—	—	sol	—	—
<i>Koeleria gracilis</i>	sp	sp	sol	sol	—
<i>Ferula tatarica</i>	—	—	sol	sol	—
<i>Spiraea hypericifolia</i>	un	sp	sol	sp	—
<i>Scabiosa isetensis</i>	—	sol	sol	—	—
<i>Artemisia sublessingiana</i>	—	sol	—	—	—
<i>Stipa lessingiana</i>	—	sol	—	—	—
<i>Helichrysum arenarium</i>	—	sol	—	sol	—

Одни виды, как *Anabasis salsa*, *Artemisia marschalliana*, *Spiraea hypericifolia*, *Helichrysum arenarium*, приурочены к определенным горным породам, другие, как *Festuca sulcata*, *Psathyrostachys juncea*, *Koeleria gracilis*, не имеют геологической приуроченности.

Анализ встречаемости растений позволяет учитывать сравнительно редкие виды с узкой экологической амплитудой, специфичные для определенных горных пород. Оценку встречаемости с учетом обилия индикаторов используют для разграничения геологических отложений (Викторов, 1955) (табл. 26).

Индикаторы имеют различную встречаемость на сопоставляемых песчаных свитах (*Artemisia arenaria*, *A. terrae albae*, *Kochia prostrata*, *Pyrethrum achilleifolium*). Ряд видов имеет различия во встречаемости только при значительном обилии (*Stipa capillata*, *Artemisia arenaria*, *Agropyrum sibiricum*) и,

Сопоставление встречаемости растений на различных геологических отложениях в Западном Казахстане (По Викторову, 1955)

Виды	Морские пески					Континентальные пески				
	встречаемость с различными степенями обилия в %				общая встречаемость в %	общая встречаемость в %	встречаемость с различными степенями обилия в %			
	ип	sol	sp	cop			cop	sp	sol	ип
<i>Stipa capillata</i>	—	39	22	39	59	50	8	36	48	8
<i>Agropyrum sibiricum</i>	8	36	26	30	95	98	69	17	13	—
<i>Festuca sulcata</i>	—	20	21	59	91	82	51	26	23	—
<i>Artemisia terrae albae</i>	—	—	8	92	50	6	33	33	34	—
<i>Artemisia arenaria</i>	—	100	—	—	4	52	42	38	20	—
<i>Artemisia incana</i>	5	33	31	31	68	60	18	40	42	—
<i>Kochia prostrata</i>	3	45	25	27	91	40	10	5	70	15
<i>Pyrethrum achilleifolium</i>	12	48	28	12	44	4	50	—	50	—

следовательно, являются переменными индикаторами. Наконец, виды, не имеющие индикаторной ценности, почти не различаются в оценках встречаемости (*Festuca sulcata*, *Artemisia incana*).

Для изучения фитоценологических различий между отдельными геологическими отложениями С. В. Викторовым (1947, 1955) был предложен метод сопоставления густоты и характера распределения экземпляров на разных породах. Экземпляры фисташки на склонах Туркестанского хребта по известнякам в оптимальных условиях произрастания распределены наиболее густо (с расстоянием между растениями 10 м). На сланцах, где условия обитания фисташки неблагоприятны, насаждения значительно разрежены, и отдельные кусты разбросаны на расстоянии 30—50 м друг от друга.

К фитоценологическим индикаторным признакам относят разнообразные литогенные формы конфигурации фрагментов растительных группировок. Формы литогенной полосчато-криволинейной комплексности характерны для толщ осадочных пород неоднородного фациального состава. В Восточной Фергане С. В. Виктор (1949) наблюдал полосчатую комплексность из травяно-кустарничковой растительности с *Lagochilus platyacanthus*, *Artemisia herba alba*, *Centaurea squarrosa* на прослойках сланцев и кустарников (*Prunus prostrata*) на известняках, многократно переслаивающихся со сланцами. При более однородном составе осадочных отложений в Северном Казахстане на выходах слоистых палеозойских песчаников наблюдают чередование полос более глубоких и выщелочен-

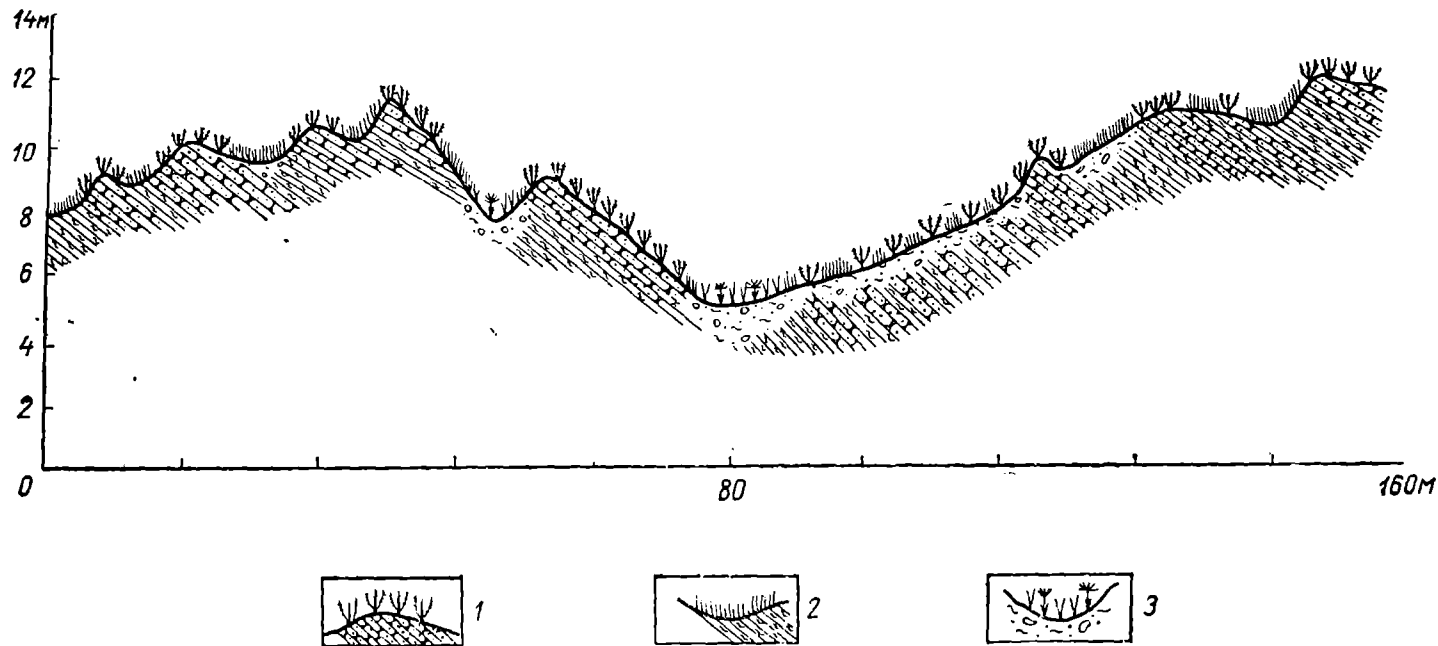


Рис. 53. Распределение растительности на палеозойских осадочных породах в сухой степи мелкосопочника Целиноградской области:

1 — песчаники с примитивными мелкими солонцеватыми почвами и полынью (*Artemisia sublessingiana*), типчаком, спирей (*Spiraea hypericifolia*) и петрофильным разнотравьем (*Scabiosa isetensis* и *Jrinea multiflora*), 2 — аргиллиты с более глубокими каменными каштановыми почвами, овсецом (*Helictotrichon desertorum*), типчаком, ковылем (*Stipa rudens*), 3 — ложбины с делювиальными каштановыми почвами повышенной мощности, ковылем (*Stipa capillata*) и ксеромезофильным разнотравьем (*Peucedanum morisonii*, *Lathyrus tuberosus*). Составили Л. И. Березкина, Б. В. Виноградов

ных почв с густой разнотравно-ковыльной растительностью на мягких пропластках и полос мелких каменистых почв с разреженной холоднопопынно-типчаковой петрофитной растительностью на более плотных (рис. 53).

Нередко параллельная линейность растительного покрова, связанная с диагенетической трещиноватостью в метаморфизованных осадочных и интрузивных породах. Гранитные массивы в Кокчетавской области покрыты примитивными дерновыми почвами с редкостойными лишайниковыми сосняками. Вдоль многочисленных трещин в гранитах протягиваются полосы более глубоких выщелоченных осолоделых черноземов с густыми травяными березняками (см. рис. 60). В сухой степи Целиноградской области песчаники покрыты щебнистыми солонцеватыми почвами с петрофитно-холоднопопынно-типчаковыми группировками. Системы трещин метаморфизации выделяются частыми и тонкими параллельными полосами более глубоких и влагообеспеченных почв, на которых развиты ксерофитно-злаково-разнотравные группировки с густым травостоем: *Stipa capillata*, *Helictotrichon desertorum*, *Peucedanum ruthenicum*.

Полигональная комплексность типична для базальтовых вулканических покровов со столбчатыми отдельностями. Полигональная комплексность характерна также для глинистых отложений с трещинами усыхания (Виноградов, 1955а).

Специфическая литогенная латочная комплексность формируется при эрозии двучленных отложений, когда на фоне одного слоя выделяются пятна другого слоя или в эрозионных понижениях или, наоборот, на останцовых повышениях. Такой вид латочной комплексности в Западном Казахстане описан Е. А. Востоковой (Викторов, 1955). На фоне сантонских кварцево-глауконитовых песков с кустарниковой степью из *Stipa sareptana*, *Caragana frutex*, *Spiraea crenifolia* наблюдают мозаичную пятнистость останцовых микроповышений диаметром до 10 м, сложенных кампанскими глинами с полукустарничковой полупустынной растительностью из *Artemisia pauciflora*, *Elymus lanuginosus*, *Anabasis salsa*.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ГОРНЫХ ПОРОД И ПОЛЕЗНЫХ ИСКОПАЕМЫХ

Ньюфаундленде; Корчагины, 1932, в Апатитовых горах; Rune, 1953, в Северной Швеции; Spense, 1958, на Шетландских островах). В лесотундровом поясе Апатитовых гор к нефелино-содержащим породам приурочены пышно развитые ивняки (*Salix lanata*, *S. glauca*) и субальпийские разнотравные пестрые луга, в то время как другие породы заняты зарослями можжевельника и субальпийскими злаковыми лугами (Корчагины, 1932). В Центральных Саянах в пределах плосковершинных среднегорий на сильно метаморфизованных песчаниках преобладают лишайниковые тундры, на известняках — тундровые разнотравно-травянистые группировки, на выходах рыхлых гранитов — моховые тундры.

В условиях таежной зоны приуроченность растительных группировок, особенно в лесных, к различным почвообразующим породам, отмечена многими авторами (Ососков, 1909, 1912, 1913, в Засурских лесах; Симон, 1910, в лесах Общего Сырта; Корчагин, 1929, в Вологодской области; Сочава, 1929, Игошина, 1960, — на Урале; Соколов, 1931, в лесах Архангельской и Ленинградской областях; Ткалич, 1938, на Дальнем Востоке; Whittaker, Walker, Krackberg, 1954 — в Северной Америке; Галин, 1956, в Московской области и мн. др.

На Северном Урале к оливиновым породам (дунитам) приурочены сухие травяные сосняки (Высоцкий, 1904). На метаморфических сланцах распространены сырые мшистые ельники и пихтачи. С выходами перидотитов связаны смешанные сосново-лиственные леса, на габбро-диоритах растут сосново-кедровые леса.

В Ильменских горах (Тюлина, 1929) на кислых гранито-гнейсах распространены сосновые леса с борovým напочвенным покровом и подлеском (*Cytisus ruthenicus*, *Ledum palustre*). Для основных миаскитов и сиенитов характерны смешанные сосново-лиственные, лиственничные леса с примесью березы и богатым травяным покровом. Индикатором ультраосновных серпентинитов является бедно-разнотравная типчково-полынная степь. Подробно изучена флора известняков (Федоровы, 1929; Авдеев, 1939; Лесков, 1938; Аренс, 1946 и мн. др.)

В ландшафтах степной и полупустынной зоны факты геологической приуроченности растительности отмечались неоднократно (Пачоский, 1917, на юге Украины; Cuyley, 1931, в редколесьях Техаса; Спрыгин, 1937, Смирнов, 1934, Худяков и Кох, 1959 — в Заволжье; Дохман, 1954, в Мугоджарах; Виноградов и Леонтьева, 1957, в Казахском мелкосопочнике и др.).

В Темирском и Актюбинском районах Западного Казахстана (Востокова, Жданова, 1955) красные глины пермо-триаса характеризуются разреженными галофитными группировками с *Anabasis salsa*, *Atriplex cana*, *Gamanthus gamocarpus*,

Artemisia maicara, *A. lessingiana*. Глины нижнего альба и апта покрыты еще более галофитной растительностью (*Anabasis salsa*, *Artemisia pauciflora*, *Camphorosma monspeliacum*). На песках верхнего альба обычна разнотравно-ковыльная степь со *Stipa capillata*, *Agropyrum sibiricum*, видами *Jurinea*, *Scorzonera*, *Silene* и др. Контраст с ними представляют пески сеномана, занятые мелкодерновинно-злаково-полукустарничковой комплексной растительностью из *Artemisia incana*, *Kochia prostrata*, *Festuca sulcata*. Карбонатные пески и песчаники среднего альба отличаются полынно-злаковыми сообществами с *Echinops ritro*, *Kochia prostrata*. Сантонские фосфоритные отложения характеризуются группировками с *Caragana frutex*, *Spiraea hypericifolia*, *Stipa sareptana*, *Artemisia incana*. На гипсоносных глинах кампана развиты комплексы чернополынно-солянковых (*Artemisia pauciflora*, *Bassia sedoides*, *Salsola brachiata*) и волоснецовых (*Elymus lanuginosus*) сообществ.

В пустынных ландшафтах связь растительности с различными породами изучена многими авторами (Попов, 1923 — в Бухаре; Попов, 1940 — в Казахстане; Сидоренко, Михельсон, 1948 — в Бадхызе; Викторов, 1951, 1956, Востокова, 1953, Востокова, Жданова, 1955 — в Западном Казахстане; Mogg, 1930 — в Южной Африке; Coaldracke, 1951 — в Восточной Австралии и др.).

В Малых Балханах (Стеклова, 1935; Тарасов, 1954) на плотных известняках неокома преобладает нагорно-ксерофитная растительность из мелких кустарников и многолетних трав: *Acanthophyllum brevibracteatum*, *Acantholimon balchanicum*, *Rhamnus sintenissii*, *Ephedra intermedia*, *Astragalus deserti*, *Tragacantha piletoclada*, *Cousinia bipinnata*, *Pennisetum orientale*, *Stipa szowitsiana*. В более благоприятных экологических условиях на них встречается ряд кустарников, специфичных для известняков: *Amygdalus turcomanica*, *Cotoneaster racemiflora*, *Perowskia abrotanoides*, *Cerasus microcarpa*, *Atraphaxis spinosa*. Выходы глинистых и мергелистых известняков баррема отличаются разреженными группировками с преобладанием ксерофильных видов: *Tragacantha marschalliana*, *Atraphaxis spinosa*.

Мергелистые и песчанистые породы мела характеризуются ксеро-галофитной полукустарничковой и кустарниковой растительностью со значительным количеством трав. На плотных песчаниках апта, на скоплениях элювия распространены группировки с господством *Salsola aucheri*, *Artemisia maritima*, *Ephedra intermedia*, *Zygophyllum atriplicoides*, *Poa bulbosa*. Мергелистые породы апта покрыты довольно густыми зарослями *Salsola laricifolia*, *Zygophyllum atriplicoides*, *Ephedra intermedia*, *Poa bulbosa*, *Gagea* sp. и др. Глины отличаются

галофитным характером растительности. Песчаные глины сеноман заняты разреженными полинно-солянковыми группировками с *Salsola aucheri*, *Artemisia maritima*. На белых мергелях сеномана разбросаны единичные экземпляры *Alouatta truncata*. Особенно выражен галофитизм на пестроцветных глинах в мергелях турона и палеогена с чрезвычайно разреженной солянковой растительностью из *Leontice ewersmannii*, *Zygophyllum portulacoides*, *Caccinia crassifolia*, *Gaillonia brugueri*, *Suchtelenia lacanthocarpa*.

Индикаторы полезных ископаемых

Месторождения полезных ископаемых оказывают различное влияние на растительный покров в зависимости от их минералогического состава.

Рудные месторождения насыщают почву избыточным количеством токсичных соединений Cu, Fe, Ni, Co и других металлов. В результате в пределах рудных месторождений



Рис. 54. Выходы железосодержащих пород в Суринаме выделяются отсутствием древесной растительности среди окружающих тропических лесов (по Зонневалду, 1962)

формируются специфические группировки угнетенной растительности. Их характеризует наличие индикаторных видов, выносящих высокую концентрацию соединений металлов в почву. Зональная растительность либо деградирует, либо отсутствует совсем (рис. 54).

Ф. П. Симон (1910), изучавший леса Общего Сырта, обнаружил среди широколиственных лесов безлесные поляны. Причиной отсутствия леса на полянах были скопления охристой руды, залегающей на глубине 30—40 см. В Катанге и Северной Родезии месторождения меди, кобальта, урана были обнаружены по безлесным участкам и тропическим пустошам, известным под названием «дамбо».

Последние резко выделяются среди саванны и светлого тропического леса (виды *Brachystegia*, *Monotes* и др.) (Bourne, 1928; Davidson, 1959, 1960). Для дамбо характерны купрофильные и купрорезистентные виды: *Eragrostis boehmii*, *Ascolepis*

metallorum, Crotalaria franciscana, Andropogon filifolius, Loudesia simplex, Cryptosepalium dasycladum.

По признакам угнетенности древесной растительности, уменьшению ее высоты и сомкнутости были обнаружены также крупнейшие месторождения железной руды в Бразилии (Colwell, 1952).

Залежи фосфоритов и других пород, содержащих минеральные удобрения, оказывают на растительность, наоборот, благоприятное воздействие.

На фосфоритонесных грунтах происходят развитие более богатой и более мезофитной растительности (Peadar, 1954). В Хибинах к апатитам приурочены ельники или березняки



Рис. 55. Отмирание растительности под воздействием эманаций нефтяных газов (до Явачеку, 1955)

с густым ковром пышно развитого разнотравья: *Geranium silvaticum, Trollius europaeus, Mulgedium alpinum, Ranunculus propinquus, Melampyrum pratense, Solidago virga aurea, Milium effusum* и ельники с господством папоротников: *Dryopteris linnaeana, D. phegopteris, D. spinulosa, Athyrium alpestre.*

В полупустынях Актюбинского Предуралья (Востокова и Жданова, 1955) фосфоритонесные пески также отличаются густотой и мезоморфностью покрывающей их растительности. Здесь среди злаково-полукустарничковых группировок развиты кустарничково-разнотравные ассоциации из *Caragana frutex, Spiraea hypericifolia, Stipa sareptana* и видов из семейства бобовых.

Существует связь специфических растительных группировок с нефтегазоносными породами. В пределах западных

предгорий Урала, петрофитно-разнотравная растительность, включающая такие индикаторы, как *Aster alpinus*, *Onosma simplicissimum*, является показателем обогащенных углеводородами пород и почв (Авдеев, 1955). Обильное проникновение нефтяных растворов и углеводородных газов к поверхности приводит к деградации растительности (Јапаџек, 1954; Викторов, 1955). В Малых Карпатах развитие карликовой растительности указывает на участки, находящиеся под активным геохимическим воздействием нефтяных месторождений (Јапаџек, 1954) (рис. 55). Однако по границе почвенных газовых аномалий, где скапливается незначительное количество газов, наблюдают, наоборот, более мощный, чем на нормальных почвах, рост растений.

Растительные группировки, приуроченные к определенным горным породам, служат косвенными индикаторами связанных с ними полезных ископаемых. Косвенные индикаторы часто используются при поисках месторождений инертных драгоценных металлов, алмазов, каменного угля. В Центральной Якутии ольшатниковые группировки из *Alnus fruticosa* с густым травяным покровом, приуроченные к выходам кимберлитовых пород, служат косвенными индикаторами месторождений алмазов (Мирошников, 1956, Загребина, 1960). На острове Сахалине косвенными индикаторами угольных месторождений являются смешанные леса из ели, ольхи и березы, приуроченные к третичным угленосным отложениям (Ткалич, 1938).

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ

Закономерности распределения растительности при близком залегании горных пород отличны от тех, которые существуют в пределах областей с достаточно мощными покровными отложениями. Ландшафты, отражающие геологическую структуру горных пород, были названы дискордантными, аномальными (Smith, 1943) или дисгармоничными (Мирошников, 1954) в отличие от «нормально», «гармонично» развитых ландшафтов, в формировании которых превалирует воздействие экзогенных факторов.

Интрузивные и эффузивные структуры

В субаридных районах интрузии обычно выделяются пятнами лесных группировок среди степной растительности. Особенно четко выражены лакколлиты и батолиты (см. рис. 72). В Северном Казахстане к интрузиям гранитов приурочены участки лишайниковых сосняков, травяных и смешанных сосново-березовых лесов. Облесенностью выделяются и некоторые лакколлиты в Минеральных Водах (Кавказ).

Трубки взрыва кимберлитовых тел при перпендикулярном соотношении с поверхностью дают округлые пятна травяных ольшатников, при большем или меньшем наклоне вытянутые пятна, хорошо выделяющиеся на фоне окружающих их лишайниковых листовенничников на осадочных породах (Лукичева, 1960; Загребина, 1960).

На эффузивных телах наблюдают флюидальное распределение растительности в виде языков, потоков, покровов (см. рис. 73).

Пликативные структуры

Складчатая структура осадочных отложений характеризуется полосчатым распределением растительных группировок, приуроченных к тем или иным породам (Яншин, 1940; Викторов, 1955 и др.). Решение задачи использования растительности в качестве индикатора структуры обеспечивается определением индикаторной роли растительности по отношению ко всем горизонтам стратиграфической колонки района. Пример такой последовательной геоиндикационной схемы, учитывающей все свиты геологического разреза Примугоджарской полупустыни, дает А. В. Яшина (1960) (табл. 27).

Таблица 27

Растительные индикаторы отдельных ярусов и свит геологического разреза Примугоджарской полупустыни (по Яшиной, 1959)

Свита	Литологический состав	Индикаторы
Нижний альб	гипсоносные глины	ассоциации <i>Artemisia pauciflora</i> + <i>Camphorosma monspeliacum</i> , <i>Anabasis salsa</i>
Верхний альб	континентальные среднезернистые пески	ассоциации <i>Artemisia maritima incana</i> + <i>Koeleria gracilis</i> + <i>Stipa sareptana</i> + <i>Agropyrum desertorum</i> с примесью красочного разнотравья — <i>Centaurea scabiosa</i> , <i>Jurinea cyanoides</i>
Сеноман	мелкозернистые кварцево-глауконитовые пески	ассоциации тех же доминантов с примесью <i>Ephedra distachya</i> , <i>Kochia prostrata</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Eurotia ceratoides</i>

Свита	Литологический состав	Индикаторы
Турон	засоленные глины	ассоциации <i>Artemisia pauciflora</i> + <i>Anabasis salsa</i> с участием <i>Rheum tataricum</i> , <i>Ferula tatarica</i>
Кампан	карбонатные глины	ассоциации <i>Atriplex cana</i>
Маастрихт	мергели, мелы	ассоциации <i>Anabasis cretacea</i> , <i>Lepidium meyeri</i> , <i>Linaria cretacea</i>
Акчатская и тасаранская свиты палеогена	засоленные кремнистые опоковидные глины	комплекс ассоциации <i>Stipa sareptana</i> + <i>Festuca sulcata</i> + <i>Spiraea</i> , <i>Artemisia maritima incana</i> и <i>Salsola</i> dif. sp. + <i>Artemisia pauciflora</i> + <i>Nanophyton erinaceum</i>
Саксаульская свита палеогена	крупнозернистые пески	ассоциации <i>Stipa capillata</i> + <i>Agropyrum sibiricum</i> , <i>Festuca sulcata</i> с бескрапочным разнотравьем — <i>Ephedra distachya</i> , <i>Euphorbia seguieriana</i> , <i>Silene wolgensis</i> и др.
Чаграйская свита олигоцена	пески	ассоциации <i>Artemisia maritima incana</i> , <i>A. terrae albae</i> , <i>Kochia prostrata</i> , <i>Atraphaxis spinosa</i> , <i>Anabasis aphylla</i>

Прослеживая распределение растительных индикаторов стратиграфических горизонтов, можно оконтурить складчатые тектонические структуры.

Элементы геологической структуры также могут быть выражены в растительности при наличии мелкой слоистости, в пределах одного стратиграфического горизонта. В степной части Казахского мелкосопочника на глинистых песчаниках силура грядовые микровышения на плотных прослойках покрыты примитивными солонцеватыми почвами с разреженными типчаково-холоднопыльными группировками. В ложбинных микропонижениях на более мягких прослойках развиты глубокие среднегумусные черноземы с типчаково-ковыльными группировками с густым травостоем. Эта полосчатая лито-

генная комплексность также позволяет проследить структуру геологических напластований (рис. 56).

В растительном покрове находят отражение стратиграфические контакты. При подстилании водопроницаемых и водоносных пород отложениями плотными и водонепроницаемыми на склонах наблюдают линейные выклинивания грунтовых вод, полосы влажных почв и источники (рис. 57). На чинках Чаграйского плато полосы незасыхающей в течение всего лета густой влаголюбивой растительности из *Heleochoa-*

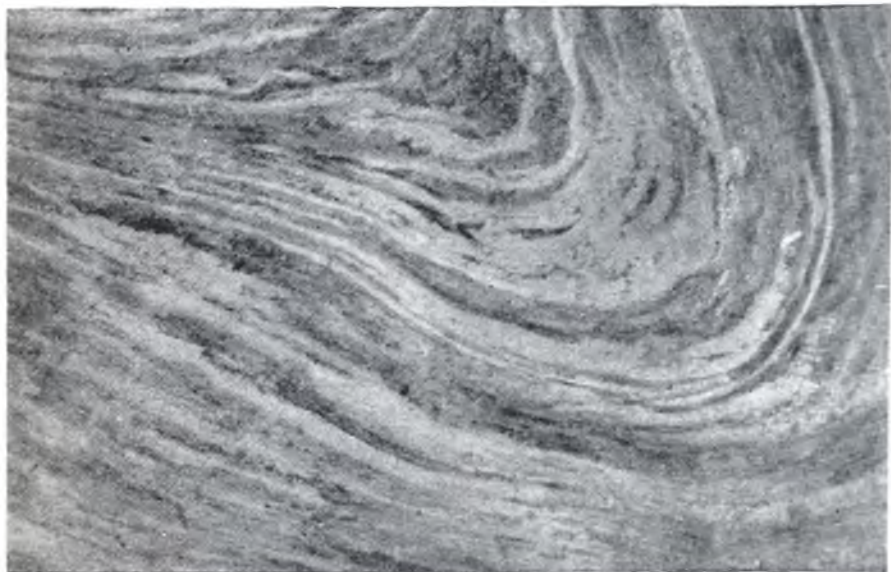


Рис. 56. Структура осадочных пород, выраженная в распределении растительности восточной части Кокчетавской области.

Светлые полосы — примитивные солончеватые почвы с разреженными типчаково-холодно-полянными и натронно-полянными группировками на прослойках более плотных глинистых песчаников карбона, темные полосы — развитые среднегумусные черноземы с густой разнотравно-типчаково-красноковильными группировками на прослойках более мягких пород аргиллитов карбона

ris palustris, *Calamagrostis epigesoi*, *Phragmites communis* приурочены к выходам грунтовых вод из основания тугайской свиты континентального олигоцена, подстилаемого глинами палеогена (Яншин, 1940). В Западном Казахстане контакт между водопроницаемыми саксаульскими песками и водоупорными акчатскими глинами выражен полосой влаголюбивой растительности с *Calamagrostis epigesoi*, *Phragmites communis*, *Sanguisorba officinalis*, *Bromus inermis* (Швыряева, Старикова, 1955).

Контакты пород различного минералогического состава влияют на геохимические условия местообитания. На Южном

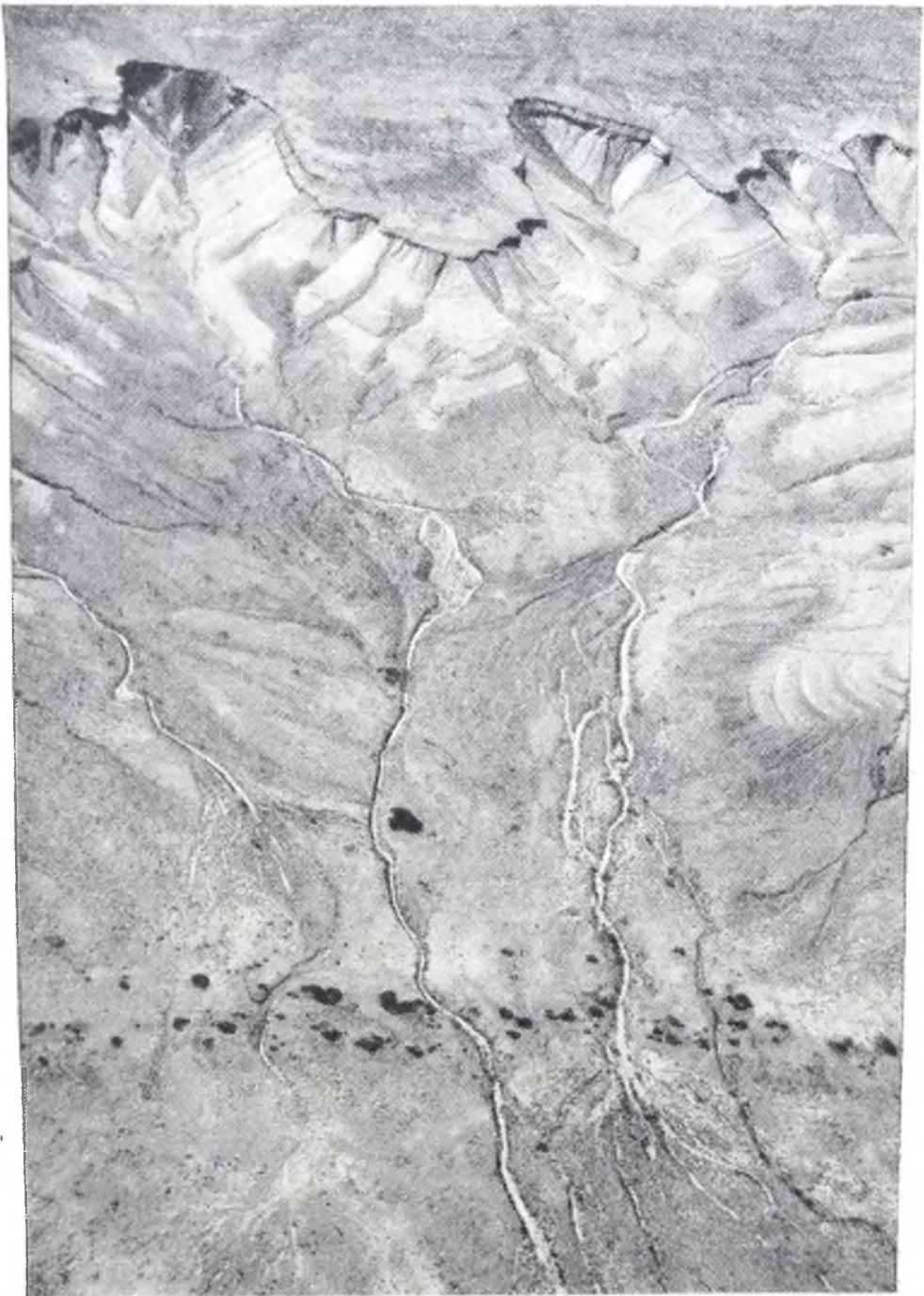


Рис. 57. Выклипывание подземных вод по стратиграфическому контакту под глинистым водоупорным горизонтом, отмеченное полосой скопления кустов фреатофитов: тamarкса, яптака, сурана (перспективный аэроснимок)

Урале к геохимическому контакту между сиенитами с мелколистственным лесом и гранито-гнейсами с хвойным лесом приурочена полоса насаждений из липы (Тюлина, 1929). Наличие богатой «контактной» растительности связано с особо благоприятными эдафическими условиями, которые создаются в результате геохимического взаимодействия основных и кислых пород между собою.

Прерывистые геологические структуры (брахиантиклинали, купола и т. п.) могут быть выявлены путем изучения аномалий в почвах и растительности. Многие куполовидные структуры выделяются аномальным засолением почв с участками наиболее солевыносливых галофитов (Ковда, Славин, 1951; Викторов, 1955). В Западном Казахстане (Швыряева, Старикова, 1955) максимальное засоление почв над куполовидными структурами указывает галофитная растительность из *Halocnemum strobilaceum*, *Anabasis salsa*, *A. depressa*, *Petrosimonia glaucescens*, *P. oppositifolia*, *Salsola crassa*, *S. lanata*, *S. brachiata*. Эти участки выделяются среди незасоленных почв с терескеново-эркеково-полынными группировками.

Антиклинали конседиментационной складчатости на юго-западном Устюрте распознают по сильно загипсованным почвам, индикаторами которых служат ассоциации гипсофитов; *Zygophyllum macropterum*, *Z. eichwaldii*, *Kalidium caspicum*, *Anabasis salsa* и т. п. (Губанова, 1959). В Техасе центральные увлажненные части многих брахиантиклинальных структур указываются зарослями густой и влаголюбивой растительности (Cuylet, 1931).

Дизъюнктивные структуры

Дизъюнктивные тектонические нарушения отражаются в растительном покрове в виде аномальных прямолинейных границ и вытянутых «контактных», тектонически приуроченных растительных группировок.

С восходящим движением грунтовых вод по разрывам связаны маркирующие полосы мезо-и гидрофитной растительности. В Калахари эти полосы (местное название «аар») состоят из древесной мезофитной (*Acacia karoo*) и гидрофитной травянистой (*Juncus bechuanis*, *Phragmites communis*, *Nymphaea stellata*) растительности (Mogg, 1930). Они протягиваются на многие километры среди пустыни.

Аналогичные «аарообразные» контактные группировки, приуроченные к выклиниванию грунтовых вод вдоль тектонических разрывов, встречаются в Средней Азии (Викторов, 1949; Курдюков, 1953; Викторов, Востокова, Воронкова, 1955; Виноградов, 1955б и др.). Там в состав этих тектонически приуроченных группировок входят травянистые гидрофиты

(*Phragmites communis*, *Juncus maritimus*, *Aeluropus litoralis*) и глубококорневые гемиксерофиты (*Tamarix* dif. sp. *Lycium turcomanicum*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Nitraria schoberi*) (рис. 58).

Изменение растительности, приуроченной к линии нарушения и произрастающей по обе стороны от нее, позволяет судить о составе контактирующих вдоль разрыва пород. На северной окраине шора Кель-Кор (Западная Туркмения) со-



Рис. 58. Тектоническое нарушение среди солончаков с сарсазанниками, сопровождающееся выклиниванием грунтовых вод, к которому приурочена цепочка кустов тамарикса

четание разреженной ксеро-галофитной растительности (боялыч, тетыр, реомюрия) на блоке выше разрыва, зарослей тамарикса вдоль линии нарушения и эвгалофитов (сарсазан) на низком блоке указывает на тектонический контакт глин с песками, причем движение грунтовых вод происходит со стороны глин (Виноградов, 1955б). При противоположном соотношении пород вдоль разрыва относительно направления движения грунтовых вод экология нарушения изменяется. С одной стороны от контакта располагаются пески с «подпруженными» близкими грунтовыми водами, где распространены заросли эвгалофитов, глубококорневых гемиксерофитов (тамарикс, верблюжья колючка) и гигрофитов (тростник). С другой стороны — «плотиңные» глины с глубокими грунто-



Рис. 59. Тектоническая трещина в известняках гор Б. Балхан, которая обнажается в ущелье (I), а на поверхности известняков, закрытых почвенно-элювиальным покровом, проявляется в виде полосы глубоких, гумусированных и влажных почв с более густой растительностью из *Pennisetum orientale*, *Astragalus deserti* и др. (II). Фото И. А. Волкова.

выми водами, покрытые разреженной ксеро-галофитной растительностью.

С восходящим движением грунтовых и почвенных растворов в полости трещины связано геохимическое проявление тектонических разрывов. В аридных условиях при подтягивании минерализованных подземных вод вдоль полости разрыва образуются вытянутые зоны засоленных почв с крайне разреженной галофитной растительностью или совсем без нее. Такие экологически отрицательные проявления разрывов в почвах и растительности наблюдаются в Западной Туркмении (Викторов, 1955).

Экологически положительные проявления разрывов связаны с нисходящим движением грунтовых вод вдоль тектонических линий.



Рис. 60. Трещиноватые граниты в Казахском мелкосопочнике; полосы более мощных и увлажненных почв с густыми травяными березняками приурочены к линиям трещиноватости

В Якутии депочки аласов с лугово-болотной растительностью, которые, как известно, связаны с лучшим дренажем в условиях вечной мерзлоты, приурочены к направлениям тектонических нарушений. В Западной Сибири вдоль некоторых тектонических нарушений среди обширнейших водораздельных болот протягиваются цепочки участков леса. В аридных ландшафтах линии повышенного дренажа вдоль тектонических нарушений выражаются полосами более густой растительности среди пустынных предгорных глинистых депрессий, аллювиально-дельтовых и приморских равнин. В Западной Туркмении к условиям лучшего дренажа и увлажнения на подгорных глинистых равнинах приурочены полосы глубоководных кустарников: черного саксаула, тамарикса и др.

(Мирошниченко, 1954; Виноградов, 1955а).

В плотных породах тектонические нарушения оказывают благоприятное воздействие на почвообразование вдоль разрыва. К ним приурочены более глубокие и развитые почвы.

На гранитных интрузиях Иман-Тау (Северный Казахстан), покрытых примитивными щебнистыми почвами и лишайниковыми сосняками, тектонические разрывы выделяются полосами более глубоких дерновых почв с мезофитнотравяными березняками. В горах Большие Балханы на известняках вдоль зон дробления тектонических нарушений также встречаются полосы более глубоких мелкоземистых и гумусированных почв с густыми зарослями ксерофитных злаков, нагорных ксерофитов и кустов арчи (рис. 59, 60).

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ НОВЕЙШИХ ТЕКТОНИЧЕСКИХ ДВИЖЕНИЙ

Среди различных методов изучения новейших тектонических движений большое значение имеют биогеографические (Николаев, 1949). Они основаны на использовании в качестве индикаторов флорогенетических и фитоценогенетических признаков.

Флорогенетические признаки

Дизъюнктивный ареал близких по происхождению видов и разновидностей указывает на разъединение участков суши крупным опусканием, занятым водным бассейном (Вульф, 1933). Северотихоокеанское разъединение ареалов ряда растений указывает на существование в прошлом моста суши — страны Берингис, впоследствии (в конце третичного периода) опустившейся и залитой морем. Так, *Rhus taxicodendron* распространен на Сахалине, в Японии и на Тихоокеанском побережье Северной Америки, *Liriodendron tulipiferum* — в восточных штатах США, а близкий к нему вид *L. chinense* — в юго-восточной части КНР.

Существуют многочисленные локальные дизъюнкции, характеризующие палеогеографические условия в пределах ограниченных внутриконтинентальных областей. Так, анализ средиземноморских дизъюнкций позволил Е. В. Вульфу (1927, 1933) сделать ряд неотектонических выводов о палеогеографии Крыма и его взаимосвязи с окружающими странами в четвертичное время.

При положительных тектонических движениях разъединение ареала может происходить в результате отмирания вида в межгорных равнинах в процессе общего подъема гор и изменения климата в пределах ареала. Таковы дизъюнктивные ареалы некоторых горных растений Западного Тянь-Шаня и Каратау (*Saussurea mikeschini*, *Poa litwinowiana*, *Artemisia rhodantha*, Микешин, 1948). Изоляция этих мезофитнолуговых и высокогорных видов в Каратау от альпийской области Тянь-Шаня связана с тектоническим поднятием гор (Галиц-

кий, 1945), происходящем на фоне современного увеличения сухости климата.

Косвенными индикаторами новейших тектонических поднятий служат центры интенсивного видообразования (Травин, 1945; Макеев, 1947). При тектоническом поднятии местности увеличиваются высотные различия и усиливается эрозионное расчленение поверхности. Это приводит к дифференциации растительного покрова и стимулирует формообразование. Наоборот, при опускании происходит выравнивание местности и интеграция растительного покрова (Краснов, 1888; Криштофович, 1946).

Активизацию формообразования у растений при поднятии связывают с «выносом» растений в горную и высокогорную обстановку и «ореофитизацией» отдельных видов (Харкевич, 1954). Такими высокогорными, субальпийскими и верхнелесными неэндемиками северо-западной части Большого Кавказа являются *Alliaria brachycarpa*, *Medicago glutinosa*, *Trifolium fontanatum*, *Euphorbia panjutinii*, *Acer trautvetteri*, *Cynoglossum holosericeum*, родственные широко распространенным видам лесной и степной флоры — *Alliaria officinalis*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*, *Euphorbia petrophila*, *Acer pseudoplatanus*, *Cynoglossum officinale*, от которых, по видимому, они и произошли.

Фитоценогенетические признаки

Еще более четкое и детальное представление о новейших тектонических движениях дает анализ фитоценогенеза растительности (Сочава, 1950). Смены растительных группировок, указывающие на тектоническую активность участка, связаны с изменением гидрологических, геоморфологических, геохимических, микроклиматических, а в горных странах и климатических условий. Анализ динамики крупных фитоценологических единиц (зоны, типы растительности и т. п.) дает представление о региональных тектонических явлениях, изучение же смен отдельных фитоценозов позволяет выявить очень мелкие детали характера новейшей тектонической структуры (локальные поднятия, отдельные разрывы и т. п.).

Новейшие тектонические движения в субарктических районах проявляются в характере взаимоотношения лесной и тундровой растительности (Сочава, 1950). Поднятия усиливают эрозионное расчленение и дренаж местности, приводят к понижению и деградации вечной мерзлоты и улучшению теплового режима. В результате этого на поднятии «постепенно накапливаются» благоприятные условия для поселения лесной растительности. Кроме того, поднятие в тундре приводит к формированию приморских лугов, переходу

их в болота по мере выхода из сферы заливания и «отундровению» пойменных лугов (Андреев, 1954).

В лесной зоне тектоническое прогибание стимулирует заболачивание (например, в Полесской низменности — Клеопов, 1935; в Печерской равнине — Ламакин, 1948; в Мещорской низменности — Никонов, 1950 и др.). Наоборот, повышение территории ограничивает процессы заболачивания и обуславливает деградацию болотных формаций (в Барабинской низменности — Покрасс и Кац, 1953; на Севере Европейской части СССР — Ламакин, 1948; Андреев, 1954).

В субаридных ландшафтах тектонические опускания сопровождаются развитием процессов засоления и внедрением солончаковых растений в солонцовые, луговые и даже степные фитоценозы (Клеопов, 1935; Головенко, 1955). С тектоническим опусканием в лесостепных Окско-Донской и Днепровской низменностях связывают широкое развитие осолоделых почв (Мильков, 1959). Тектонические поднятия в степной и лесостепной зоне, наоборот, улучшают лесорастительные условия. Однако, как отмечал В. Б. Сочава (1950), благоприятствующее облесению влияние тектонических поднятий перекрывается вырубкой леса в этих районах. Поднятия в полупустынях Прикаспийской низменности характеризуются ускорением процессов остепнения. В результате этого в условиях полупустыни с восходящими тектоническими движениями связывают образование лугово-степных комплексов, в то время как с нисходящими — засоление и образование лугово-солончаковых комплексов (Головенко, 1955). !

Надежным индикатором тектонических движений является изменение растительности вдоль побережий морей и озер. На побережье озера Байкал мелководья с торчащими из воды сухими стволами лиственниц указывают на участки с интенсивным опусканием берегов (Ламакин, 1959). Если прогибание происходит медленно, то лиственницы отмирают и сгнивают в полосе выше береговой линии под влиянием постепенного подтопления корневых систем. Показателями поднимающихся берегов являются осоковые лужайки и аномально высоко залегающие травяно-осоковые торфяники.

Анализ динамики отдельных фитоценозов позволяет выявить наиболее мелкие детали новейших тектонических движений. Не только в различных климатических зонах, но и в разных ландшафтах изменяются почвенно-ботанические признаки новейших тектонических движений (Фергана—Резвой, 1947; Курдюков, 1951, 1953; Западная Туркмения — Мирошниченко, 1954; Виноградов, 1955б, Виноградов, Мирошниченко, 1956; Калифорния — Hill, Dibbl, 1953; Техас — Bell, Brill, 1938).

В пустынях Западной Туркмении формы почвенно-ботанического проявления новейших тектонических движений

изменяются в различных типах ландшафтов и зависят от стадии проявления этих движений в ландшафте. В ландшафтах глинистых равнин Западной Туркмении в местах проявления тектонических поднятий площадное затопление уменьшается и замещается линейным стоком и интенсивной руслевой деятельностью. Уменьшение увлажнения грунтов в ряде случаев приводит к возникновению гигантских трещин усыхания — макрополигонального комплекса, который является индикатором наиболее ранних стадий проявлений новейших тектонических движений на глинистых равнинах (Виноградов, 1955а). Вместе с этим происходит осолонцевание такырных почв, их дальнейшая деградация в такыровидные, исчезновение водорослевой растительности и заселение их полустаричковой.

Поднятия, выраженные в ландшафтах глинистых равнин более значительно, сравнительно густо зарастают; для них характерны псаммофиты. Поверхность таких поднятий подвергается ветровому воздействию, в результате чего образуются мелкие формы эолового рельефа, так называемые кучевые «глинистые» пески.

Наиболее резко выраженные поднятия оказывают геохимическое воздействие на почвы и растительность, поскольку коренные породы подходят достаточно близко к поверхности. Это приводит к солончаковой деградации растительности (Викторов, 1955). В результате ксерогалофитная растительность на поднятии отмирает и замещается разреженной галофитной. Дальнейшее развитие дефляции засоленных отложений приводит к полному отмиранию растительности, сносу почвенно-элювиального покрова, превращению такой закрытой структуры в открытую. Формы почвенно-ботанических проявлений новейших тектонических поднятий и опусканий в ландшафтах Западной Туркмении многочисленны. Они специфичны также для песчаных, солончаковых пустынь, предгорных наклонных равнин, ландшафтов речных долин и др.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеев В. Д. Связь каменисто-степной растительности с углеводородами. «Геол. сборн.», т. III, 1955.
- Авдеев В. Д. О происхождении растительности склонов в Ново-Шемшинском районе Татреспублики. «ИВГО», № 3, 1939.
- Андреев В. Н. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию, 1954, Л.
- Аренс А. Е. Орхидея Венерин башмачок и доломиты в Карелии. «Изв. ВГО», № 2, 1946.
- Буялов Н. И., Швыряева А. М. Комплексные методы исследования при поисках бора. «Сб. статей Всес. заочн. политех. ин-та», вып. 13, 1956.
- Барминг Е. Распределение растений. СПб, 1902.
- Викторов С. В. Изучение распределения и дисперсии растений по аэрофотоснимку. «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 4, 1947.

- Викторов С. В. Растительность как индикатор при геологических исследованиях в Средней Азии. «Пробл. физ. геогр.», т. XIV, 1949.
- Викторов С. В. Растительность как индикатор литологических условий на Северном Усть-Урте и в Западно-Казахстанских степях. «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 1, 1951.
- Викторов С. В. Варьирование вида под влиянием почвообразующей породы. «Растение и среда», т. III, 1952.
- Викторов С. В. Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях, 1955, М.
- Викторов С. В. Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне. «Вестн. Моск. ун-та», № 5, 1956.
- Викторов С. В., Востокова Е. А., Воронкова Л. Ф. Использование геоботанических признаков для обнаружения тектонических нарушений. В сб.: «Геобот. методы при геол. исслед.», 1955, М.
- Виноградов А. А. Поиски рудных месторождений по растениям и почвам (биогеохимический метод). «Тр. биогеохим. лабор.», вып. 10, 1954.
- Виноградов Б. В. Макрополигональность глинистых равнин. «ДАН СССР», т. 104, № 1, 1955а.
- Виноградов Б. В. Примеры связи растительности и почв с новейшей тектоникой. «Бот. ж.», № 6, 1955б.
- Виноградов Б. В., Леонтьева Е. В. Использование аэрометодов для изучения растительности Северного Казахстана. «Мат. к использованию аэрометодов при изуч. почв. и раст. Сев. Казахстана», 1957, Л.
- Виноградов Б. В. Мирошниченко В. П. Проявление новейших тектонических движений в ландшафтах глинистых равнин. «ДАН СССР», т. 109, № 2, 1956.
- Востокова Е. А. О влиянии литолого-геологических факторов на формирование границ некоторых растительных формаций пустыни. «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 4, 1953.
- Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д., Касьянова М. С., Несветайлова Н. Г., А. М. Швыряева. Геоботанические показатели битуминозности. В сб.: «Геобот. методы при геол. исслед.», 1955, М.
- Востокова Е. А., Жданова Г. М. Использование геоботанических признаков при аэрогеологическом картировании в Зап. Казахстане. В сб.: «Геоботанические методы при геологических исследованиях», 1955, М.
- Вульф Е. В. Происхождение флоры Крыма. «Зап. Крым. общ. естествоисп. и любит. природы», т. IX, 1927.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений, 1933, М.—Л.
- Высоцкий Н. В. Несколько геоботанических наблюдений на Сев. Урале. «Почвоведение», № 2, 1904.
- Галин М. А. О влиянии материнских почвообразующих пород на почвенно-растительный покров лесной зоны. «Бюлл. МОИП», вып. 1, 1956.
- Галицкий В. В. История образования гор Кара-Тай и ареал Таусагыза (*Scorzonera tau — saghyz*). «И. В. Г. О.», т. 77, вып. 4, 1945.
- Гинзбург И. И. Опыт разработки теоретических основ геохимических методов поисков руд цветных и редких металлов. 1957, М.
- Головенко С. В. Географическая природа почвенной комплексности Северного Прикаспия. «Вестн. Моск. Ун-та», вып. 12, 1955.
- Губанова М. В. Геоботанические признаки грунтового засоления на плато Усть-Урт. «Уч-зап. МГУ», вып. 189, биогеография, 1959.
- Затребина Н. Л. О связи растительности с геоморфологическим и геологическим строением в бассейне среднего течения реки Далдын. «Тр. ЛАЭР», т. IX, 1960.
- Зауер Л. М. К вопросу об использовании растений-индикаторов в геологии. «Вестн. ЛГУ», сер. геологии и географии, вып. 4, 1959.
- Дохмаи Г. И. Растительность Мугоджар, 1954, М.
- Игошина К. Н. Особенности растительности гор Урала в связи с характером горных пород. «Бот. ж.», № 4, 1960.

- Карамышева З. В. Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в центрально-казахстанском мелкосопочнике. «Бот. ж.», № 8, 1960.
- Клеопов Ю. Д. Про геоморфогенетичні мотиви розвитку рослинного вкриття УРСР. «Журнал Ін-ту ботаніки АН УРСР», № 5(3), 1935.
- Ковда В. А., Славин П. С. и др. Почвенно-геохимические показатели нефтеносности недр, 1951, М.
- Комаров Н. Ф. Температура меловых склонов черноземной полосы в связи с условиями развития на них эндемичной флоры. «Сов. бот.», № 5, 1935.
- Корчагин А. А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии. В сб.: «Очерки по фитосоциологии и фитогеографии», 1929, М.
- Корчагина М. В. и Корчагин А. А. Растительность Хибинских гор. Путеводитель по Хибинским гундрам, 1932, Л.
- Краснов А. И. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. «Зап. РГО», т. 19, 1888.
- Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. «Мат. по истории флоры и растительности СССР», вып. 2, 1946.
- Курдюков К. В. Неотектонические движения в Южной Фергане. «Природа», № 9, 1951.
- Курдюков К. В. Современные тектонические разломы вдоль Джунгарского Алатау. «Природа», № 12, 1953.
- Ламакин В. В. Об изучении четвертичных движений земной коры в области Печорской равнины. «ДАН СССР», т. 62, № 5, 1948.
- Ламакин В. В. Об условиях роста деревьев вдоль береговой линии Байкала. «Бот. ж.», № 4, 1959.
- Лесков И. А. Флора известняков по реке Кожве. В кн. «Мат. по истории разв. Флоры Евр. Севера СССР», 1938, Архангельск.
- Лукичева А. Н. Растительный покров как индикатор кимберлитовых трубок. «Геол. и геофиз.», № 11, Сиб. отд. АН СССР.
- Малюга Д. П. О почвах и растениях как поисковом признаке на металлы. «Природа», № 6, 1947.
- Малюга Д. П. Опыт применения биогеохимических методов поисков рудных месторождений на Южном Урале. «Тр. Биогеохим. лаборат.», вып. 10, 1954.
- Малюга Д. П. Геохимические основы поисков руды по растениям. Автореферат доктор. дисс. 1956, М.
- Макеев П. С. К вопросу о закономерностях местоположения современных центров интенсивного видообразования растений. «Бот. ж.», № 3, 1947.
- Мертонн Э. Основы физической географии, ч. III. Биогеография, М. 1945.
- Микешин Г. В. К динамике высотных растительных поясов Западного Тянь-Шаня, «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 3, 1948.
- Мильков Ф. Н. Основные проблемы физической географии, 1959, Воронеж.
- Мирошников Л. Д. Связь растительности с выходами горных пород. «Природа», № 2, 1956.
- Мирошниченко В. П. Опыт разработки и применения аэрометода для изучения новейших и современных тектонических движений в пределах предгорных равнин аккумулятивно-эолового типа. «Тр. лаборат. Аэромет. АН СССР», т. 3, 1954.
- Несветайлова Н. Г. О растительности битуминозных грунтов, «Бюлл. МОИП», отд. биол., вып. 6, 1953.
- Несветайлова Н. Г. Геоботанические исследования при поисках рудных месторождений. В сб.: «Геобот. методы при геол. исслед.», 1955а.

- Несвета й лова Н. Г. О геоботаническом методе поисков медных и полиметаллических руд. «Разведка и охрана недр», № 5, 1955б.
- Николаев Н. И. Новейшая тектоника СССР. «Тр. комиссии по изучению четвертич. истории», т. 8, 1948.
- Никонов М. Н. О влиянии новейших тектонических движений на торфяные залежи. «ИВГО», т. 8, № 2, 1950.
- Ососков П. А. Зависимость лесной растительности от геологического состава коренных пород. «Лесной ж.», вып. 2—9, 4—5, 3—4, 1909, 1912, 1913.
- Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон, 1917.
- Покрасс Е. П. и Н. Я. Кац. Болотообразование в связи с условиями развития рельефа и новейшими тектоническими движениями Барабинской низменности. «Изв. АН СССР», сер. геогр. и геофиз., № 5, 1953.
- Полынов Б. Б. Кора выветривания, 1934, М.—Л.
- Пономарев А. Н. О местонахождениях *Dryas punctata* Juz. в западном Приуралье. «Бот. ж.», № 2, 1938.
- Попов М. Г. Флора пестроцветных толщ (краснопесчанниковых низкогорий) Бухары. «Тр. Турк. научн. общ.», т. 1, 1923.
- Попов М. Г. Растительный покров Казахстана, 1940, М.—Л.
- Ранкама К. Об использовании следов элементов при решении некоторых проблем прикладной геологии. В сб.: «Геохим. методы поисков руд месторожд.», 1954, М.
- Резвой Д. П. О следах тектонических движений «сегодняшнего дня» в Южной Фергане. «Вопр. теорет. и приклад. геологии», сб. 1, 1947, М.
- Сидоренко А. В. Михельсон О. А. О приуроченности фисташки в Бадхызе к породам палеогена. «Бот. ж.», № 6, 1948.
- Симон Ф. П. В лесах Общего Сырта. «Лесной ж.», вып. 10, 1910.
- Смирнов Л. А. О флоре меловых выходов в Заволжье. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 43, вып. 1, 1934.
- Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. В сб.: «Прир. и хоз. учебно-опытных леспромхозов Лен. лесотех. академии», вып. 2, 1931.
- Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. «Тр. бот. муз.», вып. 21, 1929.
- Сочава В. Б. Элементы древне-колхидской растительности мезофильного типа и происхождение буковых лесов на Кавказе. Второй Всесоюз. геогр. съезд, т. 3. Тезисы докладов по биогеографии, 1947.
- Сочава В. Б. Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров. «Землеведение», т. XLIII, 1950.
- Спрыгин И. И. Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений. «Сов. бот.», № 4, 1934.
- Сторожева М. М. Тератологические явления у анемоны *Pulsatilla patens* в условиях никелевого рудного поля. «Тр. биогеохим. лаб.», т. 10, 1954.
- Стеклова М. В. по кн. Гавеман А. В. Аэросъемка и исследование природных ресурсов, 1937, М.—Л.
- Тарасов Р. П. Растительность Малых Балхан. «Тр. ин-та. биол. АН Туркмен. ССР», т. 2, 1954.
- Тиссен С. Геохимические и фитобиологические связи в свете прикладной геофизики. В сб. «Геохим. методы поисков руд. месторожд.», М., 1954.
- Ткалич С. М. Опыт исследования растений в качестве индикаторов при геологических поисках и разведках. «Вестн. Дальневосточн. фил. АН СССР» № 5, 1938.
- Ткалич С. М. Ботанические методы в геологических исследованиях. «Бот. ж.», № 5, 1952.
- Ткалич С. М. Практическое руководство по биогеохимическому методу поисков рудных месторождений, 1959, М.

- Травин И. С. Современные центры интенсивного видообразования растений. «Бот. ж.», № 6, 1945.
- Тюлина Л. И. К эволюции растительного покрова предгорий Ю. Урала. «Тр. Златоуст. об-ва краеведения и Гос. Ильм. заповедн.», вып. 1, 1929.
- Федоровы Ал. и Ан. К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений пинежской флоры. «Тр. Лен. общ. естествоисп.», т. 59, вып. 3, отд. ботаники, 1929.
- Ферсман. А. Е. Геохимия, т. 2, 1934, Л.
- Филатов. М. М. География почв СС.СР, 1945, М.
- Харкевич С. С. Роль четвертичного эпейрогенеза в формировании высокогорной флоры Большого Кавказа. «Бот. ж.», № 4, 1954.
- Хохлов. Вторичное цветение плодовых и другие особенности поведения растений в районе газонной скважины в окрестностях Саратова. «Сов. бот.», т. 15 № 1 и 1947.
- Худяков И. И., Кох. Е. К. Растительный покров как индикатор литологии и возраста горных пород по наблюдениям в северо-восточной части Заволжья. «Уч. Зап. Сарат. Гос. ун-та», вып. биол. почв., т. 64, 1959.
- Швыряева А. М., Старикова Л. М. Перспективы использования геоботанических методов для обнаружения соляно-купольных структур. В. сб.: «Геоботаническ. методы при геологич. исследованиях.», 1955, М.
- Яншин А. А. Новые данные о геологическом строении и гидрогеологии Чущакульской антиклинали. Тр. ГИН, геол. сер., вып. 32, № 9.
- Яшина А. В. Растительность как показатель литологических условий в Примугоджарской полупустыне. «Уч. Зап. МГУ», биогеография, вып. 189, 1959.
- Anderson R. Y., Kurtz E. B. Biogeochemical reconnaissance of the Annie Lauric uranium prospect, Santa Cruz Country, Arizona, «Econ. Geol.», v. 50, n. 2, 1955.
- Beard N. C. W. Soil phosphate and the delimitation of plant communities in Eastern Australia. «Ecology», v. 35, № 3, 1954.
- Beard J. S. The savanna vegetation of northern Tropical America «Ecol. Monogr.», v. 23, № 2, 1953.
- Bell D. E., V. A. Brill, Active faulting in Lavaca County, Texas. «Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.», v. 22, № 1, 1938.
- Beath O. A., Gilbert C. S. Eppson H. F. Use of indicator plants in locating seleniferous areas in western United States. «Am. Ann. Journ. Bot.», v. 27, № 5, 1940.
- Birell K. S., K. C. S. Wright. A. serpentine soil in New Caledonia. «New Zeland Jour. Sci. Technol.», v. 27, № 2, 1945.
- Bourne R. Aerial survey in relation to the economic development of New Countries. «Oxford Forest. Memoirs», № 9, 1928.
- Cannon H. L. The effect of U—V deposits on the vegetation of the Colorado Plateau. «Am. Journ. Scient.», v. 250, № 10, 1952.
- Cannon H. L. Description of indicator plants and methods of botanical prospecting for uranium deposits on the Colorado Plateau. «Geol. Surv. Bull.», № 1030—M, 1957.
- Cannon H. L., W. H. Starett. Botanical prospecting for uranium an La Ventana mesa Sandoval county, «N. M. Geol. Surv. Bull.», № 1009—M, 1956.
- Carabia. The vegetation of Sierra de Nipe, Cuba. «Ecol. Monographs», v. 15, № 4, 1945.
- Coaldrake. J. E. The climat, geology, soils and plant ecology of portion of County of Buckingham (Ninety-Mile Plain, South Australia). 1951, Melbourne.
- Colwell R. Photographic interpretation for civil purposes. Manual of photogrammetry. 1952, N. Y.
- Cuyler R. H. Vegetation as an indicator of geologic formations «Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.», v. 15, № 1, 1931.

- Duvigneaud P. Plantes «cobaltophytes» dans Haut Katange. «Bull. Soc. roy. Bot. Belg.», t. 91, fasc. 2, 1959.
- Duvigneaud P. Denayer — De Smet. Action de certains métaux lourds du sol (cuivre, cobalt, manganèse, uranium) sur la végétation du Haut — Katanga. Rapp. du sol et de la végétation «Prem. Colloque Soc. Bot. France», 1960, Paris.
- Hill M. L., Dibbl T. W. San Andreas, Garlock and Big Pine faults, California. «Bull. Geol. Soc. Am.», v. 64. № 4, 1953.
- Fernauld M. A botanical expedition to New Faundland and southern Labrador. «Rhodora», v. 13, 1911.
- Hiltner E. Die Phänologie und ihre Bedeutung. 1926. München.
- Janáček J. Některé cesty naftového průzkumu. «Vesmir», v 33, № 8, 1954.
- Linstow V. O. Bodenanzeigende Pflanzen. «Abh. preuss. Geol. Landesanst.», H. 114, 1929.
- Marmo V. Biogeochemical investigations in Finland. «Econ. Geol.», v. 48, № 3, 1953.
- Mogg A. O. D. The Flora of Vrybery district in relation to geology. Comp. Rend. 15 th. Int. Geological Congress South Africa, v. 2, sec. VII, 1930.
- Xovák F. Quelques remarques relative au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. «Preslia», v. 6, 1928.
- Renaudet G. Sur la rôle des plantes dans la prospection minerale. «Bull. mensuelle soc. Linneen. Lyon», t. 26, № 8, 1957.
- Robinson W. O., Lakin H. W., Reichen L. E. The Zn content of plants on the Fridenville zinc slime ponds in relation to biogeochemical prospecting. «Econ. Geol.», v. 42, № 6, 1947.
- Rune O. Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden. «Acta phytogeogr. Suecica.», № 31, 1953.
- Sadebeck K. Ueber die Generationsweise fortgesetzten Aussaaten und Kulturen der Serpentinformen der Farngattung Asplenium. «Ber. ü. d. Sitz. d. Ges. f. Bot. zu Hamburg», B. 3, 1887.
- Schubert R. Die Schwermetallpflanzengesellschaften des östlichen Harzvorlandes. «Wiss. Zeitschr. Martin — Lüther Univ. Halle — Witt, Math-Natur. Reihe», Jahrg. 3, H. 3, 1953.
- Schubert R. Die Pflanzengesellschaften der Bottendorfer Höhe «Wiss. Zeitschr. Martin — Lüther Univ. Halle — Witt. Math-natur. Reihe», Jahrg. 4, H. 1, 1954.
- Schubert R. Zur Systematik und Pflanzengeographie der charakterpflanzen des Mitteldeutschen Schwermetallpflanzengesellschaften. «Wiss. Zeitschr. — Martin — Lüther Univ. Halle. — Witt., Math. — natur. Reihe», Jahrg. 4, H. 4. 1954.
- Smith H. T. U. Aerial photographs and their application, 1943, N. J.
- Spence D. H. N. The Flora of Unst, Shetland, in relation to the geology. «Trans. Bot. Soc. Edin.», v. 37, p. 3, 1958.
- Stoklasa J., Penkava J. Biology of radium and uranium. 1932. Berlin.
- Trelease S. F., Beath O. A. Selenium, its geological occurrence and its biological effects in relation to botany, chemistry, agriculture, nutrition and medicine. 1949, N. J.
- Vogt Th., J. Bugge. Geokjemisk og geobotanisk malmleting VIII. Besetmelse av kobber i planter (Summary) «Kongelige Norske Videnskab. Selsk. Forh.», B. 16, № 14, 1943.
- Warren H. V., Delavault R. E., Yrish R. I., Preliminary studies on the biogeochemistry of iron and manganese. «Econ. Geol.» v. 47, № 2, 1952.
- Warren H. V., Howatson C. H. Biogeochemical prospecting of cooper and zinc. «Bull. Geol. Soc. Am.», v. 58, № 9, 1947.
- Whittaker R. H., Walker R. A., Krackeberg A. The ecology of serpentine soils. «Ecology.», v. 35, № 2, 1954.
- Worthington J. E. Biogeochemical prospecting at the Shawangunk mine— a case study. «Econ. Geol.», v. 50, № 4, 1955.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ФОРМ РЕЛЬЕФА, ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Растительный покров тесно связан с геоморфологическими условиями. Однако связь растительности с ними в основном косвенная: геоморфологические факторы влияют на условия местообитания, от которых зависит растительность. Растительность отражает различные элементы геоморфологического строения: морфографию и морфометрию рельефа, состав четвертичных отложений, генетические элементы рельефа и динамику современных геоморфологических процессов.

СВЯЗЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С РЕЛЬЕФОМ

Экологическое значение рельефа обусловлено, прежде всего, влиянием ряда топографических факторов (экспозиция и крутизна склонов, расчлененность, относительная и абсолютная высота местности) на местообитание растительности (освещенность, температура и влажность воздуха и почв, сток, снеговой покров, сезонные и суточные ритмы). При этом растительность не только отражает геоморфологические условия местообитания, но и сама влияет на формирование рельефа, воздействуя на ход водноэрозионных, эолово-аккумулятивных, карстово-суффозионных и других геоморфологических процессов.

Направление солярной экспозиции и крутизна склона в значительной мере определяют соотношение тепла и влаги местообитаний (Танфильев, 1894; Гейгер, 1931; Сапожникова, 1950; Мосолов, 1949; Забелин, Забелина, 1955). С увеличением крутизны возрастают микроклиматические различия склонов противоположной экспозиции (рис. 61).

Ветровая экспозиция также оказывает существенное влияние на экологические условия склонов. В лесостепных и горнотаежных областях Урала и Сибири западные ветры более теплые и влажные, а восточные — сухие и холодные. Там древесная и мезофитная травянистая растительность тяготеет к северо-западным склонам, а полукустарничковая и травянистая психрофитная и ксерофитная — к юго-восточным. В Шотландии, где западные ветры слишком влажные и про-

хладные, а восточные умеренно влажные и относительно теплые, наоборот, западные склоны гор и холмов заняты психрофитной пустошной растительностью, а восточные — лесом (Crampton, Macgregor, 1913).

Рельеф влияет на перераспределение условий увлажнения: поверхностных, почвенных, грунтовых вод и снега. Увлажнение почвы обратно пропорционально крутизне склона. В Чарондских лесах Вологодской области (Шиманюк, 1931) при

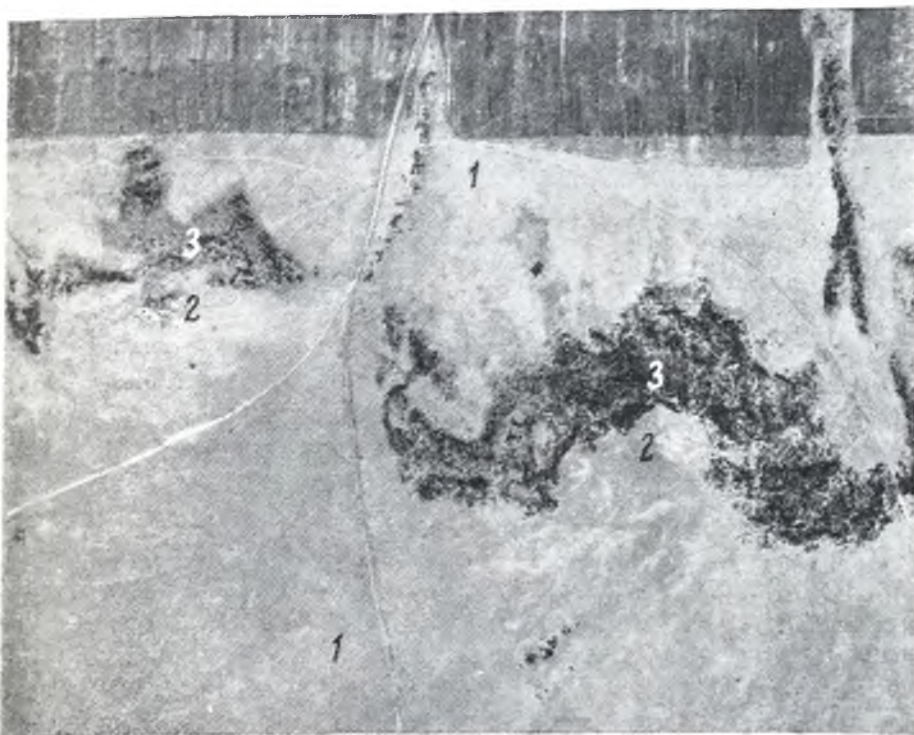


Рис. 61. Распределение растительности в зависимости от рельефа в лесостепи:

1 — группировки овсецово-тонконогово-горичниковые, полынково-овсецово-типчачковые, мятликово-пырейные на плоских участках и пологих делювиальных склонах. 2 — петрофитные группировки на вершинах кварцитовых сопок, 3 — березняки травяные на увлажненных северных склонах сопок

уклонах 0,0218 характерны свежие типы леса *Piceeto — Pinetum (Piceetum) myrtillosum*, *Pc. — P. vaccinosum*; 0,0055—0,0136 — влажные *Piceetum myrtilloso — oxalidosum*, а при 0,0022—0,0028 — мокрые типы леса серии *Sphagnosa*. Даже небольшие изменения рельефа (0,1—0,2 м) отражаются в распределении растительности. К понижениям приурочена более гидроморфная растительность, к повышениям — мезо- и ксероморфная.

Возможны, однако, почвенно-геологические инверсии в распределении увлажнения и растительности в зависимости от

рельефа. На северных склонах Саян понижения, подстилаемые задровыми отложениями, хорошо дренируются и покрыты дерновыми почвами с травяным покровом из овсяницы. Повышения, сложенные мореной из железистых кварцитов, в результате образования в почвах ортштейнов дренируются плохо и бывают покрыты болотно-подзолистыми почвами с низкобонитетными сфагновыми и багульниковыми кедрачами.

Одним из надежных индикаторов топографии рельефа служат пояса растительности, приуроченные к уровням различной длительности заливания поверхностными водами пойм, дельт рек, лиманов, солончаков, морских побережий. Незаливаемые повышения заняты сформированной зональной растительностью. От них хорошо дифференцируются заливаемые понижения с полосами различной степени гигроморфности растительности. Такие полосы используют как «геоботанические горизонталы» при дешифрировании рельефа.

Высота местности влияет на климатические условия. Это влияние, хорошо выраженное в горах, заметно и на равнинах с колебаниями высот 150—300 м (Бастамов и Изюмов, 1939). Так, на юго-востоке Русской равнины на 100 м высоты среднее увеличение осадков составляет 8—9% и понижение средних месячных и годовых температур на 1,5—2°.

Необходимо отметить возможность климатических инверсий в распределении растительности в зависимости от рельефа (Сочава, 1930; Полянская, 1936). В горах Ляпинского Урала в долинах рек ниже границы леса наблюдают безлесные ассоциации *Polytrichoso — festucetum*, а также ассоциации, аналогичные горным пятнистым тундрам (Сочава, 1930). Выше они сменяются лиственничниками, а затем — смешанными хвойными лесами с преобладанием ели.

Помимо перечисленных выше факторов, рельеф оказывает влияние на другие экологические условия: степень подвижности субстрата, перераспределение солей, приуроченность хозяйственной деятельности человека к тем или иным формам рельефа и др.

Геоморфологическая приуроченность растительности подвержена климатической компенсации. Одинаковые по составу группировки распространены на плакорах в степной зоне (*Festuca sulcata*, *Helictotrichon desertorum*, *Oxytropis pilosa*) и на южных склонах возвышенностей в лесостепной зоне. Наоборот, группировки мезофитов (*Festuca rubra*, *Myosotis silvatica*, *Filipendula hexapetala*), характерные в лесной зоне для водораздельных лугов, переходят в степной зоне в отрицательные формы рельефа и на северные склоны. Кроме того, во влажных климатических условиях на тяжелых грунтах одна и та же ассоциация занимает более крутые уклоны, чем в засушливых и на легких грунтах.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ИНДИКАТОРЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФОРМ РЕЛЬЕФА

Закономерности распределения растительности специфичны для различных генетических форм рельефа; состав растительных группировок указывает на состав четвертичных отложений; состояние и сукцессии растительности служат индикаторами направления и интенсивности геоморфологических процессов.

Одни формы рельефа, реликтовые (заросшие лесом дюны, моренные отложения четвертичного оледенения), оказывают на растительность статическое воздействие. Рельеф и литологический состав этих форм определяют микроклиматические, гидрологические и почвенные условия местообитания. Другие формы рельефа, гармоничные по отношению к современным климатическим условиям (эоловые пески в пустыне, овражные формы в степи, солифлюкции в условиях вечной мерзлоты), оказывают на растительность также и динамическое воздействие.

Связь растительности двусторонняя. С одной стороны, формы рельефа определяют условия местообитания растительности, а с другой — растительность влияет на ход геоморфологических процессов и на консервативность форм рельефа. По меткому выражению Трикара растительный покров является «биологическим экраном», через который экзогенные факторы воздействуют на формирование рельефа (Caillaux, Tricart, 1956).

Гравитационные формы

Гравитационные формы рельефа (оползни, сползания почвы, курумы, солифлюкции, осыпи) связаны с нарушением стабильности почвы и деструкцией первоначальной растительности.

Активные оползни выражены в растительном покрове в виде пятен нарушенной растительности. Они вытянуты вниз по склону, имеют языковатые или лопастные очертания с округлыми вершинами. В лесной зоне активные оползни резко выделяются по нарушенности древостоя, а часто и полному отсутствию древесной растительности (Elliason, Coaldracke,

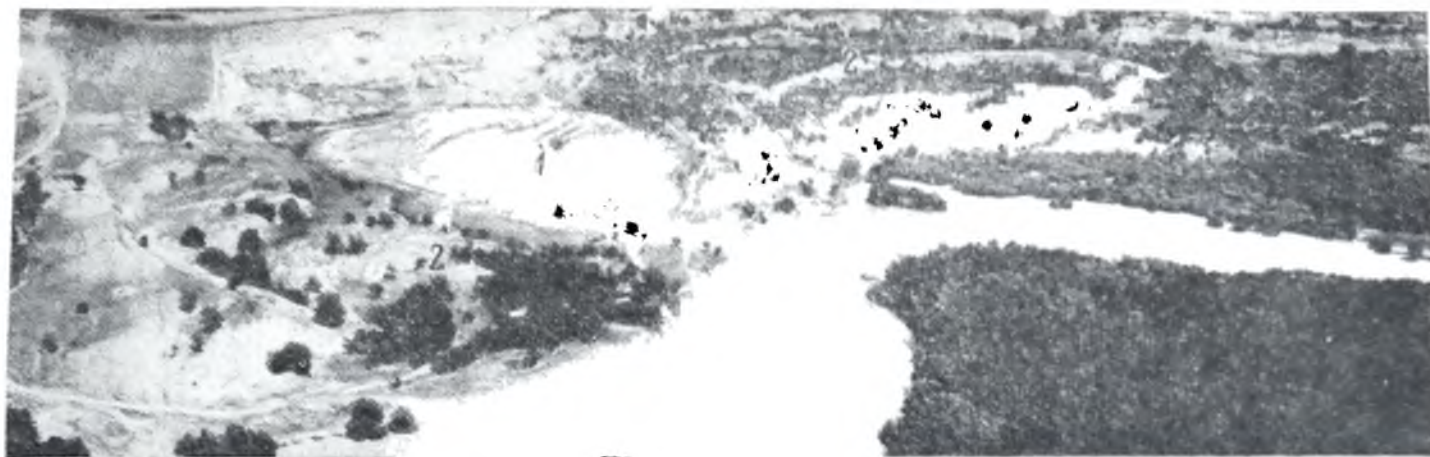


Рис. 62. Оползневые склоны различной степени стабилизации:

1 — недавно возникшие активные оползни почти лишены растительности, 2 — старые, относительно стабилизированные оползни с сомкнутым травяным и неполным древесно-кустарниковым покровом (подрост дуба, кустарниковый клен, боярышник) с заметным ступенчато-гридовым расположением



Рис. 63. Искривление прикорневых частей деревьев на склонах с почвогрунтами, подверженными постепенному сползанию (по Рубнеру, 1956)

более увлажненной поверхности скольжения. На это указывает обильное развитие влаголюбивой растительности в нижней части такого оползневого тела.

Помимо открытых оползней, выделяют закрытые оползания почвенногрунтовых масс (Герасимов, 1941). Эти оползания не сопровождаются разрывом почв, происходят более медленно и мало заметны с поверхности. Их обнаруживают по мелким нарушениям растительного покрова, разрыва дерна, полосам вспучивания, вытянутым поперек склона¹. Оползания почв приводят к нарушению равномерной сомкнутости древесного полога, искривлению и наклону стволов. Искрив-

¹ Растительные индикаторы оползания почв и грунтов детально изучены в ЧССР Л. Сикорой (1961), к сожалению, эта работа не была использована.

ление прикомлевых частей деревьев, ориентированное вниз по склону, служит надежным индикатором процессов движения почвогрунтов (рис. 63). По мнению Киртрежда (1951), сползание почвогрунтов чаще наблюдают на площадях с травянистой растительностью, где корневые системы распределены в слое до 30—60 см, реже — на площадях с кустарником и лесом, где корневые системы достигают глубины 1,2—1,5 м. Однако о влиянии растительности на оползание почвогрунтов мнения противоречивы (Ренск, 1924).

Солифлюкции имеют очертания, аналогичные оползням. В пределах альпийских тундр образуются солифлюкционные «волны» смятия мохового покрова (*Racomitrium lanuginosum*), вытянутые поперек склона и языковидно изогнутые вниз по склону (Wilson, 1952). В северной части лесной зоны, помимо нарушения мохового яруса, солифлюкции выделяются пятнами с отсутствием древесной растительности или наличием «пьяного леса».

К солифлюкционным формам приурочены специфические растительные группировки (Hanson, 1950; Raup, 1951; Hopkins, Sigafos, 1951). В альпийских районах Северной Норвегии присутствие *Salix herbacea*, видов *Phyllodoce*, *Cassiope*, *Juncus trifidus* служит индикатором солифлюкции. В то же время наличие распространенных в этих районах, но обычно отсутствующих на подвижных склонах видов \perp *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Arctostaphylos uva — ursi*, *Nardus stricta*, *Salix lapponum* — служит отрицательным индикатором солифлюкций. Как отмечает Вильямс (Williams, 1957), участки пологих склонов с проявлениями солифлюкции распознают по ботаническим признакам даже в тех случаях, когда не формируется заметных террас или складок.

Растительность отражает отдельные стадии солифлюкционного процесса. В Шведской Лапландии (Frodin, 1918) изливания и потоки грунтов (Schlamstrom) с наиболее интенсивным движением почвенной массы обычно лишены растительности. «Стекающие» солифлюкции (Gletcherfliesserde), состоящие из ряда параллельных языковидных полос, покрыты лишайниками (*Anthelia*, *Alectoria*, *Sphaerolophus*, *Stereocaulon*), мхами (*Polytrichum*), травами (*Luzula confusa*, *Lycopodium selago*), кустарниками (*Salix herbacea*, *S. polaris*) и другими растениями, способствующими некоторой стабилизации грунтов. Возраст активизации солифлюкционного процесса может быть определен путем анализа нарушений симметричного расположения и подсчета эксцентричных годовичных колец у наклоненных хвойных деревьев и кустарников (*Salix*), Солифлюкционные террасы, где течение грунтов замедленно или приостановлено, не отличаются специфическим составом растений.

Распространены вертикальные движения мерзлотных масс. В условиях северной тайги (Якутия) пятна текучих грунтов лишены растительности. По мере стабилизации грунтов пятна зарастают аркто-альпийским разнотравьем, не образующим дернины, с проективным покрытием 20% (*Tofieldia nutans*, *Pinguicula alpina*, *Gentiana barbata*, *Parnassia palustris*, *Thalictrum alpinum*, *Pedicularis amoena*, *Dryas punctata*). Затем появляются осоки (*Carex algida* *C. sabyensis*), образующие густую дернину, кустарнички (*Salix fumosa*, *Vaccinium uliginosum*), скрепляющие грунты корневыми системами, мхи (*Aulacomnium acuminatum*, *Tomenthypnum nitens*).



Рис. 64. Активные осыпи в субальпийском поясе Большого Кавказа выделяются по отсутствию (1) или разреженности (2) древесной растительности

В результате на устойчивых грунтах создаются условия для поселения коренной лесной растительности.

Курумы (каменные потоки) на склонах также выделяются вытянутыми пятнами с отсутствием сформированного растительного покрова. Различные стадии зарастания курумов свидетельствуют об относительной интенсивности гравитационных процессов и возрасте отдельных форм. Характер распределения растительности в пределах каменного потока также указывает на степень подвижности коллювия. Каменные потоки с возрастающей активностью имеют вогнутую форму склона, и в результате этого в верхней их части растительность более разреженная и примитивная, чем в нижней. Наоборот, склоны, на которых после накопления значительных масс коллювия движение курумов замедляется, характеризуются выпуклой формой и обратными закономер-

ление прикомлевых частей деревьев, ориентированное вниз по склону, служит надежным индикатором процессов движения почвогрунтов (рис. 63). По мнению Киртрежда (1951), сползание почвогрунтов чаще наблюдают на площадях с травянистой растительностью, где корневые системы распределены в слое до 30—60 см, реже — на площадях с кустарником и лесом, где корневые системы достигают глубины 1,2—1,5 м. Однако о влиянии растительности на оползание почвогрунтов мнения противоречивы (Ренск, 1924).

Солифлюкции имеют очертания, аналогичные оползням. В пределах альпийских тундр образуются солифлюкционные «волны» смятия мохового покрова (*Racomitrium lanuginosum*), вытянутые поперек склона и языковидно изогнутые вниз по склону (Wilson, 1952). В северной части лесной зоны, помимо нарушения мохового яруса, солифлюкции выделяются пятнами с отсутствием древесной растительности или наличием «пьяного леса».

К солифлюкционным формам приурочены специфические растительные группировки (Hanson, 1950; Raup, 1951; Hopkins, Sigafos, 1951). В альпийских районах Северной Норвегии присутствие *Salix herbacea*, видов *Phyllodoce*, *Cassiope*, *Juncus trifidus* служит индикатором солифлюкции. В то же время наличие распространенных в этих районах, но обычно отсутствующих на подвижных склонах видов — *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Nardus stricta*, *Salix lapponum* — служит отрицательным индикатором солифлюкций. Как отмечает Вильямс (Williams, 1957), участки пологих склонов с проявлениями солифлюкции распознают по ботаническим признакам даже в тех случаях, когда не формируется заметных террас или складок.

Растительность отражает отдельные стадии солифлюкционного процесса. В Шведской Лапландии (Frodin, 1918) изливания и потоки грунтов (Schlamstrom) с наиболее интенсивным движением почвенной массы обычно лишены растительности. «Стекающие» солифлюкции (Gletcherfliesserde), состоящие из ряда параллельных языковидных полос, покрыты лишайниками (*Anthelia*, *Alectoria*, *Sphaerolophus*, *Stereocaulon*), мхами (*Polytrichum*), травами (*Luzula confusa*, *Lycopodium selago*), кустарниками (*Salix herbacea*, *S. polaris*) и другими растениями, способствующими некоторой стабилизации грунтов. Возраст активизации солифлюкционного процесса может быть определен путем анализа нарушений симметричного расположения и подсчета эксцентричных годовичных колец у наклоненных хвойных деревьев и кустарников (*Salix*). Солифлюкционные террасы, где течение грунтов замедленно или приостановлено, не отличаются специфическим составом растений.

Распространены вертикальные движения мерзлотных масс. В условиях северной тайги (Якутия) пятна текучих грунтов лишены растительности. По мере стабилизации грунтов пятна зарастают аркто-альпийским разнотравьем, не образующим дернины, с проективным покрытием 20% (*Tofieldia nutans*, *Pinguicula alpina*, *Gentiana barbata*, *Parnassia palustris*, *Thalictrum alpinum*, *Pedicularis amoena*, *Dryas punctata*). Затем появляются осоки (*Carex algida* *C. sabyensis*), образующие густую дернину, кустарнички (*Salix jumosa*, *Vaccinium uliginosum*), скрепляющие грунты корневыми системами, мхи (*Aulacomnium acuminatum*, *Tomenthypnum nitens*).



Рис. 64. Активные осыпи в субальпийском поясе Большого Кавказа выделяются по отсутствию (1) или разреженности (2) древесной растительности

В результате на устойчивых грунтах создаются условия для поселения коренной лесной растительности.

Курумы (каменные потоки) на склонах также выделяются вытянутыми пятнами с отсутствием сформированного растительного покрова. Различные стадии зарастания курумов свидетельствуют об относительной интенсивности гравитационных процессов и возрасте отдельных форм. Характер распределения растительности в пределах каменного потока также указывает на степень подвижности коллювия. Каменные потоки с возрастающей активностью имеют вогнутую форму склона, и в результате этого в верхней их части растительность более разреженная и примитивная, чем в нижней. Наоборот, склоны, на которых после накопления значительных масс коллювия движение курумов замедляется, характеризуются выпуклой формой и обратными закономер-

ностями расположения растительности. На таком склоне в верхней части, как правило, наблюдают более сформированный растительный покров, чем в нижней.

Активные осыпи распознаются по коническим пятнам нарушенной растительности (рис. 64). На осыпающихся грунтах произрастают лишь виды так называемых осыпных растений (Schroeter, 1926; Магакьян, 1947). К этой биологической группе относятся растения, «ползающие» по щебню и движущиеся вместе с коллювием; стелящиеся по щебню; закладывающие органы вегетативного размножения на значительной глубине и прорастающие сквозь щебень; «якорные» и «плотинные» с мощными глубокими корневыми системами; а также ряд дернинных и подушковидных растений. Примерами «осыпных» видов могут служить: *Colpodium colchicum*, *Draba repens*, *Oxyria digyna*, *Jurinea depressa*, *Alopecurus vaginatus* и др.

Сформированность растительного покрова указывает на относительную устойчивость склонов (Н. А. и Е. А. Буш, 1936; Казарян, 1939). На вулканических породах Кавказа на крупнощебнистых подвижных осыпях встречаются редкие плотнодерновинные злаки (*Festuca varia*, *Alopecurus glacialis*) и некоторые горнолуговые виды, связанные с увлажненным мелкоземом, который защищается от просыхания крупными глыбами. Растительность мелкощебнистых подвижных осыпей состоит из менее влаголюбивых представителей высокогорной флоры, часто с глубоко развитыми корневыми системами. Подвижные осыпи, сложенные псаммитовым коллювием, наиболее иссушены, поэтому на первых стадиях зарастания на них распространены преимущественно агрегации ксероморфных видов (*Erysimum gelidum*, *Chamaemelum oreades*, *Vavilovia aucheri*, *Draba araratica*, *Colpodium fibrosum*). Закрепленные осыпи заняты сформировавшимися луговыми фитоценозами с покрытием свыше 50%.

Элювиально-делювиальные формы

На достаточно мощных толщах элювиально-делювиальных отложений распространены зональные растительные группировки. Коренная растительность зонального типа, отличающаяся наибольшей сформированностью и значительным возрастом фитоценозов, во многих случаях служит индикатором наиболее мощных толщ элювиально-делювиальных отложений. Изменения растительности плакоров отражают различия в почвах, увлажнении, составе и мощности покровных отложений.

На одном из участков сухой степи Северного Казахстана на палеозойских метаморфизованных глинистых песчаниках ассоциация *Spiraea hypericifolia* — *Artemisia marschalliana* †

Seseli eriocarpum распространена при мощности элювия 0--10 (30) см, *Artemisia marschalliana* — *Festuca sulcata* + *Helictotrichon desertorum* — при мощности 10—30 (50) см, *Stipa rubens* + *Festuca sulcata* — *Artemisia sublessingiana* — 30—80 см, зональная группировка *Festuca sulcata* + *Stipa rubens* — при глубине элювия 80—150 см, *Stipa rubens* — *Peucedanum morisonii* — при мощности свыше 150 см.

В Западной Туркмении на глинистых песчаниках и мергелях на делювии мощностью менее 50 см произрастают *Nanophyton erinaceum*, *Anabasis brachiata*, при глубине его 50—100—150 см распространены асс. *Salsola arbuscula*, *S. rigida*, *Artemisia kemrudica*, а при глубине свыше 150—200 см — чистые полыньники с примесью эфемероидов.

Таким образом, смены растительных группировок отражают наиболее четко изменения глубины элювиально-делювиальных отложений до 3 м, однако ряд индикаторов, особенно косвенных, служит показателем свойств покровных отложений до 7—10 м.

Карстово-суффозионные формы

Современные карстово-суффозионные формы рельефа создают неустойчивость и пестроту растительного покрова и выделяются среди лесных площадей большим количеством дисперсно разбросанных округлых безлесных или с разреженной лесной растительностью участков. Карстовые формы наиболее широко распространены на известняковых породах в областях с теплым умеренно-засушливым климатом.

Элементарные формы карстового рельефа — карровые поля обычно лишены не только древесной, но и травянистой и кустарниковой растительности (Крубер, 1915). При этом участки угасания каррообразования на мергелистых известняках отмечаются наличием рытвин, заросших густой травянистой растительностью. В полностью заросших карровых полях среди деревьев возвышаются только «карровые камни».

Ландшафты с активным карстом характеризуются наличием равномерно разбросанных воронок с крутыми (45° и круче) осыпающимися склонами. Склоны активно развивающихся воронок безлесны, лишь в нижней части они заняты травяно-кустарниковой растительностью. В большинстве случаев эти формы юного карста выделяются почти голыми пятнами среди густой и сформированной растительности первичной поверхности.

В стадии умеренного карста воронки имеют пологие и закрепленные склоны. Их дно заполнено иловато-глинистым материалом, задерживающим воды поверхностного стока. Здесь обычна древесная растительность с ксерофитными

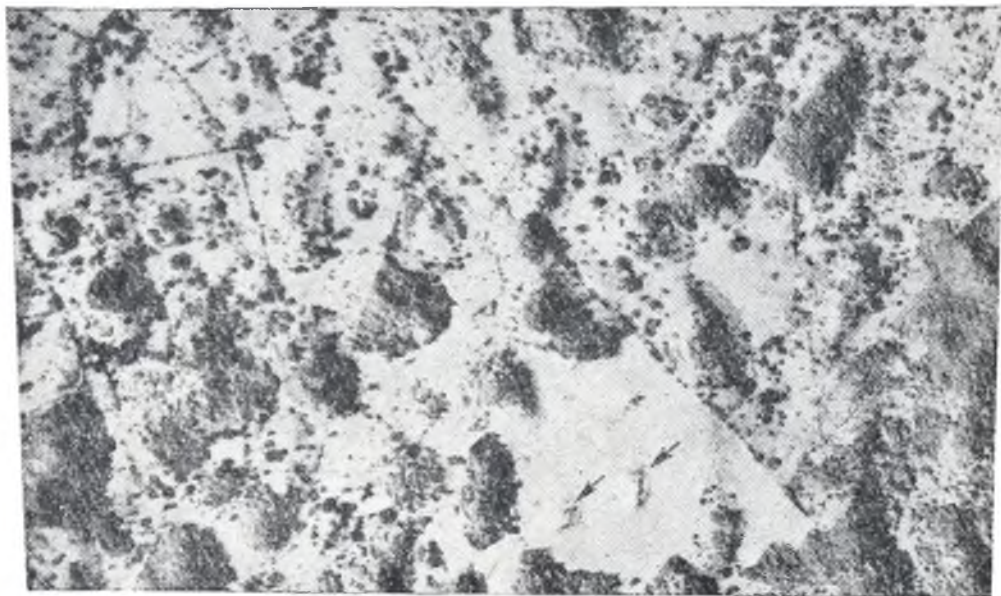


Рис. 65. Зрелый карст на о. Ямайке; склоны карстовых воронок заняты лесом и кустарником, молодые воронки (указаны стрелками) отличаются отсутствием растительности на склонах (по Сорнбери, 1954)

дне котловин воды застаиваются слишком долго, почвы переувлажняются и создаются условия, неблагоприятные для произрастания древесной растительности. Склоны полей, напротив, порастают лиственным лесом.

В гумидных условиях образуются формы карста, быстро дряхлеющего и слабее выраженного в растительности. Встречающиеся формы юного карста (западный склон Среднего Урала) выделяются по отсутствию древесной растительности в воронках. К формам зрелого карста приурочены округлой формы озера, болота, заболоченные леса.

Древние карстовые воронки, заполненные позднейшими отложениями и сивелированные, находят отражение в растительном покрове в виде изометрической пятнистости. В аридных районах, в степях Центрального Каратау на палеозойских известняках и доломитах встречаются погребенные воронки мезозойского карста, заполненные меловыми и чет-

вертичными глинами (Парфентьева, 1959). Индикаторами воронок служат округлые пятна полынных группировок (из *Artemisia juncea* и *A. karatavica*), которые выделяются среди окружающей кустарниково-степной растительности (*Spiraea hypericifolia*, *Atraphaxis frutescens*, *Stipa karataviensis*, *Coussinia karatavica*).

В гумидных условиях древние формы закрытого карста заболачиваются. Они распознаются по округлым пятнам более гигрофитной и олиготрофной растительности (Баранов, Оспопрививателев, 1938; Гребенщикова, 1938; Тюремнов, Видмантес, Парнайтис, 1959 и др.). Среди лугов Латвии к заполненным торфом карстовым воронкам приурочены аномально-олиготрофные болота.

В лесах Владимирской области среди суходольного вересково-зеленомошного сосняка закрытые карстовые воронки заняты сфагновой топью из *Sphagnum recurvum*, *Eriophorum vaginatum* по краю и олиготрофным болотом со *Sphagnum angustifolium*, *Sph. magellanicum*, *Sph. dusenii* с сосной *f. willkommii* — в центре. В результате анализа растительного покрова карстовые воронки были обнаружены также и на болотах. Среди мезотрофного травяного болота с *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa* заторфованная карстовая воронка выделялась в виде округлого пятна олигомезотрофной растительности с *Carex stricta*, *C. rostrata*, *Sphagnum platyphyllum* (Гребенщикова, 1939).

Аналогичны нормальному карсту формы термокарста. В Западной Якутии формы молодого активного термокарста (тампы) представляют воронкообразные понижения, лишенные травяно-кустарничкового напочвенного покрова и заполненные водой. В этих понижениях встречаются торчащие из воды лиственницы и погруженные в воду остатки сухих стволов. Берега термокарстовых озерков зарастают *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*. На растительности прилежащих участков термокарстовый процесс отразился еще слабо: окраины понижений заняты, как и водоразделы, мохово-лишайниковыми лиственничниками. Формы зрелого термокарста (аласы) отличаются более крупными размерами и пологими склонами. Они имеют блюдцевидную форму, лишены древесной растительности, центральные части их заняты гигрофитно-моховой и осоковой растительностью с *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus lapponicus*, *Equisetum palustre*, *Carex driandra*. По дренированным склонам и особенно по бровкам понижения окружены кольцом густой кустарничковой и кустарниковой растительности (*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Betula middendorffii*). Термокарстовые понижения выделяются округлыми пятнами болот-

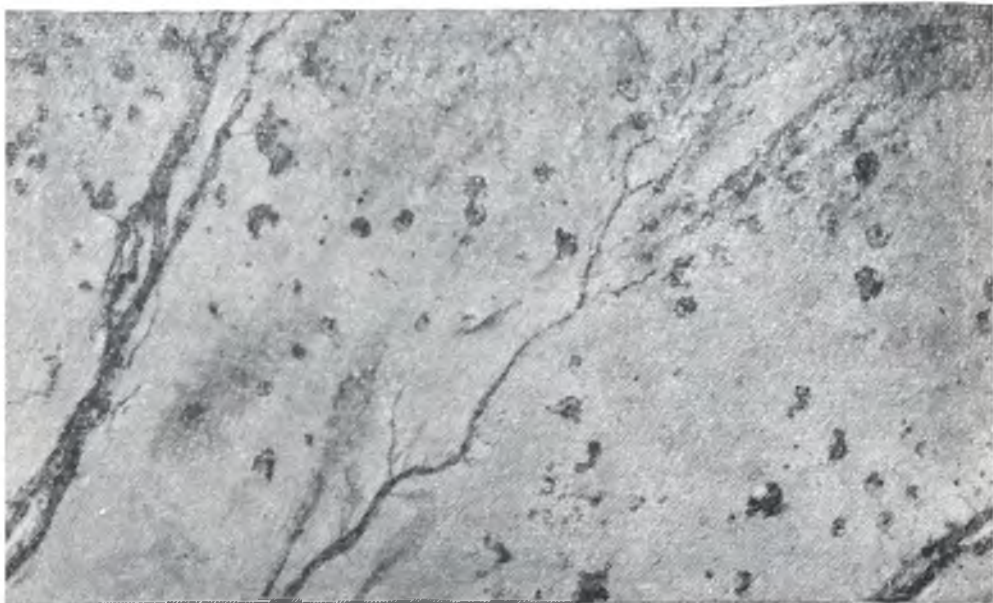


Рис. 66. Суффозионные понижения (ойтаки) на Копетдагской глинистой равнине в начальной стадии развития, к которым приурочены пятна гидрогалофитной растительности (*Aeluropus litoralis*, *Halocharis hispida*, *Suaeda microphylla*)

rum orientale и др. Понижения окружены кольцом галофитной растительности с *Salsola dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Halocharis hispida*. Эти лугово-солончаковые поясные сочетания растительности резко выделяются среди разреженных полынно-солянковых группировок и лишенных растительности такыров глинистых равнин.

В ландшафтах Куня-Дарьинской древнеаллювиальной равнины наблюдают три стадии развития суффозионных просадок, отмеченных сменами растительности (Викторов, 1955б). В начальной стадии просадки в рельефе почти не выражены; они проявляются в ландшафте в виде овальных пятен такыровидных солончаковатых почв, окруженных кольцом ажреково-селитрянковой ассоциации. При дальнейшем углублении просадок в их центре располагается тростниковая заросль с гидрогалофильными кустарниками. Наконец, третья стадия —

каньонообразных провалов — лишена специфической растительности. Геоботанические признаки особенно ценны при изучении начальных стадий развития суффозионных процессов, когда соответствующие изменения в грунтах уже отразились в растительности, но еще не получили достаточного отражения в рельефе.

Западины просадочного происхождения, слабо выраженные в рельефе, благодаря мезофитной растительности, приуроченной к ним, резко выделяются дисперсно разбросанными округлыми пятнами среди степных водоразделов. Кроме того, западины различают по размерам, глубине, характеру грунтов и гидрологическому режиму. В степях Северного Казахстана крупные западины характеризуются наличием гигрофитной травяной и кустарниковой растительности. Самые мелкие западины покрыты разнотравно-ковыльными группировками, близкими к зональной.

Эрозионные формы

Различают формы нормальной и ускоренной эрозии. Обычно нормальная эрозия протекает медленно, и между растительностью и рельефом существует подвижное равновесие. Процессы нормальной эрозии находят отражение в динамике растительного покрова. Так, в Приполярном Урале (Сочава, 1930) начальные стадии смыва на склонах, занятых гипновыми лишайничниками и кедрачами, отмечаются образованием каменисто-лишайниковых фрагментов и угнетенностью древостоя. Затем происходит отмирание большей части деревьев и образование нового напочвенного покрова из кустарничков — *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum* и лишайников. В дальнейшем на смытых каменистых россыпях исчезает и эта растительность. Однако нарушение растительности приводит к образованию подвижных осыпей, после сноса которых растительность восстанавливается в обратном порядке.

При нарушенном растительном покрове (после пожара, сильной потравы скотом, рубки леса и т. п.) происходит «ненормальная», «ускоренная» эрозия. С одной стороны, нарушение растительности создает условия для развития эрозии, с другой стороны, эрозионные процессы разрушают естественные группировки и создают условия для поселения специфической «склоновой» растительности.

Состояние растительности служит индикатором устойчивости склонов к размыванию и показателем потенциальной эрозии, которая проявляется в зависимости от крутизны склона, площади водосбора, экспозиции, геологического строения и других местных условий. В результате изменения растительности могут отражать намечающиеся процессы эрозии

почв, когда последние еще не нашли достаточного выражения в рельефе.

В сухой степи, где эрозионные процессы особенно интенсивны, геоботаническими факторами развития эрозии являются уменьшение проективного покрытия, нарушение равномерности и изменение видового состава растительности, закрепляющей почву. На участках со слабым выпасом преобладают плотнокустовые злаки (*Stipa capillata*, *Koeleria gracilis*, *Festuca sulcata*), создающие задерненность почвы до 60—80%, что свидетельствует о стабильном состоянии почв даже на крутых склонах 20—30°. В местах усиленного сбоя плотнокустовые злаки замещаются полукустарничками, главным образом полынями (*Artemisia austriaca*, *A. incana*). При этом высокие дерновинные злаки выпадают почти полностью, задернение падает до 20—40% и тогда почвы не могут противостоять размыву на склонах даже небольшой крутизны (3—5°). На конечных стадиях сбоя в растительном покрове вместе с полынями преобладают пастбищные виды: эбелек (*Ceratocarpus arenarius*), спорыш (*Polygonum aviculare*). На этой стадии даже на пологих склонах (1—3°) происходит интенсивный смыв почв. При этом неравномерная эрозия образует бугристый эрозионный микрорельеф, струйчатую комплексность и латочное размещение растительности (Melton, 1935).

В северных разнотравно-ковыльных степях естественная растительность более устойчива, значительных изменений сомкнутости под влиянием умеренного выпаса не происходит. Это и обуславливает более слабое развитие эрозионных процессов (Семенова-Тяншанская, 1950, 1951). Лишь при очень высокой нагрузке пастбищ разнотравно-злаковые ассоциации замещаются крупнобурьянными сбоями, которые слабо закрепляют почву и не предохраняют ее от размыва (Калашников, 1936).

В лесной зоне на интенсивность эрозии почв влияет выгорание или вырубка древостоя, уничтожение напочвенного покрова и лесной подстилки, особенно на крутых склонах. Средней величиной устойчивости склона под лесом в естественном состоянии считают крутизну около 9°. На очищенных от леса площадях даже с таким малым уклоном, как 1°, возникновение эрозии возможно, особенно на тяжелых грунтах (Киртредж, 1951). На склонах умеренной крутизны пожар увеличивает расход эродированного материала в 10—30 раз (Eaton, 1936). Известны случаи увеличения эрозии после сведения естественной древесно-кустарниковой растительности в 1000 и более раз (по Киртреджу, 1951).

Сжигание лесной подстилки на склонах может привести к увеличению смыва почв в 50—3000 раз (Lowdermilk, 1930).

Однако изменение растительности свидетельствует лишь о потенциальной эрозии, проявление которой зависит от конкретных условий уклона поверхности, состава грунтов, интенсивности осадков.

Эрозионные процессы, в свою очередь, оказывают воздействие на растительность и изменяют условия ее произрастания. Эрозия приводит к смыву почвы, обнажению корневых систем, засыпанию растений землей, вымыванию гумуса и питательных веществ, уменьшению запаса влаги в почве. По этой причине на эродируемых склонах происходит отбор растений, устойчивых к этим факторам (Ткаченко, 1956). Наиболее устойчивы к эрозии корневищные и корнеотпрысковые растения (*Agropyrum repens*, *Bromus inermis*, *Cirsium arvense*, *Medicago falcata*, *Alchimilla vulgaris*). Средней эрозионной устойчивостью обладают стержнекорневые растения (*Trifolium pratense*, *Antennaria dioica*, *Matricaria inodora*.) Умеренноустойчивы плотнодерновинные злаки (*Festuca ovina*, *Molinia coerulea*, *Agrostis canina*). Слабую устойчивость к смыву имеют рыхлокустовые кистеконовые злаки (*Briza media*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa annua*).

Однако отбор растений на склонах обусловлен не только их эрозионной устойчивостью, но и влиянием сбоя. В результате совместного воздействия этих факторов на эрозионных склонах поселяются пастбищные растения, полевые сорняки, пионеры зарастания: *Petasites spurius*, *Arctium tomentosum*, *Tussilago farfara*, *Verbascum phoeniceum*.

Состояние растительности указывает на типы склоновых процессов (Кесь и Семенова-Тяншанская, 1951). На заросших происходит лишь слабое делювиальное перемещение почв. Несомкнутый покров преимущественно из пионеров и ряда корневищных растений, не образующий дернины, приурочен к осыпным склонам. Наличие пятен почти не нарушенных дернин, чередующихся с обнаженными грунтами, характерно для оползневых склонов. Наконец, наиболее активные обвальные склоны почти полностью лишены растительности.

Растительность отражает стадии закрепления склонов оврагов. В сухой степи на первой стадии самозарастания склонов появляются пионеры: *Chenopodium album*, *Atriplex tatarica*, *Lactuca serriola*, *Picris hieracioides*, *Setaria viridis*, развиваются многолетние бурьяны. Затем господство переходит к корневищным злакам (*Agropyrum repens*, *Bromus inermis*). На конечных стадиях поселяется древесно-кустарниковая растительность с *Cytisus ruthenicus*, *Rhamnus cathartica*, *Acer tataricum*, *Ulmus campestris*, которая является индикатором более или менее стабилизировавшихся склонов (Калашников, 1936). Днища оврагов в фазе выноса лишены растительности и постепенно зарастают только в фазе отло-

жения. Обнаженность овражного конуса выноса является косвенным показателем интенсивной эрозии. По наличию пышного развития гигрофитной травянистой и кустарниковой растительности на дне оврага можно судить о том, что глубокий врез оврага приостановлен и дно его приблизилось к уровню грунтовых вод.

Об интенсивности эрозии и аккумуляции свидетельствует также и форма растений. Расстояние от корневой шейки до поверхности почвы указывает на слой почвы, смытый за период жизни растения. При деятельном отложении наноса у *Bromus riparius* повышается ползучесть. У других растений увеличивается число боковых вегетативных побегов.

В результате влияния многочисленных факторов на отдельных стадиях взаимодействия процессов эрозии и закрепления склонов формируются различные сочетания растений-индикаторов интенсивности эрозионных процессов (табл. 28).

Таблица 28

Растительные индикаторы смывости почв в степной зоне
(Орловская обл., по Ткаченко, 1956)

Почвы	Растения-индикаторы
Несмытые или слабо-смытые	<i>Bromus inermis, Campanula glomerata, Silene cucubalus, Polygonum bistorta.</i>
Слабосмытые	Большинство злаков в том числе <i>Stipa stenophylla, S. ioannis, Trifolium pratense, Tragopogon majus.</i>
Среднесмытые	<i>Leucanthemum vulgare, Lotus corniculatus, Medicago falcata, Filipendula hexapetala, Salvia pratensis.</i>
Сильносмытые	<i>Festuca ovina, F. sulcata, Anthemis arvensis, Antennaria dioica, Helichrysum arenarium, Hieraceum virillosum, Leucanthemum segetum, L. vulgare.</i>
Почти полностью смытые	<i>Agrostis canina, Hieraceum villosum, Leucanthemum segetum, Tussilago farfara, Verbascum phoeniceum.</i>
Намытые	<i>Alopecurus pratensis, Digraphis arundinacea, Angelica silvestris, Vicia cracca, Aethusa cynapium, Geranium pratense, Rhinanthus major.</i>

Проллювиальные формы рельефа в предгорьях выделяются коническими или руслообразно вытянутыми пятнами нарушенной растительности. Анализ растительности используется для определения активности проллювиальных конусов выноса, относительной последовательности их генераций и возраста. В лесной зоне на современных конусах выноса древесная и кустарниковая растительность отсутствует.

Более старым генерациям конусов выноса соответствуют стадии зарастания пролювия древесной растительностью. По годичным кольцам самых старых деревьев на каждой из генераций удается датировать годы окончания проллювиальной активности конусов и начала их зарастания древесной растительностью.

В Северной Калифорнии по характеру растительности было выделено четыре генерации конусов выноса (Dickson, Crocker, 1957). На самых молодых конусах наблюдали лишь разреженный подрост *Pinus ponderosa* и *Purshia tridentata*. К более старым (шестидесятилетним) конусам приурочены густые древостои *Pinus ponderosa*, а к еще более старым (двухсотпятилетним) — дубово-кедровые с густым травяным покровом и подлеском. Наиболее древние из датированных конусов покрыты пихтовым лесом, близким к коренному типу. Возраст этих генераций был определен по годичным кольцам соответственно: 27, 60, 205 и 566 лет.

По характеру растительности различают отдельные фации пролювия разного механического состава. В предгорьях Колет-Дага на верхней (псаммитовой) зоне пролювия распространены скелетные загипсованные почвы с полукустарниковыми группировками *Ephedra intermedia*, *Zygophyllum atriplicoides*, *Salsola gemmascens*, в средней (алевритовой) зоне, на сероземах — группировки *Artemisia kemrudica* — *Carex physodes*, в нижней (пелитовой) зоне, на такыровидных почвах — ассоциации *Salsola turcomanica*, *Halimocnemis karelinii* и др.

Аллювиальные формы

Особенно большое значение имеет использование растительности в качестве индикатора форм рельефа в ландшафтах речных долин (Шенников, 1919, 1938; Вильямс, 1949). Аллювиальные отложения характеризуются специфическим веерообразным или дугообразным распределением растительности (рис. 67).

Условия существования растительности в пойме определяются напряженностью аллювиального процесса. Эта напряженность (аллювиальность) выражается количеством ежегодного наноса аллювия и его гранулометрическим составом (Раменский, 1938). При отложении аллювия около 1 мм в год

распространены суходольные растения с примесью видов, встречающихся в поймах: *Calamagrostis neglecta*, *Artemisia scoraria*, *Carex canescens*, *C. vesicaria*. При отложении



Рис. 67. Распределение растительности в пойме; к гривам с более легкими, дренированными почвами приурочены травяные березняки, к ложбинам с более тяжелыми и влажными почвами — сырые осоково-злаковые луга

2—5 мм в год уже заметен отбор злаков аллювиальной группы и подавление неаллювиальных видов. На участках поймы со значительным отложением 0,5—2 см в год созда-

ются условия для внедрения злаков аллювиальной группы. При интенсивном отложении аллювия 2—4 см в год господствуют аллювиальные длинно-ползучекорневищные: *Bromus inermis*, *Beckmannia eruciformis*, *Digraphis arundinacea* и рыхлокустовые злаки: *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*. Эти виды служат переменными индикаторами аллювиальности, так как распространены не только в поймах с интенсивным отложением наилка, но и на подходящих для них почвах в неаллювиальных местообитаниях. При избыточном отложении аллювия 5—10 см в год происходит изреживание корневищных злаков, которые уступают место сорнякам и пионерам зарастания аллювия: *Xanthium strumarium*, *Polygonum nodosum*, *Petasites tomentosus*. При катастрофическом отложении аллювия свыше 10 см в год аборигенная растительность исчезает, остаются только изреженные заросли сорняков; большая часть наносов лишена растительного покрова.

Интенсивность аллювиального процесса тесно связана с гранулометрическим составом аллювия на поймах рек центра Европейской части СССР. Мощнонаносные (по Еленевскому, 1936) растения, как *Calamagrostis pseudophragmites* С. *epigeios*, *Bromus inermis*, *Digraphis arundinacea*, *Agropyrum repens*, приурочены к прирусловым крупнозернистым фациям песков и супесей. Большинство луговых растений центральной поймы служат индикаторами умеренной наносности и характерны для среднезернистого пойменного аллювия. Слабонаносные растения распространены в пределах суглинистой и глинистой притеррасной поймы и на возвышенных участках центральной — это большая часть крупных осок (*Carex vesicaria*, *C. caespitosa*, *C. aquatilis*) и многие растения суходольных лугов: *Festuca orientalis*, *Agrostis tenuifolia*, *Poa pratensis* и др.

Вторым важным экологическим фактором является длительность затопления поймы речными водами. К определенным уровням заливания поймы приурочена растительность, которая выносит различные сроки затопления водами паводка. Уровенные вариации выделяют в пределах каждой из трех основных фаций поймы (Шенников, 1919, 1938; Бронзов, 1927; Корчагин, 1932 и др.). Одни длительнопоемные растения распространены на низких уровнях прирусловых фаций (*Bromus inermis*, *Agropyrum repens*, *Beckmannia eruciformis*, *Digraphis arundinacea*), другие — на пойменных, третьи — на старичных (*Carex aquatilis*, *C. vesicaria*, *C. caespitosa*, *Glyceria aquatica* и др.). Выделяют также среднепоемные растения, указывающие на умеренные сроки заливания различных фаций поймы. Короткопоемные растения приурочены к верхним уровням как на прирусловых участках (*Calamagrostis pseudo-*

phragmites), так и на пойменных и притеррасных (*Carex schmidtii*, *C. nigra*, *Agrostis vulgaris*, *Koeleria delavignei*, *Festuca ovina*).

В пустыне, помимо аллювиальности и длительности затопления, экологические условия поймы определяют: механический состав, солевой режим почв и глубина грунтовых вод (Ковда, 1946; Коровин, 1934). В долинах рек засушливых зон эволюция аллювия и растительности представляет следующую серию: свежееотложенный аллювий с тугайной растительностью → солончаки с гидрогалофитной и эвгалофитной растительностью → такыровидные почвы с гемиксерофитной, галоксерофитной и эвксерофитной растительностью → сероземовидные почвы с эвксерофитной растительностью.

Строение долины и характер аллювия изменяются в зависимости от геологических условий. На широтном участке р. Ишим с хорошо развитой аккумулятивной поймой господствуют пойменные фации, на низких уровнях которой преобладают осочники, осоково-пырейные ассоциации, на средних — ксерофитнолуговые из пырея, типчака и ксеромезофильного разнотравья, на высоких — разнотравно-ковыльные, близкие к зональному типу растительности. В пойме р. Ишим на меридиональном эрозионном участке долины преобладают русловые фации. Участки низкого уровня большей частью лишены растительности, на средних уровнях появляются заросли наиболее устойчивых кустарников ивы и тополя и лишь на высоких уровнях развиты ивняки с примесью шиповника с разреженным травяным покровом.

Растительность на аллювии изменяется в различных климатических зонах. Старичные фации в зоне степей и полупустынь засолены и заняты лугово-и болотно-солончаковой растительностью. Вдоль границы современной поймы в низовьях рек Урала и Волги наряду с луговыми и болотными распространены ассоциации засоленных местообитаний (*Limonium gmelinii*, *Puccinellia distans*, *Juncus gerardii*, *Aeluropus litoralis*).

В лесной зоне аналогичные участки поймы сопровождаются лугово-болотной растительностью (см. выше). Наконец, в зоне тундры притеррасные участки заняты сильно заболоченными торфянистыми почвами с ивняками и осочниками (Андреев, 1932).

По характеру растительности могут быть выделены отдельные элементы рельефа в сухих долинах, в которых аллювиальный режим прекратился в недавнем прошлом. В таких случаях использование растительных индикаторов особенно важно, так как выражение отдельных геоморфологических элементов в рельефе искажено современными эоловыми и делювиальными процессами (Виноградов, 1960).

В пойме Узбоя, например, крупнозернистые гравиковые фации покрыты выщелаченными почвами с полынно-кустарниковой растительностью (*Artemisia herba alba*, *Ephedra strobilacea*, *Haloxylon persicum*). Пылевато-песчаные пойменные фации заняты мокрыми и пухлыми солончаками с редкими экземплярами галофитов (*Halocnemum strobilaceum*, *Limonium suffruticosum*). Старичные фации отличаются такыровидными солончаковатыми почвами с *Salsola arbuscula*, *S. lanata*, *Reaumuria fruticosa*. Надпойменная терраса характеризуется более густой и сформированной растительностью. По полосам влаголюбивой растительности во многих случаях можно проследить границы террас и генераций аллювия, вдоль которых происходит выклинивание грунтовых вод (см. рис. 43).

Морские и озерные формы

В растительности находят отражение береговые эрозионные и аккумулятивные формы. Многие береговые уступы террас прослеживаются полосами влаголюбивой растительности, приуроченной к выходам грунтовых вод (рис. 68).



растительность, связанная с конденсационной влагой в галечниковых и крупнопесчаных грунтах (рис. 69). В лесной зоне такие прибрежные фации иногда прослеживаются полосами сухого соснового леса среди влажных ельников, заболоченных сосняков, березняков и ольшатников. В результате береговые валы отражаются в характере растительности даже в тех случаях, когда они слабо или совсем не выражены в рельефе.



Рис. 69. Песчано-ракушниковый береговой вал на о-ве Тюленьем, прослеженный полосой пятистой растительности из эфедры и кияка (по Петрову К. М.)

В качестве индикатора распространения древних береговых линий иногда могут быть использованы реликты прибрежной морской растительности (Вульф, 1933).

Донные отложения пресных озер представлены фациями глин, илов, торфов, а в минерализованных озерах — также и солей. В гумидных зонах на таких отложениях широко распространены болота и заболоченные леса. На озерных отложениях в аридных зонах развита галофитная растительность.

Древние и современные фации морских отложений как на суше, так и под водой могут быть разделены по характеру растительного покрова. В Прикаспии фации илов хвалынской морской террасы покрыты суглинистыми и супесчаными почвами с ассоциацией *Artemisia lercheana* + *Anabasis aphylla* (Викторов, 1955а). Фации песков заняты ассоциацией *Artemisia terrae albae* + *Agropyrum sibiricum*. Небольшие

фациальные вариации отражаются в растительности изменением состава субдоминантов. Так субфации среднезернистых песков отличаются повышенным обилием *Eurotia ceratoides*, а иловатых песков — *Stipa capillata*.

Стадии сукцессии растительности на побережьях свидетельствуют об относительном возрасте осушения дна водоема. На побережье Каспийского моря к западу от р. Урал к современным мелководьям приурочены заросли тростника. В полосе, осушенной в последние несколько лет, но заливаемой при нагоне воды во время сильных ветров, вместе с разреженными зарослями тростника распространены однолетние солянки — *Salicornia herbacea*, *Suaeda confusa*, *Sal-sola crassa*.

На более старых участках приморской полосы, с которых море ушло 30—40 лет назад, расположены солончаки с однолетними и многолетними галофитами: *Atriplex tatarica*, *Petrosimonia brachiata*, *Artemisia monogyna*, где тростник сохранился лишь в лиманах. От этой полосы до отметки 21—22 м ниже уровня моря, с которой началось падение уровня Каспия в начале XIX века, расположены бугристые солончаки с галофитами *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium caspicum*, луговые солончаки с *Aeluropus litoralis*, *Puccinellia dolicholepis* и пески с *Elymus giganteus*. Выше этого уровня расположена древнедельтовая равнина, покрытая бурыми почвами с сформировавшейся растительностью из *Anabasis aphylla* и *Artemisia lercheana*, являющейся зональной для северных пустынь.

При изучении подводных отложений растительность также используют в качестве индикатора отдельных фаций. На дне Каспийского и Черного морей мели, подводные косы и валы, сложенные ракушечно-песчаными отложениями, выделяют по отсутствию на них макрофитной подводной растительности (Петров, 1960). Песчано-илистые отложения нередко зарастают, но особенно густые заросли (*Zostera*, *Chara* и др.) наблюдают на чистом иле. В прибрежных частях озер растительность также отражает состав отложений: *Phragmites communis* приурочен преимущественно к песчаным грунтам, *Schoenoplectus lacustris* — к глинистому дну.

Ледниковые формы

Отдельные ледниковые формы создают различные экологические условия в зависимости от их рельефа и литологического состава. На основной морене, сложенной валунными суглинками и глинами, в условиях Северо-Запада СССР распространены ельники серии *Polytrichosa*, *Hylocomiosa*, *Cari-cosa* с большим количеством травяных болот. Понижения

с ленточными глинами озерно-ледниковых отложений покрыты осоковыми болотами с ивой и сильно заторфованы. На флювиогляциальных отложениях коренной ассоциацией являются ельники-черничники.

К конечным моренам, моренным холмам, друмлинам, озам, камам, зандровым дельтам в подзоне средней тайги приурочены средне- и низкобонитетные сосняки с напочвенным покровом из лишайников, вереска и брусники (рис. 70). Наиболее благоприятные почвенные условия создаются на песчаных, большей частью хорошо сортированных отложениях камов, высоких зандров, периферических фаций озерно-ледниковых отложений. На них обычно произрастают высокобонитетные сосняки и смешанные сосново-еловые насаждения серий *Vacciniosa*, *Myrtillosa*, *Airosa*. На вершинах камов и крутых склонах встречаются сосняки серии *Calluposa*, а в межкамовых понижениях — *Sphagnosa* и *Polytrichosa* (Панкратов, 1958).

Производные ассоциации также связаны с различными формами ледникового рельефа. Так, на камах после вырубki возобновляются смешанные брусничные и костянично-вейниковые сосново-березовые насаждения, которые впоследствии сменяются чистыми сосняками. На основной морене производные зеленомошные и долгомошные низкобонитетные сосняки отличаются наличием густого подростa ели.

В зависимости от климатических условий изменяется растительность на отдельных формах ледникового рельефа. Так, на севере лесной зоны к конечно-моренным грядам, озам приурочены пустоши, низкобонитетные сосняки с лишайниковым и психрофильнотравяным напочвенным покровом. В средней части лесной зоны на таких формах рельефа распространены высокобонитетные сосняки брусничные. На юге лесной зоны распространены сосняки травяные с липой.

Для изучения истории четвертичного оледенения большое значение имеет фитогенетический анализ растительности ледниковых областей. Флористические данные свидетельствуют о синхронности оледенений южных горных стран и северных равнин. Только синхронность оледенений объясняет проникновение из Сибири на Кавказ целого ряда субальпийских элементов. Реликты межледниковой флоры в Северной Сибири, Скандинавии и Канаде указывают на отсутствие там сплошного оледенения и отмечают места расположения нунатаков (Городков, 1946; Dahl, 1955).

Анализ динамики и распространения растительности на участках, прилежащих к современным ледникам, позволяет определить тенденцию развития ледников в настоящее время и историю их жизни в течение последних столетий. Различные стадии развития растительности служат показателями



Рис. 70. Ледниковый ландшафт:

1 — сосняки-брусничники и черничники на песчаных камовых грядках, 2 — сосняки сфагновые, 3 — ельники-долгомошники на глинистых озерно-ледниковых отложениях, 4 — сфагновики на глубоких торфяниках в понижениях

отдельных этапов отступления ледника. Возраст старейших деревьев, произрастающих на различных генерациях морены, указывает минимальный срок, который прошел со времени освобождения территории ото льда. К этому сроку нужно еще прибавить время между очищением поверхности и прорастанием деревьев, которое приблизительно совпадает с длительностью пионерной стадии, т. е. около 10 лет. Наиболее точные даты отступления ледника дают подсчеты годовичных колец стволов порослевого происхождения из пней, погребенных льдом.

На периферии ледников юго-западной Аляски (Cooper, 1931; Lawrence, 1950; Crocker, Dickson, 1957) недавно освободившиеся ото льда участки морены порастают травянистыми пионерами: *Epilobium latifolium*, *Equisetum variegatum*, *Dryas drummondii*. На участках, освободившихся 10—13 лет тому назад, формируются кустарниковые группировки из *Alnus tenuifolia* и *Salix* dif. sp. Участки, с которых ледник стоял лет за 50—60 до образования самых молодых морен, заняты лесами из *Populus trichocarpa* и *Picea sitchensis*. Индикатором предшествующей стадии отступления ледника, происходившей 100—120 лет тому назад, служат спелые моховые ельники. Наконец, территории, не покрывавшиеся ледником в течение последних столетий, заняты наиболее старыми лесами из *Tsuga heterophylla* и *Tsuga martensiana*.

При росте ледники так глубоко вторгаются в сформированные растительные группировки бореального и даже тропического типа, что лесная растительность непосредственно контактирует со льдами. Происходит выпадение тундрового и бореального пояса у ледниковых окончаний. В Новой Зеландии растущие ледники заходят в тропические леса из папоротников, в южной Аляске — в хвойные леса и т. п. Эта резкая граница леса, «подрезанного» льдом (forest trimline), и после отступления ледника в течение ряда столетий свидетельствует об одной из стадий его роста.

Во время трансгрессии ледники придавливают деревья, растущие вдоль фронта, оставляя их при отступании в наклонном положении и с морозными шрамами. Подсчет годовичных колец по поперечному спилу пограничных деревьев до концентрических слоев у наклоненных стволов и до ледниковых шрамов у поврежденных позволяет датировать отдельные стадии наступания ледника в течение последних столетий.

Эоловые формы

Растительность определяет степень стабилизации песков (рис. 71). В пустынях эоловые формы песчаного рельефа с густым травяным покровом можно считать почти полностью



Рис. 71. Различные стадии закрепления песков растительностью:

1 — обрваненные подвижные пески лишены растительного покрова, 2 — слабозакрепленные пески, занятые несомкнутой кустарниковой и полукустарничковой растительностью, 3 — полужакрепленные пески характеризуются среднесомкнутой травяной и кустарниковой растительностью, 4 — закрепленные пески покрыты густой травяной растительностью

закрепленными и законсервированными. В заросших песках перемещение мелких частиц возможно лишь в небольших масштабах, при очень сильных ветрах и в сухое время года. Эоловые формы с разреженным и неравномерным напочвенным покровом, в составе которого преобладают полукустарнички, полузакреплены, так как в них перемещение песка происходит уже в значительных размерах. Эоловые формы рельефа с растительностью без сомкнутого травяно-кустарничкового яруса слабо закреплены, даже если псаммофитные кустарники представлены и в значительном количестве. Последние, хотя и несколько уменьшают силу ветра в приземном слое, слабо защищают поверхность почвы от дефляции. Наконец, формы эолового рельефа песков с единичными экземплярами пионеров-псаммофитов большей частью не закреплены и подвижны. На них, так же как и на лишенных растительности песках, перемещение материала находится в кубической зависимости от величины частиц и силы ветра.

Наиболее устойчивы к подвижности субстрата растения группы псаммофитов. Псаммофитные кустарники имеют древовидную или шаровидную обтекаемую и ажурную форму кроны. Их корневые системы чрезвычайно разветвлены, способность к регенерации у трав повышена (*Calligonum caput medusae*, *C. arborescens*, *C. setosum*, *Ammodendron conollyi*, *Haloxylon persicum*, *Salsola richteri*, *Ephedra strobilacea*, *S. paletziana*, *Aristida karelinii*, *Smirnowia turkestanica*). Непсаммофитные кустарники имеют нормальную кустовидную или куполовидную крону (виды *Tamarix*, *Nitraria schoberi*, *Halocnemum strobilaceum*); форма их кроны устроена так, что стимулирует песконакопление. Таким образом, отдельные растения в силу их различных приспособительных свойств оказываются связанными с различной интенсивностью эоловых процессов.

Помимо подвижности, растительность указывает и на ряд других свойств песчаных грунтов. В одном из ландшафтов Южной Австралии (Coaldracke, 1954) группы кустарников (типа Mallee — Brombush) и деревца — *Eucalyptus incrassata* и *Melaleuca uncinata* — указывают на малую мощность песков и благоприятные условия увлажнения. Ксерофитно-кустарниковая растительность (типа Mallee — Heath) служит индикатором более глубоких и сухих песков. Наконец, эвкалиптовое редколесье (Standet Mallee) из *Eucalyptus santalifolia* указывает на значительную мощность песков и увлажненность их глубоких горизонтов.

В Западной Туркмении наличие в понижениях песчаного рельефа кустарниковой и травянистой гемиксерофитной растительности характерно для мощных и увлажненных песков. Среди маломощных эоловых песков подобные группировки,

как правило, не встречаются, а понижения в них заняты ксерофитной растительностью. В Бузулукском бору (Сукачев, 1931) на глубоких среднезернистых песках распространены сосняки лишайниковые, в то время как к маломощным пескам на близкозалегающих мергелях приурочены мшистые и травяные дубово-липовые сосняки.

С зарастанием песков связана эволюция форм песчаного рельефа (Дубянский, 1928; Петров, 1946). При зарастании происходит трансформация подвижной поперечной дюны в продольные закрепленные формы (Мартонн, 1945). В южных пустынях лишенные растительности пески имеют барханный рельеф, ориентированный поперек господствующих активных ветров. Полузакрепленные пески характеризуются иным рельефом: грядовым, ориентированным вдоль ветров, грядо-во-бугристым — поперек господствующих ветров, ячеистым — при взаимно перпендикулярных направлениях ветров. Наконец, закрепленные пески имеют выровненный волнистый рельеф.

Известны, однако, примеры фиксированных форм подвижного песка дюн и барханов, заросших без изменения эолового рельефа. Фиксированные барханы известны в зоне опустыненных степей в штате Небраска (Lobeck, 1939) или на Черных Землях Прикаспия (Виноградов, 1959). В таких случаях только состояние растительности свидетельствует о стабилизации эоловых форм.

Вулканические формы

Эффузии кислых лав (дациты, липариты и трахиты) в субаридных условиях покрыты густой лесной, часто хвойной или фриганоидной растительностью, выделяющейся на фоне безлесных основных пород, занятых формациями ксерофильных трав и кустарничков (рис. 72). В гумидных условиях на кислых породах развиты «висячие» болота и заболоченные леса.

Основные лавы (базальты и траппы) в субаридных районах представлены широкими «полями и потоками» ксероморфной травяно-кустарничковой растительности, которая отличается от разнообразных древесно-кустарниковых фитоценозов нейтральных пород (рис. 73). В гумидных условиях основные лавы с повышенной производительностью почв покрыты богатой луговой растительностью. В растительном покрове отражаются некоторые поствулканические образования (туфы, пеплы, пески). В аридных условиях растительность на вулканических песках отличается ксерофильностью, в гумидных — психрофильностью.

В вулканических ландшафтах, где деятельность вул прекратилась давно, растительность зависит только от ефа и минералогического состава лав. К основным анде базальтовым лавам Армянского нагорья (Тахтаджан, Магакьян, 1947) приурочены карбонатные бурые почвы лынники из *Artemisia fragrans* (*A. erivanica*) с при

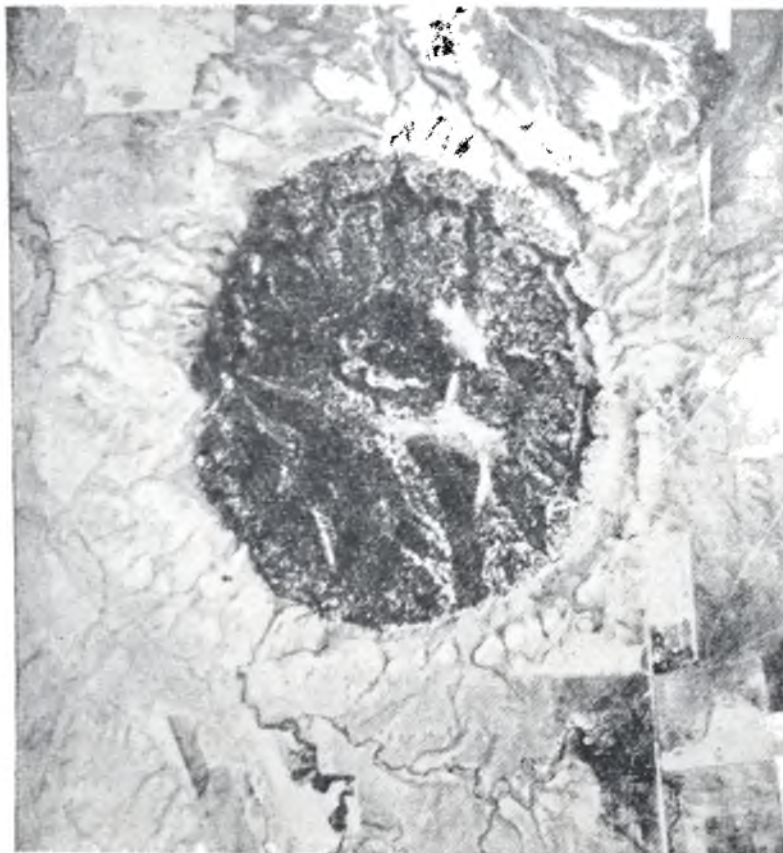


Рис. 72. Лакколит Грин Санданс (Вайоминг), выделяющийся массивом хвойных лесов среди травяно-кустарничковой растительности на окружающих осадочных породах (по Сорнбери, 1954)

полупустынных полукустарничков — *Kochia prostrata*, *Lycium seguiariana*, *Noaea mucronata*, *Pyrethrum chilliop* нагорных ксерофитов — *Astragalus stevenianus*, *Acanth armenum*, травянистых эфемероидов — *Poa bulbosa*, *stenophylloides*, *Allium pseudoflavum*.

На известковой коре выветривания базальтовых л пространена полукустарничковая пиретровая полупуст *Pyrethrum myriophyllum*, экологически близкая к полы



Рис. 73. Андезитовый лавовый поток близ Соноры (Калифорния), выделяющийся узкой безлесной полосой среди окружающих лесов на осадочных породах; бордюры густого леса расположены вдоль границ лавового потока (по Левингу, 1914)

На кислые лавы и интрузивные породы указывают луговые степи из *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Bromus variegatus*, *Koeleria caucasica*, *Carex humilis* с мезофильным разнотравьем — *Trifolium ambiguum*, *Myosotis alpestris*. В расщелинах скал встречается древесно-кустарниковая растительность — *Quercus iberica*, *Rhamnus sintenisii*, *Berberis vulgaris*, *Prunus spinosa*.

Специфическая растительность характеризует поствулканические отложения. На мощном элювии пористых вулканических туфов на целинных участках сохранились ковыльные степи со *Stipa stenophylla*, *S. pontica* с мелкодерновинными злаками — *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis* — и типично степным разнотравьем — *Euphorbia seguieriana*, *Potentilla recta*, *Peucedanum ruthenicum*, *Filipendula hexapetala*. К рыхлым вулканическим пеплам и развеванным туфам приурочена разреженная ахиллейная полупустыня из *Achillea tenuifolia*. На элювии вулканических песков и пеплов преобладает высокий однолетник *Seidlitzia florida*. На перевеянных вулканических песках встречается *Calligonum polygonoides*.

В гумидных условиях Центральной Сибири основные эффузивы — траппы — создают благоприятные экологические условия для роста леса. Здесь распространены зеленомошные и травяные лиственничники с подлеском из ольхи кустарниковой. Леса имеют более высокий бонитет, чем на окружающих известняках. На кислых породах, наоборот, экологические условия неблагоприятны. В Восточном Саяне, например, граниты и дациты покрыты низкобонитетными заболоченными лиственничниками, сфагновыми, багульниковыми и бадановыми.

В более молодых, но уже затухших вулканических областях, помимо минералогического состава пород, большое значение для формирования растительности имеет стадия выветривания, которой достигла лава со времени излияния. На неизменных андезитах Большого Бассейна (Невада) с неглубокими и сухими почвами распространена полынная травяная и кустарниковая степь (Billings, 1950). По мере выветривания пород на большую глубину и выщелачивания оснований из почв на лавах поселяется древесная растительность (*Pinus monophylla*, *Juniperus uthaensis*) с густым травяным покровом. К выветрелым на большую глубину андезитам с увлажненными выщелаченными, бедными фосфором кислыми почвами приурочены полнодревесные насаждения желтой сосны (*Pinus ponderosa*) с разреженным травяным покровом. Таким образом, в процессе выветривания происходит изменение растительности от поверхностнокорневых форм к глубококорневым, от ксеро- и базифильного к мезофильному, а в ряде случаев — и к ацидофильному.

В современных вулканических ландшафтах распределение растительности наиболее сложно: оно зависит не только от состава пород, стадии их выветривания, но также от воздействия последних извержений (Griggs, 1933; Комаров, 1940; Skottsberg, 1941; Egger, 1959). На лавовых полях через несколько лет (на 3—5 год) после излияния поселяются лишайники, водоросли, мхи. Постоянный покров их формируется более десяти лет (на 15—18 год). Вслед за лишайниками (на 5—6 год) лавы заселяются случайными цветковыми растениями, которые через 20—15 лет становятся многочисленными. Неполностью сформированный покров образуется через несколько десятков лет, причем в аридных несколько медленнее, чем в гумидных. Однако и на лавах, излившихся несколько веков назад, растительность отличается от окружающей. Степень сформированности растительности на лавах служит косвенным индикатором давности излияния.

Стадии зарастания лав последних извержений вулканов Ходутка и Шевелуч описаны В. Л. Комаровым (1940). В течение первых лет на андезито-базальтовых лавах встречаются лишь экземпляры случайных растений: *Sieversia rotundifolia*, *Saussurea tilesii*, *Chamaenerium angustifolium*. Затем лавы покрывает пятнистая несформированная растительность с преобладанием *Parrya Ermanii*, *Saxifraga merckii*, *Oxytropis revoluta*, *Artemisia arctica*, *Trisetum spicatum*. Характерно ромбовидно-сетчатое размещение *Alnus fruticosa*, рассеяющейся вдоль трещин базальтовых лав.

В дальнейшем лавы зарастают каменной березой (*Betula ermanii*). На богатых почвах основных лав развивается густой эвтрофный травяной ярус из *Urtica platyphylla*, *Chamaenerium angustifolium*, *Allium victorialis*, *Aconitum maximum*, *Majanthemum kamtschaticum*, папоротников — *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris linnaeana* и подлесок из *Daphne kamtschatica*, *Alnus fruticosa*. На наиболее старых вулканических отложениях конечными группировками являются различные типы лиственничников.

Индикаторами характера и сроков извержений служат следы их воздействия на окружающую растительность (Griggs, 1919; Egger, 1959). В местах выпадения пепла наблюдают большое количество сухостоя, нарушение форм роста живых деревьев, которые поражают уродливым развитием и болезненным видом. Угнетение и повреждение деревьев во время извержения резко снижает прирост древесины. Путем подсчета последующих годовичных колец уцелевших деревьев на склонах можно достаточно точно датировать периоды оживления вулканической деятельности в недавнем прошлом (юго-западная Аляска, Камчатка).

Органогенные формы

От состава и строения торфяников зависят почвенно-гидрологические условия существования растительности. С другой стороны, растительность является основным фактором формирования торфяных отложений.

Торфяные отложения по ботаническому составу подразделяются на три основных типа: низинный, переходный и верховой (Тюремнов, 1949).

Среди низинных торфов различают три подтипа: лесной, топяно-лесной и топяной. Мощность лесного торфа около 0,5—1 м, зольность 10—18%, растительность: ольха, береза, ель, вахта, осоки, хвощ, тростник. Подтипы по ботаническому составу дифференцируются на группы. Так, подтип лесного торфа включает группу древесно-моховых торфов, в которую входит древесно-сфагновый низинный вид торфа (индикаторы: сосна, береза, *Carex lasiocarpa*, *C. appropinquata*, *Sphagnum warnstorffii*, *Sph. subbicolor*). В топяно-лесном подтипе мощность торфа 0,5—2 м, зольность 5—10%, увеличивается роль ивы и осок. Индикаторами топяных торфов служат осоки (*Carex lasiocarpa*, *C. inflata*, *C. omskiana*), шейхцерия, эвтрофные зеленые мхи (виды *Drepanocladus*, *Meesa*, *Calliergon*), сфагновые (*Sphagnum obtusum*, *Sph. subsecundum*, *Sph. teres*).

Зольность торфов переходного типа уменьшается до 3—5%. Их мощность небольшая. Характеризуются они осоково-сфагновой растительностью, свойственной как низинным, так и верховым торфам.

Верховые торфы отличаются низкой зольностью 1—4% и значительной мощностью (до 10 м и более). Индикаторами их служат сосна, олиготрофные сфагновые мхи (*Sphagnum medium*, *Sph. parvifolium*, *Sph. fuscum*, *Sph. dusenii*), длинные мхи (*Polytrichum commune*), пушица, багульник, кассандра, клюква. Наиболее надежно по растительности выявляется тип и подтип залежи, более сложно — определение вида залежи. При определении вида залежи растительные индикаторы используются в пределах ограниченных болотных микроландшафтов с учетом влияния местоположения и гидрографической обстановки (Боч, 1958).

Состав растительности отражает основные типы минерализации торфяников (Кац, 1941).

Зольность олиготрофной залежи 2,5—3,4%, кислотность ниже 4 рН. Индикаторы залежи: *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex pauciflora*

и сфагновые мхи: *Sphagnum cuspidatum*, *Sch. Dusenii*, *Sph. fuscum*, *Sph. angustifolium*.

Мезотрофная залежь имеет зольность 4—6%, рН 4—5. На ней распространены *Carex lasiocarpa* и сфагновые мхи: *Sphagnum amblyphyllum*, *Sph. apiculatum*. Широкий экологический ареал мезотрофных видов снижает их индикаторную ценность.

Эвтрофная залежь отличается высокой зольностью свыше 5% и рН 4—5. Эвтрофные болотные виды включают крупные кустарники — *Alnus glutinosa*, *Betula humilis*, большое число осок — *Carex caespitosa*, *C. vesicaria*, *C. appropinquata*, а также *Comarum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, виды *Lycopodium*, *Equisetum*, *Heleocharis*, зеленые мхи — *Drepanocladus*, *Meesa*.

По растительному покрову, учитывая комплекс географических факторов и генетический тип болота, можно дать характеристику стратификации торфов и ориентировочно определить глубину залежи. Мощность торфа при прочих равных условиях под олиготрофной растительностью больше, чем под мезотрофной или эвтрофной, которая характерна для начальных стадий развития выпуклого болота. На выпуклых торфяниках под мезотрофными группировками *Sphagnum apiculatum* мощность залежи 0,75—1 м, под *Chamaedaphne calyculata* 2—2,5 м, под заболоченными лесами — до 1—1,5 м и т. д. (Абрамова, 1951, 1954). Под олиготрофной растительностью со *Sphagnum fuscum*, *Sph. magellanicum* мощность торфа повышается до 4,5—5,5 м.

По направлению от центра к краевой части выпуклого болота уменьшается глубина торфяника под одной и той же группировкой. Под олигомезотрофным комплексом травяно-сфагновой топи (*Sphagnum apiculatum*, *Eriophorum vaginatum*) и кустарничково-сфагновых бугров (*Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum strictum*, *Chamaedaphne calyculata*), расположенным в центральной части болота, мощность залежи достигает 2—3 м, а в краевой — уменьшается до 0,75—1 м.

Изменяется мощность залежи и в пределах одного геоботанического контура в зависимости от контактирующих с ним комплексов. Грядово-мочажинный комплекс из *Sphagnum fuscum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Pinus silvestris* f. *willkommii* на грядах и *Sphagnum cuspidatum* — *Scheuchzeria palustris* в мочажинах, окруженный глубокими торфяниками, имеет мощность 7 м, а рядом с неглубокими — около 4—5 м.

По растительности можно ориентировочно судить о степени разложения торфа (Широковская, 1947; Абрамова, 1951). Плохо разложившийся торф встречается под фитоценозами верховых сфагнов — *Sphagnum fuscum*, *Sph. magellanicum*,

Sph. angustifolium. При этом в условиях умеренной влажности верховых торфяников разложение политриховых мхов замедлено, а осок, злаков, гипновых мхов ускорено. Но на обильно увлажненных низинных участках ход разложения пушицы и кочкообразующих осок замедлен. Наиболее быстро разлагаются кустарнички.

Растительность непосредственно отражает влажность верхнего горизонта залежи и косвенно — более глубоких горизонтов (Кац, 1941). Показателями обводненных местообитаний с уровнем грунтовых вод около поверхности служат олиготрофные виды *Sphagnum dusenii*, *Sph. cuspidatum*, *Sph. balticum*, мезотрофные и эвтрофные виды сфагнов: *Sphagnum apiculatum* и цветковых растений — *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*. К влажным местообитаниям с грунтовыми водами постоянно ниже поверхности (около 10—30 см) приурочены группировки с *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*. Индикаторами относительно сухих болотных местообитаний, где грунтовые воды летом опускаются на 20—50 см ниже поверхности, служат олиготрофные мхи (*Sphagnum fuscum*) и полукустарнички (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*).

Комплексность растительности указывает на пестрое строение торфяной залежи до глубины 0,75—3,5 м (Абрамова, 1954). Комплекс *Sphagnum fuscum* + *Sph. cuspidatum* — *Empetrum nigrum* на грядах и *Sphagnum fuscum* + *Sph. balticum* — *Eriophorum vaginatum* в мочажинах свидетельствует о комплексе торфов с чередованием вертикальных толщ грядовых олиготрофных сфагновых и мочажинных пушицевосфагновых олигомезотрофных торфов.

Прибрежная растительность служит индикатором органо-генных отложений по берегам зарастающих озер (Сукачев, 1926). Болотный (тельматический) торф образуется в мелко-водной заливаемой зоне побережья с осоковой растительностью (*Carex gracilis*, *Heleocharis palustris*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Juncus effusus*). Лимнические виды торфа откладываются в формациях полупогруженных растений стадии тростникового болота (*Phragmites communis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Scolochloa festucacea*, *Typha angustifolia*; *Equisetum fluviatile*). Гиттиевые торфа приурочены к прибрежному поясу формаций растений с плавающими листьями (*Nymphaea candida*, *Nuphar luteum*, *Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium*) и погруженных макрофитов (*Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Sparganium natans*). Наконец, чистая гиттия откладывается в глубоководной зоне микрофитов и погруженных макрофитов (*Calliergon giganteum*) и крупных водорослей (*Chara*).

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Т. Г. Материалы к вопросу о связи между растительным покровом верхового болота и некоторыми свойствами верхних слоев его торфяной залежи. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол., вып. 30, 1951.
- Абрамова Т. Г. О связи между растительным покровом болот и строением верхних слоев торфяной залежи. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол., вып. 34, 1954.
- Андреев В. Н. Типы тундр запада Большой Земли. «Тр. Бот. музея АН СССР», вып. 25, 1932.
- Баранов И. В., Осипов И. В., Прививателёв Н. Я. Геоботанические исследования карстовых воронок и торфяников в районе Зеленодольска. «Уч. зап. Казан. Гос. зоовет. ин-та», т. 49, вып. 1, 1938.
- Бастамов С. Л., Изюмов Н. Н. Ороклиматические характеристики юго-востока европейской части СССР. «Тр. Моск. гидромет. ин-та», вып. 1, 1939.
- Боч М. С. К вопросу об использовании растительного покрова как индикатора строения торфяной залежи. «Вестн. ЛГУ», № 3, 1958.
- Бронзов А. Я. Типы лугов по р. Мологе. «Тр. Гос. луг. ин-та», вып. 1, 1927.
- Буш Н. А. и Е. А. Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика, 1936, М. — Л.
- Викторов С. В. Растительность как показатель литологических и гидрохимических условий в пределах распространения отложений хвалынской трансгрессии Каспия. «Бюлл. МОИП» отд. биол., т. 60, вып. 5, 1955а.
- Викторов С. В. Геоботанические признаки карстово-суффозионных процессов в пустыне. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 60, № 5, 1955б.
- Вильямс В. Р. Почвоведение, 1949, М.
- Виноградов Б. В. Вопросы ботанико-географического дешифрирования аэроснимков Северного Казахстана. «Бот. ж.», № 4, 1959.
- Виноградов Б. В. Почвенно-геоботаническая характеристика геоморфологических элементов долины нижнего Узбоя. «Бот. ж.», № 5, 1960.
- Волков И. А., Березкина Л. И. Геоморфологические исследования для крупномасштабного почвенного картирования в Северном Казахстане на основе материалов аэрофотосъемки. В сб. «Мат. к использ. аэромет. при изуч. почв и раст. Сев. Казахст.», 1957.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений, 1933, М.—Л.
- Гвоздецкий Н. А. Карст Приангарья и его влияние на природные комплексы. «Уч. зап. ЛГУ», вып. 170, сер. геогр., 1954.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. Гос. изд-во с.-х. и колх.-коопер. лит-ры, 1931, М. — Л.
- Герасимов И. П. О движении почвенно-грунтовых масс на склонах, «Почвоведение», № 7—8, 1941.
- Городков Б. Н. Четвертичное прошлое растительности арктической Берингии. «Тр. Ин-та географии», вып. 37, 1946.
- Гребенщикова А. А. К вопросу о развитии болот в карстовых воронках Ивановской области. «Сов. бот.», № 1, 1939.
- Дубянский В. А. Песчаная пустыня — Юго-Восточные Каракумы, ее естественные районы, возможности их сельскохозяйственного использования и значение для ирригации. «Тр. по прикл. бот.», т. 19, вып. 4, 1928.
- Забелин И. М., Забелина Т. М. Некоторые сведения об особенностях распределения растительности на склонах различной крутизны. «Вестн. МГУ», сер. естеств., № 12, 1955.
- Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм, 1936, М.
- Казарян Е. С. Материалы к изучению растительности высокогорных осыпей Армении. «Тр. молод. учен. арм. фил. АН СССР», 1939.
- Калашников Л. Н. Основные черты развития растительности, овражных систем на юго-востоке Европейской части СССР. «Природа», № 7, 1936.

- Кац Н. Я. Болота и торфяники, 1941, М.
- Кесь А. С., Семенова-Тяншанская А. М. Формирование склонов овражно-эрозионного рельефа. В сб.: «Пробл. физ. геогр.», т. 17, 1951.
- Киртредж Дж. Влияние леса на климат, почвы и водный режим, 1951, М.
- Ковда В. А. Процессы почвообразования в дельтах и поймах рек континентальных областей СССР. «Пробл. сов. почвоведения», сб. 14, 1946, М. — Л.
- Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки. «Камчатск. сб.», т. 1, 1940, М. — Л.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и южного Казахстана, 1934, Ташкент.
- Корчагин А. А. Поемные луга р. Северной Двины в Черевковском районе и их хозяйственная оценка. «Тр. Бот. музея АН СССР», т. 25, 1932.
- Крубер А. А. Карстовая область Горного Крыма, 1915, М.
- Магакьян А. К. Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. 1947, Ереван.
- Мартонн Э. Физическая география, т. 2, 1945, М.
- Мильков Ф. Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир, 1953, М.
- Мосолов В. П. Рельеф местности и вопросы земледелия, 1949, М.
- Панкратов Ю. А. Некоторые закономерности размещения типов леса в камовом ландшафте Карельского перешейка, Изв. ВУЗ, «Лесн. журнал», № 6, 1958.
- Парфентьева Н. С. Растительность как индикатор древних карстовых воронок Центрального Кара-Тау. «Научн. докл. высш. шк.», биол. наук, № 3, 1959.
- Петров К. М. Изучение подводной растительности для нужд геологического дешифрирования Черноморского побережья Северного Кавказа. «Тр. ЛАЭР», т. 10, 1960.
- Петров М. П. Роль растительности в эволюции рельефа песчаных пустынь. «Изв. Туркм. ФАН СССР», № 4, 1946.
- Полянская О. С. Об инверсии поясов растительности в Хибинских горах. «Сов. бот.», № 4, 1936.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, 1938, М.
- Сапожникова С. А. Микроклимат и местный климат, 1950, Л.
- Семенова-Тяншанская А. М. Растительность и оврагообразование. Тр. юбил. сесс., посв. столетию рожд. В. В. Докучаева, 1949.
- Семенова-Тяншанская А. М. Роль растительности в развитии эрозионных процессов на Приволжской возвышенности. «Тр. БИН», сер. III (Геоботаника), вып. 7, 1951.
- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. «Тр. Бот. Музея АН СССР», т. 22, 1930.
- Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства, 1926, Л.
- Сукачев В. Н. Типы леса Бузулукского бора. «Тр. иссл. по лесн. хоз. и лесн. промышл.», № 13, 1931.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов на юге России. 1894, СПб.
- Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении. «Тр. Бот. Ин-та Арм. ФАН СССР», т. 2, 1941.
- Ткаченко Г. В. Естественный травяной покров и эрозионные процессы. В сб.: «Сельскохозяйств. эрозия и борьба с ней», 1956.
- Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения и их разведка, 1949, М.
- Тюремнов С. Н., Видмантис Ю., Пранайтис В. Торфяники карстовых воронок Литовской ССР и Владимирской области. «Тр. Каунас. политехн. ин-та», т. 13, 1959.
- Шенников А. П. Луга Симбирской губернии, 1919, Симбирск.
- Шенников А. П. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, т. 1, М. — Л., 1938.

- Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов (типы лесов Черондского края), 1931, М. — Л.
- Широкоевская Е. А. Взаимосвязь между растительным покровом и поверхностным слоем торфяной залежи. «Торф. промышл.», № 8, 1947.
- Billings W. D. Vegetation and plant growth as affected by chemically altered rocks in the western Great Basin. «Ecology», v. 31, № 1, 1950.
- Caillaux A., J. Tricart. Le probleme de la classification des faits géomorphologiques. «Ann. de Géographie», t. 65. № 349, 1956.
- Cooper W. S. A third expedition to Glacier bay, Alaska, «Ecology», v. 12, № 1, 1931.
- Coaldrake J. E. The sand dunes of the Ninety — mile Plain S. W. Australia. «Geogr. Rev.», v. 44. № 3, 1954.
- Crampton C. B., M. Macgregor. The plant ecology of Ben Armine. «The Scottish Geogr. Magazine», v. 29, № 4. 1913.
- Crocker R. L., Dickson B. A. Soil development on the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall Glaciers, S. E. Alaska. «Journ. of Ecol.», v. 45, № 1. 1957.
- Dahl E. Biogeographical and geologic indications of unglaciated areas in Scandinavia during the glacial ages. «Bull. Geol. Soc. Am.» v. 66, № 12, 1955.
- Eaton E. C. Flood and erosion control problems and solution. «Trans. Am. Soc. Civil. Eng.», № 101, 1936.
- Eggler W. A. Manner of invasion of volcanic deposits by plants with rather evidence from Paricutan and Gorullo. «Ecol. Monogr.», v. 29. № 3, 1959.
- Ellison I., Coaldrake J. E. Soil mantle movement in relation to forest clearing in southeastern Queensland. «Ecology», v. 35, № 3, 1954.
- Frödin I. Über das Verhältniss zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des Schwedischen Lappland. «Lunds Univ. Årskr.» N. F. Bd. 11, № 24, 1918.
- Hopkins D. M., R. S. Sigafos. Frost action and vegetation pattern on Seward Peninsula Alaska, A study of the geomorphologic significance of vegetation patterns. «U. S. Geol. Survey, Bull.» № 974—C, 1951.
- Griggs R. F. The character of the eruption as indicated by its effect on nearby vegetation. «Ohio Journ. Sci.», v. 19, № 3, 1919.
- Griggs R. E. The colonization of the Katmai ash, a new and inorganic "soil". «Am. Journ. Bot.», v. 20. № 2, 1933.
- Hanson H. C. Vegetation and soil profiles in some solifluction and mound areas in Alaska. «Ecology», v. 31, № 4, 1950.
- Lawrence D. B. Estimating dates of recent glacier advances and recession rates by studying tree growth layers. «Trans. Am. Geoph. Union.», v. 31, № 2, 1950.
- Lobeck A. K. Geomorphology. An introduction to the study of landscapes, 1939, N. J.
- Lowdermilk W. C. Influence of forest litter on run — off percolation and erosion. «J. Forestry.», v. 28 № 1, 1930.
- Melton F. A. Vegetation and soil mounds. «Geogr. Rev.», v. 25, № 3—4, 1935.
- Penck W. Die morphologische Analyse. 1924.
- Raup H. M. Vegetation and cryoplanation. «Ohio Journal Sci.», v. 51, № 3, 1951.
- Schroeter G. Das Pflanzenleben der Alpen. 1926, Zürich.
- Sigafos R. S. Soil instability in tundra vegetation. «Ohio Journ. Sci.», v. 51. № 6, 1951.
- Skottsberg C. Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii. «Goteborgs kungl. Vetens o. Vitterh. Samhall. Handl. Sjätte Följden.», Ser. B, B. I, № 8. 1941.
- v
- Sýkora L. Fytoindikace sesuvných uzemi v CSSR. Praha, 1961.
- Williams P. J. Some investigation into solifluction features in Norway. «Geogr. Journal», v. 123, P. 1, 1957.
- Wilson T. W. Vegetation patterns associated with soil movement on Jan Mayen Island. «Journ. of Ecology», v. 40., № 2, 1952.

Растительность, являясь для многих животных кормовой и жилой стацией, в значительной степени определяет плотность жизни, видовую насыщенность и распределение фауны. На принципе взаимосвязи растений и животных в биоценозе основана возможность использования растительности в качестве индикатора зооценоза (Ratzel, 1901; Klugh, 1923; Hesse, 1924; Кашкаров, 1933).

Наиболее надежными растительными индикаторами зооценозов служат следы непосредственного воздействия животных на растительность (скусывание, обгрызание, стравливание, вытаптывание растений, перерывание почв). Второй группой растительных индикаторов являются изменения растительности, вызванные нарушением животными почвенного покрова (роющая деятельность, уплотнение почв, насыщение нитратами, фосфатами и органическими соединениями).

Косвенными индикаторами местообитаний животных служат растительные группировки, являющиеся потенциальными стациями зооценозов. Этот вид индикаторов основан на взаимосвязи между фито-и зооценозом, которая создалась в процессе их сингенетического развития. С одной стороны, растительность снабжает животных кормами, укрывает их, смягчает воздействие климатических факторов, является жилой стацией многих организмов. С другой — животные способствуют расселению растений, регулируют устойчивое равновесие коренных растительных группировок, препятствуют их одряхлению, создают специфические зоогенные почвенные комплексы, часто сопровождающиеся мелиорацией местообитания. Например, к крупнокустарниковым группировкам песчаных пустынь Каракум приурочен ряд эндемичных видов грызунов (*Paradipus stenodactylus*, *P. turcomanicus*, *Eremodipus* sp. и др.), птиц (саксаульная сойка — *Podoces pauderi*), рептилий (*Crossobanum evermannii*, *Gymnodactylus russovii*, *Agama sanguinolenta*, *Eremias scripata*), генезис которых связан с определенными фитогеографическими условиями (Стальмакова, 1954).

Кроме того, растительность и животные находятся под влиянием одних и тех же климатических факторов, их реакции на климат в некоторой степени адекватны (Merriam, 1918; Hall,

Grinnell, 1919), и те и другие обусловлены климатическими различиями. Таким образом, распределение растительности и животных определяется едиными географическими закономерностями (Воронов, 1959).

Приуроченность фауны к определенным растительным группировкам может изменяться в зависимости от климатических условий. Так, пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilidis*), лесной конек (*Anthus trivialis*), обыкновенная овсянка (*Emberzia citrinella*) в северной части ареала гнездятся преимущественно по зарастающим вырубкам, гарям и опушкам леса, т. е. ведут себя как термофильные виды (Новиков, 1957). На юге ареала они селятся в сомкнутых насаждениях или небольших лужайках среди леса, защищенных от перегрева.

На приуроченность животных к определенным типам растительности влияют зооценотические факторы. Соотношение между растительными группировками и распределением фауны изменяется в годы массового размножения животных. Лемминг норвежский (*Lemmus lemmus*) на Кольском полуострове в годы невысокой численности встречается исключительно в зарослях ивы и карликовой березы в субальпийском поясе. При росте популяции лемминг заселяет ерниковые и моховые группировки в лесной зоне. Наконец, в годы массового размножения лемминг широко расселяется и занимает различные группировки елового леса.

Приуроченность животных к определенным типам растительности зависит также от деятельности человека (отстрел и распугивание дичи). В результате одни виды уходят даже из экологически пригодных стадий в места более тихие и недоступные (например, глухарь), а другие становятся синантропными и приспосабливаются к измененным условиям существования в культурных ландшафтах (сойка — *Garrulus glandularis*, стриж — *Apus apus* и др.)

Отряд копытных

Существует определенная приуроченность стадий копытных к растительным группировкам (Книзе, Леонтьев, 1935; Новиков, 1948, 1953; Формозов, 1959).

В тундре северные олени (*Alces rangifer*) летом держатся густых зарослей северных склонов («сиверов»), а зимой — малоснежных южных склонов лесотундровых чернолесий. При значительной концентрации стад лишайниковый покров выбивается и замещается моховым.

В лесной зоне многочисленны ботанические признаки стадий лося (*Alces alces*). В местах зимнего выпаса лоси объедают подрост сосны, можжевельника, побеги, листья

и даже кору осины, ивы; особенно характерно для кормовых стадий массовое повреждение рябины. Погрызенные растения приобретают низкорослую, уродливую и кустовидную форму. Зимние лосиные стойбища выделяются большим числом поломанных и обглоданных стволов и ветвей. Держится лоси сырых березовых и ольховых лесов (*Alneto-Betuletum herbosphagnosum*) и тростниково-сфагновых сосняков.

Фитоценотическая приуроченность животных меняется в различные сезоны. Летними стадиями изюбря (*Cervus elephus xanthopygus*) являются гари, поросшие *Calamagrostis obtusata*, *Chamaenerium angustifolium*; травяные лиственничные и сосново-лиственничные насаждения с травостоем из *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Veratrum lobelianum*, *Geranium silvaticum*; пихтово-кедрово-еловые насаждения с примесью мелколиственных пород с густым травяным покровом из *Carex nigra*, *C. rhynchophysa*, *Allium victorialis* и подлеском из *Ribes nigrum* (Дягилев, 1934). Осенью показателями кормовых стадий служат травяные лиственничные, сосново-лиственничные насаждения и гари. Зимние стадии изюбря включают насаждения различного состава с примесью и подростом осины, березы и подлеском из рябины, ивы. Весенние стадии изюбрей расположены по южным открытым склонам в кустарниковых осинниках и березняках.

В степной и полупустынной зонах следы воздействия копытных на растительность аналогичны формам чрезмерного выпаса. Так, увеличение поголовья джайранов на полупустынных пастбищах Прикаспийской низменности приводит к уменьшению роли ксерофильных злаков и повышению обилия полу-

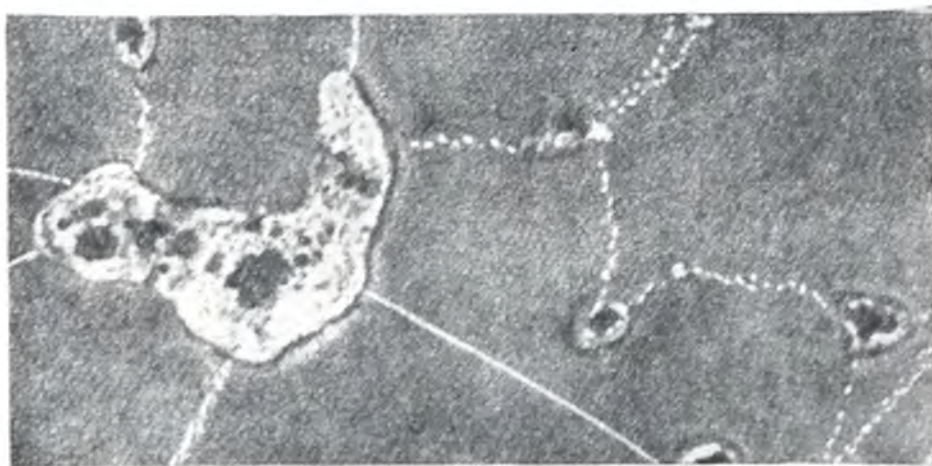


Рис. 74. Кормовые станции пустынных животных — понижения с галофитными кустарниками, между которыми заметны следы животных (крупномасштабный аэроснимок)

Отряд хищных

Распределение многих животных отряда хищных связано с растительностью (Андреев, 1932; Книзе, Леонтьев, 1934; Новиков, 1953; Тихомиров, 1959 и др.) биологической цепью питания (куница — белка — кедрячи). Для некоторых хищников растительность также является и кормовой стацией. Медведь (*Ursus arctous*), например, в поисках ягод и валежника летом держится по границе леса и болота — в суболоти и зеленомошных ассоциациях *Piceetum polytrichosum*, *P. polytrichosphagnosum*, *P. hylocomiosum*.

Логовища многих хищных, удобренные отбросами пищи и экскрементами, в самых глухих и коренных лесах порастают густой нитофильной и сорной растительностью. В тундре жилые станции песцов (*Alopes lagopus*) зарастают высокими и густыми травами лугового состава *Pyrethrum bipinnatum*, *Roegneria angustiglumis*, *Senecio campester*, *Polygonum bistorta*, *Calamagrostis neglecta* и др.), пятна которых выделяются среди окружающей низкой мохово-лишайниковой тундры.

Отряд грызунов

Характерно влияние грызунов на растительный покров тундры (Дунаева, 1948; Тихомиров, 1955а, 1959).

Около каждого зимнего гнезда лемминга (роды *Lemmus*, *Dicrostonyx*) обозначается участок действия животного, на котором растительность бывает выгрызена почти сплошь. Выгребы нор зарастают видами внеценотического существования, свойственными обнаженным грунтам и голым пятнам в тундре: *Cardamine bellidifolia*, *Draba* sp., *Parrya nudicaulis*, *Epilobium arcticum*, *Alopecurus alpinus*, *Senecio resedaefolius*.

Заросшие выбросы нор полевки резко выделяются густыми разнотравно-злаковыми (*Festuca rubra*, *Calamagrostis* sp., *Poa alpigena*, *Deschampsia arctica*, *Chrysanthemum bipinnatum*) фрагментами на фоне разреженной кустарничковой тундры (*Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*).

Известны и в лесной зоне растительные индикаторы стадий грызунов (Книзе, Леонтьев, 1934; Новиков, 1953 и др.). Зайцы обгладывают кору у осины, дуба и других лиственных, а у молодых деревьев и кустарников объедают побеги. Обилие погрызов указывает на их численность. Стации зайца

приурочены главным образом к елово-лиственничным насаждениям неравномерной сомкнутости. Белки оставляют следы в лесу, обкусывая в большом количестве еловые почки и молодые побеги. Распространены они в брусничных и черничных сосняках со вторым ярусом из ели и ельниках тех же типов.

Наиболее значительно воздействие грызунов на растительный покров степи. Они выносят на поверхность почвенный и грунтовой материал, нарушают физическое состояние и водный режим почв, создают микрорельеф выбросов, обогащают почву органическими веществами, выгрызают первоначальную растительность, заносят сорные растения.

Наиболее резко выражены в ландшафте степи выбросы нор сурков (*Marmota bobak*), проникающих в грунты до

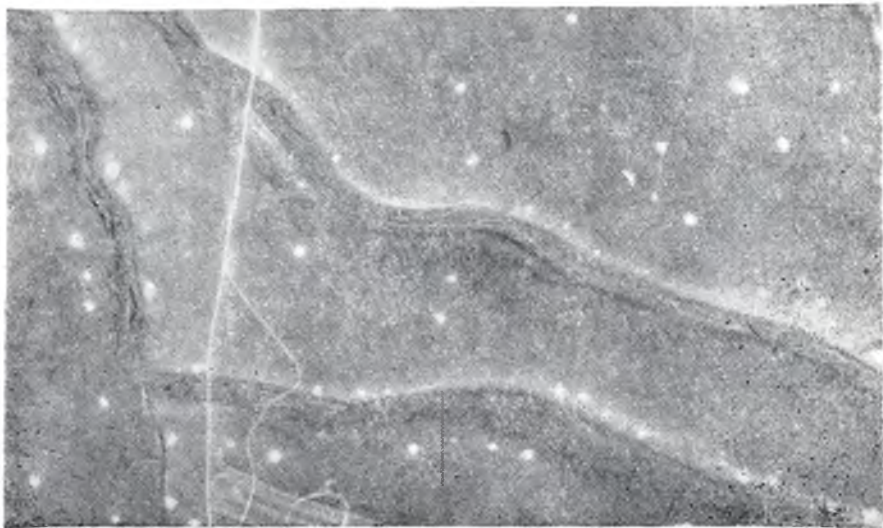


Рис. 75. Жилые станции сурка в сухой степи (Целиноградская обл.).

К выбросам сурчин приурочены пятна разреженной и низкой галофитной растительности (светлые точки), которые выделяются среди ковыльно-типчаковой зональной растительности (серый фон); характерна приуроченность сурчин к дренированным склонам
потяжин

глубины 2—4 м. Сурчины выделяются пятнами слабогумусированных засоленных почв с разреженной галофитной и сорной растительностью (Крупенников, Степаницкая, 1943; Лавренко, 1952; Воронов, 1954). В Северном Казахстане среди типчаково-ковылковой степи к сурчинам приурочены фрагменты разреженной галофитной растительности из *Artemisia pauciflora*, *Camphorosma monspeliacum*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Anabasis salsa* и др. (рис. 75.)

Кроме галофитов, на выбросах встречаются в значительном обилии эфемеры и сорняки — *Ranunculus orthoceras*,

Lappula patula, *Chenopodium foliosum*, *Lepidium perfoliatum*, *Hyosciamus niger* (Лавренко, 1952). Более «зрелые» и заброшенные сурчины, где роющая деятельность грызунов ослабла или отсутствует совсем и растворимые соли из почвы вымыты, зарастают растительностью по направлению от периферии к центру: сначала *Artemisia maritima*, затем *Aneurolepidium ramosum* и, наконец, *Stipa sareptana*, *Artemisia austriaca*,

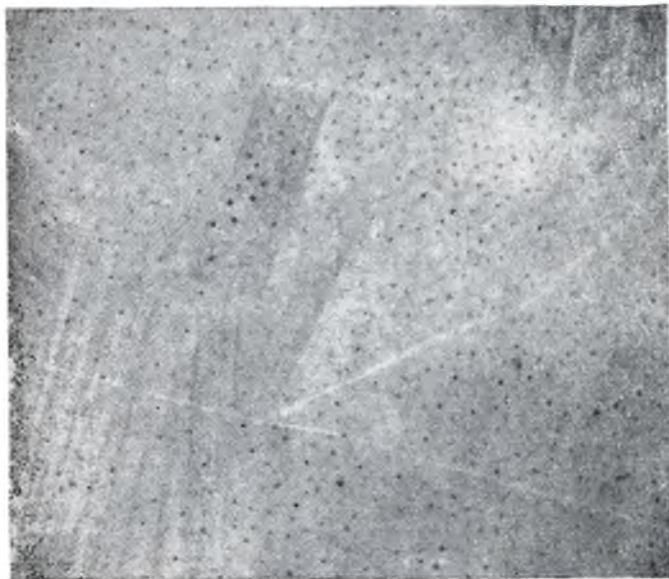


Рис. 76. Жилые станции суслика в сухой степи (Целиноградская обл.)

К выбросам сусликов приурочены гумусированные и дренированные почвы с фрагментами густой растительности (тырса, житняк), которые выделяются темными точками на сером фоне типчково-ковыльной степи

Festuca sulcata. В некоторых ландшафтах на заброшенных колониях землероев поселяются кустарники: *Cerasus fruticosa*, *Amygdalus nana*, *Caragana frutex* (Спрыгин, 1925; Воронов, 1950).

Изменяется экология выбросов сурчин в зависимости от состава почвообразующих пород. В то время как на засоленных суглинках к сурчинам приурочены перечисленные выше галофиты, на карбонатных породах по выбросам концентрируются злаки (главным образом *Agropyrum pectiniforme*) и кальцефильные растения (*Kochia prostrata*, *Jurinea multiflora*) (Лавренко, 1952).

Грызуны, норы которых менее глубоки (виды *Citellus*, *Spalax*, *Ellobis* до 1—2 м), оказывают переменное воздействие на растительный покров (Формозов и Кирис, 1937; Формозов и Воронов, 1939; Иванов, 1950; Лавренко, 1952). Све-

жие выбросы суслика (*Citellus pygmaeus*) в Западном Казахстане (Формозов, Воронов, 1939) зарастают сначала однолетниками: *Lepidium perfoliatum*, *Salsola brachiata*. Затем на них поселяются полны *Artemisia lercheana*, *A. pauciflora*. На зрелых сусликовинах формируются более устойчивые фрагменты ассоциации *Stipa sareptana*, *Aneurolepidium ramosum*, *Agropyrum desertorum*. В Северном Казахстане сусликовины также выделяются округлыми пятнами (диаметром около 2 м) аналогичного состава (*Stipa sareptana*, *Agropyrum desertorum*) среди разреженной типчаково-ковылковой степи (рис. 76).

Норы большинства мышевидных грызунов расположены неглубоко в пределах почвенного горизонта, имеют разветвленную сеть ходов, много выходов и мелких выбросов (полевки, пеструшки, сеноставки и т. п.). Выгрызание растений вместе с нарушением травостоя роющей деятельностью обуславливает разреженность и мозаичность растительного покрова, наличие пятен несформировавшейся растительности и внедрение в них ингредиентов — бурьянных растений и сорных малолетников (Воронов, 1935; Формозов и Кирис, 1937; Формозов и Воронов, 1939; Лавренко 1952).

Воздействие грызунов на растительность значительно и в пустынных ландшафтах (Виноградов, 1948; Стальмакова, 1951; Нечаева, 1954 и др.). В пустынях кустарниковые и эфемероидные формации являются стацией многих грызунов. К псаммофитно-кустарниковым формациям приурочена деятельность песчанок. На кормовые станции большой песчанки указывает наличие обкусанных молодых ветвей черного, белого саксаула, черкеза и погрызы стеблей и листьев ряда трав и полукустарников. Для стаций краснохвостой песчанки характерны погрызы луковичек мятлика, колосков костра, плодов астрагала. В закрепленных песках, где почвы задернованы эфемероидами, станции песчанок выделяются изрытыми участками с неравномерно сомкнутой растительностью преимущественно из однолетних злаков (*Bromus tectorum*, *B. macrostachys*, *Eretopyrum orientale*).

Класс птиц

Существует определенная связь между растительностью и стациями птиц. Большинство птиц питается плодами, побегами и другими частями растений, оставляя в растительном покрове следы кормежки. Растительность служит также жилой стацией и укрытием для птиц.

В лесной зоне типы леса являются показателями стаций птиц (Palmgren, 1930; Книзе, Леонтьев, 1934; Новиков, 1948, 1953). Экологическая приуроченность птиц настолько прочна, что, руководствуясь признаками растительности, можно раз-

личать птиц, по крайней мере, до рода (Промптов, 1957). Так, камышевая овсянка и воробей, камышевка и пеночка внешне очень схожи и трудно различимы, особенно издали, но обитают они в совершенно разных местах.

Связь с местообитанием хорошо прослеживается, особенно в период гнездовья (весна — начало лета) у растительноядных птиц. Рябчик, например (*Tetrastes bonasa*), в условиях северной и средней тайги летом и осенью держится ельников и елово-лиственных насаждений типа *Piceetum oxalidosum*, *Pc. myrtillosum*, *Pc. vaccinosum*, *Pc. tiliosum* (II класс бонитета, частью III и I). В северной тайге экологический ареал рябчика перемещается на один класс бонитета ниже в соответствующих типах леса. В более южных районах летней стадией рябчика являются ассоциации ряда *Pinetum herbosum*, *Piceetum fontinale*. Зимой и весной рябчики с хвойных ягодников переселяются в березовые ольховые насаждения, заросли ив.

Глухарь (*Tetrao tetrax*) встречается во всех типах леса, но преимущественно в хвойных насаждениях групп *Polytrichosa*, *Sphagnosa*. Тетерев (*Lyrurus tetrax*) водится главным образом на вырубках и гарях, зарастающих смешанной разновозрастной порослью. Белая куропатка (*Lagopus albus*) в северной тайге приурочена исключительно к сфагновым соснякам, березнякам и сфагновым болотам с сосной. В Сибири стадией кедровки (*Nacifraga caryocatactes microrhynchos*) являются кедрачи, клеста сибирского (*Loxia leucoptera*) — лиственничники, дятла трехпалого и клеста елового (*Picoides tridactylus*, *Loxia curvirostris*) — ельники, в Европейской части СССР стадией сойки (*Carrulus glandularis*) — дубовые леса, в пустынях Средней Азии стадией пустынной сойки (*Podoces panderi*) — саксаульники. На Аландских островах (Palmgren, 1930) стаии *Sturnus vulgaris*, *Emberiza citrinella*, *Turdus pilaris*, *Sylvia communis* приурочены к лиственным насаждениям; *Phylloscopus collybita*, *Certhia familiaris*, *Fringilla coelebs* имеют наибольшую численность в еловых насаждениях, *Anthus trivialis*, *Phoenicurus phoenicurus* — в сосновых насаждениях.

Знание численности орнитофауны в определенных растительных группировках делает возможным таксацию населения птиц. Установив число особей в отдельных растительных сообществах, по карте растительности можно экстраполировать распространение птиц для всей местности и вычислить их общую численность. При бонитировке охотничьих угодий в лесах бассейна р. Вах было установлено количество глухарей на 1000 га по различным типам леса: кедрач-материк — 57, кедрач-долгомошник — 42, комплекс кедрача-материка и долгомошника — 49, кедровая суболоть — 21, пойменный кедр-

рач — 13, листовенное возобновление по гари — 4, рямя — 3 (Лобачев, Щербаков, 1936).

Количество птиц в лесах Финляндии пропорционально производительности лесов: максимальное — в богатых типах леса и минимальное — в бедных. При этом, в листовенных и смешаннх насаждениях богатых типов численность птиц значительно выше, чем в соответствующих им хвойных (Palmgren, 1928).

Индикаторами пребывания птиц служат следы их непосредственного воздействия на растительность (Промптов; 1957; Формозов, 1959; Тихомиров, 1955б). Дятлы (*Dryobates minor*) коьцуют деревья для добычи сока весной. Места зимней кормежки большого дятла (*Dryobates major*) опознают по дятловым «кузницам», вокруг которых накапливаются целые кучи разбитых шишек. На зимние кормовые станции клеста (*Loxia curvirostra*) указывают скопления шишек с отвернутыми чешуями, лишенные части семян. Нужно отличать места кормежки клеста от кормовых стаций белки. Белка, также поедающая семена шишек, отгрызает чешуи от стержня, клесты лишь вылуцчивают семена, отгибают, но не отламывают чешуи. Глухари в наиболее населенных насаждениях в большом количестве объедают, особенно зимой, хвою сосны и кедра. Снегири выклеывают в ягодах рябины только косточки, в то время как дрозды глотают их целиком. В тундре гуси выщипывают растительность пушицево-моховых тундр.

Индикаторами жилых и кормовых стаций некоторых видов птиц служат изменения растительности, вызванные влиянием на почвенный покров скоплений экскрементов и отбросов пищи (Андреев, 1932; Новиков, 1953). В тундре места наблюдения и питания полярной совы (*Nyctea nivea*) обозначены пятнами (3—5 м шириной) луговинно-моховой растительности (из *Poa arctica*, *Vaccinium vitis idaea*, *Hylocomium proliferum*), отчетливо выделяющейся среди мохово-лишайниковой тундры.

В широколистовенных лесах на жилые стации цапли указывают группы нитрофильного подлеска из малины, бузины и крапивы. На олиготрофных сфагновых болотах обильное возобновление ряда видов — *Calluna vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba* — происходит вокруг гнездовых колоний, благодаря заносу семян и удобрению участков (Мазинг, 1955; по Воронову, 1960).

Класс рыб

Растительность отмечает некоторые стации рыб. По наблюдениям В. Л. Комарова (1912) в долинах рек Камчатки на аллювии, в местах обильного нереста рыбы развиваются

заросли ряда широколистных растений: *Urtica platyphylla*, *Senecio palmatus*, *Filipendula kamtschatica*, *Heracleum dulce*, поражающих своими гигантскими размерами. Это необычайно мощное развитие нитрофилов связано с удобрением аллювия азотистыми и фосфорными соединениями в результате ежегодного отложения трупов рыб. Отдельные группировки погруженной и прибрежной растительности указывают в реках, озерах и морях кормовые и жилые станции определенных видов рыб.

Подтип беспозвоночных

Растительность является указателем стаций многих насекомых. Представители отряда двукрылых большей частью не оставляют заметных следов в растительном покрове, но их распространение тесно связано с определенными растительными группировками. Поэтому картирование влажнотропической растительности, служащей стацией мухи це-це (*Glossina palpalis*), явилось первоочередной задачей в борьбе с этим распространителем трипанозомы в Тропической Африке (Sisam, 1947). Аналогичным образом распространение многих двукрылых связано с определенными растительными группировками: слепни (*Tabanus plebejus*, *Chrysops supelaris*) свойственны моховым болотам, мухи (*Lipara lutens*) — зарослям тростника, журчалки (*Hammerschmidtia ferruginea*) — осинникам (Штакельберг, 1953).

Большая часть перепончатокрылых относится к первичнорастительноядным, поэтому их взаимосвязь с раститель-



Рис. 77. Кедрово-пихтовая тайга (1), в которой прослеживается распространение сибирского шелкопряда осветленными участками поврежденного леса (2).

ностью особенно тесна (Попов, 1953). Распространение пилильщика (*Monoctenus juniperi*) связано с можжевельником, осмина (*Hriades maxelosus*) — с ассоциациями лютиков и т. п.

Различные виды муравьев приурочены к определенным биотопам (Гринфельд, 1949). В Западной Сибири среди бескильницево-солончаково-полюнных ассоциаций и корковых солонцов-солончаков муравейники земляных муравьев (*Chthonolasius flava*, *Formica fusca*), выделяются фрагментами степных ассоциаций *Koeleria gracilis* + *Festuca sulcata* диаметром 50—80 см. Среди типчаковых ассоциаций на солонцеватых почвах муравейники обозначаются лугово-степными фрагментами *Calamagrostis epigeios* + *Stipa rubens* (Баранов, Горшеннин, 1927)

К станциям земляных муравьев (*Messor barbatus*) в Армении приурочены округло-пятнистые нарушения растительности диаметром до 1—6 м (Тахтаджан, 1941). Центральная часть муравейника перерыта и лишена растительности. Она окружена кольцом однолетников (*Lepidium vesicarium*). Второй пояс с умеренно нарушенной растительностью состоит из сорных многолетников — *Seidlitzia florida*, *Nepeta micronata* с примесью мирмекохоров — *Euphorbia marschalliana*, *Oligocheta divaricata*, *Ziziphora tenuior*. Вне муравейника расположены плотные бурые почвы полюнной полупустыни с господством *Artemisia fragrans*.

С определенными растительными, особенно лесными, группировками связаны некоторые виды чешуекрылых (Кожевников, 1953). Многие из них являются олигофагами и даже

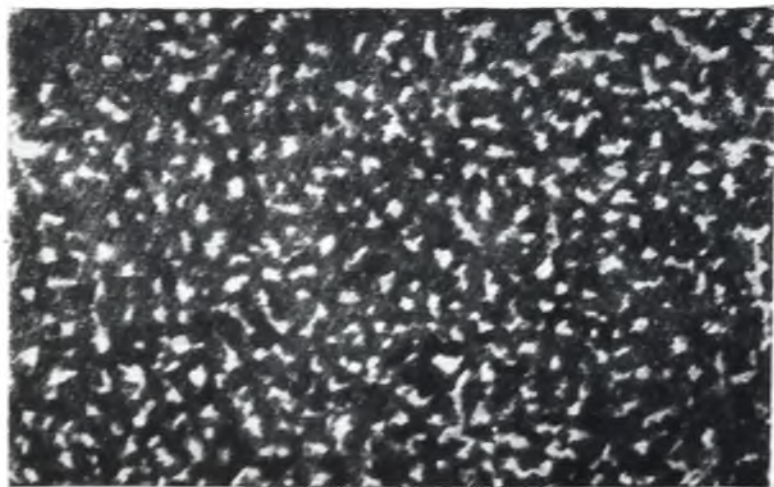


Рис. 78. Полянки с термитниками резко выделяются среди древесно-кустарниковой растительности

монофагами. К сосновым лесам приурочена деятельность соснового коконопряда (*Dendrolimus pini*), сосновой подсиницы (*Bupalus piniarius*), к еловым — *Melacodea regelaria*, кедровым — кедрового коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*), видам оливковых — *Craniophora ligustri*. Следы повреждений деревьев этими насекомыми хорошо распознаются (рис. 77).

Характерна для аридных зон деятельность термитов (Якобсон, 1913; Димо, 1916). Термиты отгрызают корни и надземные части растений, способствуют уплотнению и засолению почвы, иногда поглощают и перегной почвы. Кроме того, закаспийские термиты (*Hodotermes vagans septentrionale*) создают холмики выбросов почвообразующих пород. В результате термитники приводят к образованию пятен вторичных солончаков, большей частью лишенных растительности или со специфической растительностью, отличной от окружающей. В засушливых тропических лесах индикаторами стадий термитов являются беслесные пятна нарушенной растительности (рис. 78).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. Типы тундр запада Большой Земли. «Тр. Ботан. музея АН СССР», т. 25, 1932.
- Баранов В. И., Горшенин К. Н. К познанию солонцовых комплексов черноземной полосы западной Сибири. «Тр. СПб. ин-та с.-х. и лесоводства», т. 8, № 1, 1927.
- Виноградов Б. С. Влияние животных на почвы и растительность пустынь. Животный мир СССР, т. 2, 1948, М. — Л.
- Воронов А. Г. Некоторые наблюдения над деятельностью общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) на пастбищах предгорного Дагестана. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 44, вып. 6, 1935.
- Воронов А. Г. Влияние животных на почвы и растительность степной зоны. Животный мир СССР, т. 3, 1950, М. — Л.
- Воронов А. Г. Влияние грызунов на растительный покров пастбищ и сенокосов. «Вопр. улучш. корм. базы в степ., полупуст. и пуст. зонах СССР», 1954, М. — Л.
- Воронов А. Г. Взаимоотношения животных и растений в различных географических зонах. «Уч. зап. МГУ», вып. 189, биогеография, 1959.
- Гриффельд Э. К. К вопросу о закономерностях распределения насекомых в лесу. «Уч. зап. ЛГУ», сер биол., вып. 17, 1949.
- Димо Н. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана. «Русск. почвовед», № 7—10, 1916.
- Дунаева Т. Н. Сравнительная экология тундровых полевков полуострова Ямала. «Тр. ин-та геогр. АН СССР», т. 41, 1948.
- Дягилев В. Ф. Геоботаника и охотохозяйство. «Сов. бот», № 4, 1934.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество, 1933, М.
- Книзе А. А., В. Л. Леонтьев. Основные вопросы охоттаксаин, 1934, М.
- Кожевников И. В. Чешуекрылые. Животный мир СССР, т. 4, 1953, М.
- Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. Камчатская экспедиция Рябушинского. Ботанический отдел, вып. 1, 1912.
- Крупеников И. А., С. М. Степаницкая. О влиянии сурка (*Marmota bobac* Mull) на почву в связи с некоторыми чертами его экологии. «Зоол. ж.», № 6, 1943.

- Лавренко В. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат воздействия жизнедеятельности животных и растений. «Тр. БИН АН СССР», сер. III, Геоботаника, вып. 8, 1952.
- Лобачев С. В., Ф. А. Щербаков. Естественные корма тетерева-глухаря в годовом цикле жизни и в летних пастушьих станицах в связи с задачами биотирровки угодий при специальном охотоустройстве. «Зоол. ж.», вып. 2, 1936.
- Мазинг В. В. О размножении и распространении растений перхвых болот при помощи семян. Ежегодн. Общ. естествоисп., 1955, Таллин.
- Нечаев Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Каракумов как основа пастбищеворота. В сб.: «Пустыни СССР и их освоение», т. 2, 1954.
- Новиков Г. А. Роль млекопитающих и птиц в жизни слонов лесов Лавландии. «Бот. ж.», № 1, 1948.
- Новиков Г. А. Роль позвоночных животных в жизни леса. Животный мир СССР, т. 4, 1953, М. — Л.
- Новиков Г. А. Степень степнойности и экобиологическая пластичность высших позвоночных. «Вести. ЛГУ», № 21, сер. биол., вып. 4, 1957.
- Поном В. В. Перепончатокрылые. Животный мир СССР, т. 4, 1953, М.—Л.
- Промитов А. П. Птицы в природе, 1957, Л.
- Спирягин И. И. Исчезновение двух степных грызунов — сурка и слепка в Пензенской губернии. «Тр. по изуч. заповеди.», вып. 6, 1925.
- Стальмакова В. А. Грызуны Каракумов, их экология и хозяйственное значение. «Пустыни СССР и их освоение», т. 2, 1954.
- Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении. «Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР», т. 2, 1941.
- Тихомиров Б. А. Влияние обского лемминга (*Lemmus oblenzkyi* Brandt) на растительный покров тундры. «ДАН СССР», т. 104, № 4, 1955 г.
- Тихомиров Б. А. О влиянии животных на растительность Таймырской тундры. «Бюлл. МОИП», биол., т. 10, вып. 5, 1955 г.
- Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры, 1959, М. — Л.
- Формозов А. П. Спутник следопыта, 1959, М.
- Формозов А. П., Воронин А. Г. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение (Биотические отношения грызунов и растительности). «Уч. зап. МГУ», вып. 20, Зоология, 1939.
- Формозов А. П., И. Б. Кириес. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. «Уч. зап. МГУ», вып. 13, Зоология, 1937.
- Штакельберг А. А. Длукрылые. Животный мир СССР, т. 4, 1953, М.—Л.
- Якобсон Г. Термиты, их жизнь, приносимый ими вред и способы их уничтожения. «Тр. Бюро по энтомологии», т. 10, вып. 2, 1913.
- Hall H. M. Cf. Grinnell. Life zone indicators in California. «Proc. Calif. Ac. Sci», fourth ser., v. 9, N 2, 1919.
- Неске R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. 1924, Jena.
- King A. B. A Common system of classification in plant and animal ecology. «Ecology», v. 4, N 4, 1923.
- Merriam C. H. Life zones and crop zones of the United States. «U. S. Dept. Agr. Div. Biol. Surv. Bull.», № 10, 1898.
- Palmgren P. Zur Synthese Pflanzen und Tierökologischer Untersuchungen. «Acta zool. fennica», № 6, 1928.
- Palmgren P. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinlands. «Acta zool. fennica», № 7, 1930.
- Ratzel P. Der Lebensraum. Eine biogeographische Studie. 1901, Tübingen.
- Stam J. W. B. The use of aerial survey in forestry and agriculture. «Imp. Agr. Bur. Joint Bull.», № 9, 1947.

В зависимости от формы воздействия человека создаются различные типы культурных и окультуренных ландшафтов (Thomas, Sauer, Bates, Mumford, 1956; Саушкин, 1946 и др.).

При коренных изменениях природных условий человеком в местах постоянных поселений, гидротехнических сооружений, отвалов пустой породы и карьеров, разработок полезных ископаемых и строительства дорог с твердым основанием возникают культурные ландшафты промышленного или городского типа. Зброшенные культурные ландшафты этого типа оставляют глубокие и неизгладимые следы, сохраняющиеся в естественном ландшафте сотни и даже тысячи лет.

Менее глубокие изменения природной обстановки связаны с местами сельскохозяйственных поселений, временных кочевых стоянок и стойбищ, грунтовых дорог и других элементов примитивного культурного ландшафта сельскохозяйственного типа. Следы этих элементов своеобразны, но сохраняются в растительном покрове более короткий срок — от нескольких десятков до нескольких сот лет. Культурные варианты естественных ландшафтов возникают в результате распашки целины, вырубки леса, чрезмерного выпаса на пастбищах, пожаров в лесах и степях, отравления деревьев дымом медеплавильных заводов и т. п. Связанные с ними изменения природных условий в большинстве случаев обратимы в течение нескольких десятков лет. Индикаторами окультуренных ландшафтов являются различные формы производной растительности.

Растительность часто используется археологами в качестве индикатора заброшенных и погребенных построек, горных выработок, дорог, ирригационных систем.

Поселения

Места древних поселений, разрушенных более тысячи лет тому назад, до сих пор оказывают влияние на микро- и мезорельеф поверхности, распределение увлажнения, состав почв. Приуроченные к ним фитоценозы выделяются не только специфическим составом, но и «аномальными» очертаниями:

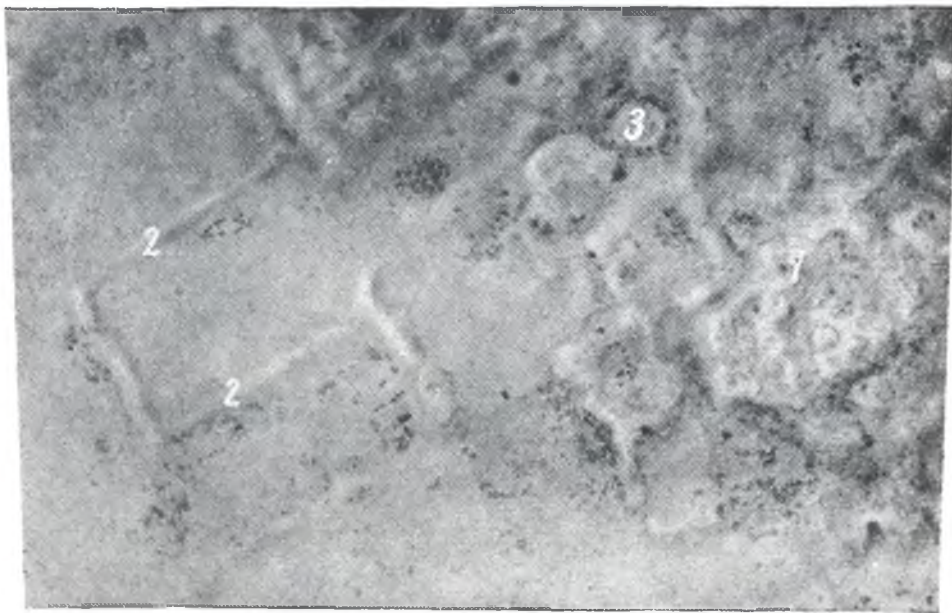


Рис. 79. Следы древних построек в Иране, отражающиеся пестротой и прямоугольной конфигурацией растительного покрова:

1 — руины построек, 2 — арыков, 3 — бассейнов (по Шмидту, 1940)

В южной Англии, например, древние кельтские могильники выделяются среди окружающего покрова светлыми пятнами (вершины курганов) и темными кругами (подножья курганов) (Crowford, 1923, 1953). На лессовых предгорных и песчано-глинистых древнеаллювиальных равнинах Средней Азии древние дороги и рвы покрыты растительностью более темного оттенка, тогда как руины отличаются растительностью более светлой окраски (Толстов, 1948).

Состав растительности руин зависит от физико-географических условий района, состава каменного материала и т. п. Так, растительность развалин построек, сложенных известняком, более ксероморфна, чем на песчаниковых или гранитных руинах. Относительные экологические условия развития растительности на развалинах, расположенных среди солончаковых и глинистых почв, более благоприятны, чем среди лессовых и сероземных. В результате в одних случаях, как отмечено выше, почвы на развалинах слаборазвитые и сухие,



Рис. 80. Следы одного из римских пограничных сооружений в Сирии, обнаруженного по полосе более густой эфемеровой растительности среди высохшей после последних весенних дождей пустыни (по Пуадебару, 1934).

растительность на них отличается разреженностью, ксероморфностью и светлой окраской (Амарильк, Монгайт, 1959). В других случаях, наоборот, на руинах создаются относительно благоприятные экологические условия.

Так, в Сирии одно из римских сооружений — Троянский вал — на протяжении многих километров был прослежен Пуадебаром (Poidebard, 1934) по полосе более густой зеленой эфемеровой растительности, которая резко выделялась на фоне разреженной и ксерофильной растительности окружающей пустыни (рис. 80).

Исторические поселения, существовавшие в течение последних веков, характеризуются рядом динамических признаков почвенного и растительного покрова, который еще не утратил черты непосредственного влияния на него человека и находится в процессе восстановительных сукцессий. Палеоэкологические исследования, проводившиеся на Аляске (Hrdli-

чка, 1937; Bank, 1951, 1953), в США (Zeiner, 1945), Латвии (Веллесте, 1952; Stobe, 1954), Туркменистане (Джумаев, Носов, 1948), показали, что почвы мест древних поселений содержат много антропогенных включений, отличаются низкой гидролитической кислотностью и повышенной щелочностью, значительным количеством обменных оснований, большим содержанием кальция, фосфатов, нитратов, значительной гумусированностью и глубоким почвенным профилем. В почвах мест древних поселений Латвии фосфора в 13 раз, а древних городищ — в 55 раз больше, чем в обыкновенных лесных и луговых почвах (Stobe, 1954). На местах заброшенных поселений, существовавших в историческое время в Туркмении, содержание нитратов в культурных почвах превышает их количество в нормальных в десятки и даже сотни раз (Джумаев, Носов, 1948). Эти изменения почв обуславливают возникновение специфической растительности. Индикаторами мест заброшенных поселений служат сегрегации рудеральных и сегетальных (сорных) растений.

При «этноботанических» исследованиях Алеутских островов по ботаническим признакам были обнаружены места многочисленных поселений алеутов, существовавших до открытия Аляски русскими (Hrdlička, 1937; Bank, 1951, 1953). Эти поселения выделяются участками густой темнозеленой растительности на фоне серо-зелено-желтого покрова тундр. Травостой здесь богаче и выше окружающего и отличается также по флористическому составу: характерно присутствие антропофильных видов, не встречающихся на островах вне мест заброшенных поселений алеутов (*Heracleum lanatum*, *Conioselinum gmelini*, *Achillea borealis*, *Aconitum maximum*, виды *Urtica*, *Pastinaca*, *Claytonia sibirica*, *Trifolium repens*, *Sambucus* sp.).

Велико также косвенное влияние древних поселений на окружающую растительность. Человек, начиная с неолита, расчищал леса и таким образом способствовал проникновению и сохранению степных группировок. Связь между распространением степных растений в ГДР и ФРГ и древнейшими местами поселений человека настолько тесна, что по степным сообществам можно предполагать наличие древних поселений (Gradmann, 1906). В тундрах места продолжительных стоянок человека, где концентрировались олени стада (тандыры), указываются синантропными злаково-дернистыми группировками (Андреев, 1932).

Дороги

Влияние мощных дорог на почвенные условия зависит от материала, которым они выполнены. Во французской Ривьере погребенная под современными отложениями древняя

римская дорога, выложенная известковыми плитами, была обнаружена по полосе кальцефильного дубового древостоя, который выделялся среди силицифильного каштанового леса, расположенного на кремнистых породах (Strassburger, 1904, по Linstow, 1929). По сообщению И. Н. Бейдеман, мощеная дорога античного времени в Восточном Закавказье, выложенная массивно-кристаллическими породами, выделяется среди полынно-солянковой пустыни полосой более густой растительности из злаков, тимьянов и других растений, не встречающихся на окружающей равнине, но свойственных горам.

Заброшенные грунтовые дороги отражены в растительном покрове узкими полосами вторичной растительности, связанной с нарушением первичного растительного покрова, уплотнением и обогащением почв, переносом эпизоохорных растений, посадкой вдоль дорог деревьев и кустарников, углублением микрорельефа и т. п. Следы этих дорог сохраняются несколько десятков лет. В тундре вдоль оленьих дорог нарушается мохово-лишайниковый покров и возникают антропогенные группировки осок (*Carex stans*, *C. hyperborea*). Среди лесов на старых дорогах моховой покров замещается травяным (*Calamagrostis langsdorfii*, *Solidago virga aurea*, *Tanacetum vulgare*).

На лугах и в степях дороги нарушают злаковый дерновый покров и прослеживаются полосами разнотравных группировок (*Carduus nutans*, *Cirsium vulgare*, *Arctium tomentosum*). В полупустыне среди злаково-полынно-солянковых комплексов заброшенные дороги выделяются полосами злаков (*Agropyrum desertorum*, *Stipa capillata*) (рис. 81). В песча-



Рис. 81. Следы заброшенной грунтовой дороги (темная линия) в комплексной полупустыне Прикаспия, к которой приурочена полоса злаков

ных пустынях вдоль караванных путей протягиваются разбитые пески. На такырах в результате нарушения корки поселяется эфемерово-однолетнесолянковая растительность.

Растительность служит индикатором проходимости и свойств почв как дорожного основания (Clements, 1920; Галкина, 1959). Слабозаболоченные почвы лесных и луговых группировок с небольшой мощностью торфа (до 0,5 м) пригодны для строительства обычных дорог. Пушицево-кустарничково-сфагновые сосняки или кустарничково-сосновые сфагновики служат индикаторами участков болот, относительно благоприятных для дорог облегченного типа. Осоково (*Carex lasiocarpa*)-сфагновые, пушицево-сфагновые группировки указывают на участки, пригодные для строительства кратковременных (зимних) дорог и в меньшей степени дорог на настилах и насыпях, взвешенных в торфе. Площади, занятые сфагново- или гипново-травяно (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*)-осоковыми (*Carex limosa*) топями или грядово-мочажинными комплексами, совершенно не пригодны для дорожного строительства.

Гидротехнические сооружения

Заброшенные ирригационные сооружения изменяют водный режим почв и обуславливают аномально-линейное распределение растительности. Прошлые распределения арыков демаскируют полосы более густой гидрогалофитной растительности. По наблюдениям Л. Е. Родина, в районе Мессериана к заброшенным арыкам приурочены полосы *Lycium turcomanicum*, *Salsola dendroides*, *S. rigida*, *Aeluropus litoralis*. В предгорьях Копет-Дага погребенные под слоем эоловых и пролювиальных наносов арыки прослеживаются цепочками тамарикса, лиция, каргана. Эти цепочки могут указывать на арыки, существовавшие несколько десятков и даже сотен лет назад.

В растительном покрове могут быть отражены и заброшенные подземные водосборы — кяризы. По наблюдениям И. Н. Бейдеман, в Восточном Закавказье к старым кяризам, заложенным на глубине до 10—15 м, иногда приурочены цепочки фреатических кустарников (тамариксы, ивы и т. п.).

У шахт, заброшенных колодцев в Средней Азии и в Северной Африке часто встречаются группы глубококорневых кустарников: виды *Tamarix*, *Lycium turcomanicum*, *L. barbatum* и др. Места заброшенных колодцев заметны по группам высаженных около них влаголюбивых деревьев и кустарников: виды тополей, пальм, тамарикса. В Казахстане к заброшенным ямам кудуков приурочены группы влаголюбивых злаков (тростник, вейник) и сорного разнотравья.

В условиях гумидных зон растительный покров отражает расположение осушительных сооружений. В сфагновых сосняках дренажные площади вытянуты вдоль канав и выделяются полосами более обильного возобновления сосны и мелколиственных пород. Вдоль дрен происходит замещение сфагновых мхов лесными (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Dicranum undulatum*) (Мазинг, 1955). Осушение



Рис. 82. Следы закрытой дренажной системы на сыром лугу; функционирующие дрены прослеживаются полосами более густой и высокой луговой растительности над ними

травяных болот вызывает в первую очередь олуговение группировок. Сырые луга вдоль осушительных сооружений могут зарастать березой и осиной (Ниценко, 1954; Морозов, 1949).

Над исправно функционирующими закрытыми дренажами наблюдают увеличение густоты и высоты лугового травостоя, лучшее развитие посевов, повышение обилия разнотравья (Мейер, Кривоносов, 1956) (рис. 82). Закрытые дрены на плантациях виноградников в штате Нью Йорк также распознают по полосам пышного роста отдельных лоз (O'Farrel, 1957). Характер растительности может быть использован в качестве надежного индикатора эффективности дренажных систем.

Промышленные объекты

могут обнаружить и изучить места земляных и горных выработок, отвалов, мастерских, кузниц, обжигальных печей и т. п. При эксплуатации промышленных сооружений ботанические признаки позволяют контролировать исправность подземных сооружений, обнаруживать утечку газов и растворов, предупреждают об отравлении воздуха и воды.

Различные формы выработок и отвалов влияют на конфигурацию вторичных растительных группировок. Состав последних определяется составом отвалов и продолжительностью зарастания.

Свежие отвалы пустой породы сланцев и песчаников угольных копей Южной Англии (Hall, 1957) лишены растительности и имеют рН 8,4—9,0. В первые 20 лет щелочность падает медленно (рН 7,2—8,4) и на отвалах поселяются растения-пионеры (*Chamaenerium angustifolium*, *Leontodon hispidus*, *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Senecio squaridus*), среди которых много базифилов (*Daucus carota*, *Pastinaca sativa*, *Tussilago farfara*). Затем в период 20—50 лет рН падает быстро и достигает 4,5—5,5. На этой стадии отвалы интенсивно зарастают растительностью мезофитного типа (*Rubus nessensis*, *Trifolium repens*), появляются корневищные растения, обилие базифилов падает, ацидофилов — увеличивается. После этого рН медленно понижается и дает умереннокислую реакцию (3,7—5,4). Начиная с 40—50 лет в травяном покрове доминируют ацидофилы и плотнокустовые психрофильные злаки (*Pteridium aquilinum*, *Rumex acetosella*, *Agrostis alba*). После 60 лет появляются кустарники и кустарнички (*Crataegus curvisepala*, *Calluna vulgaris*). Производные дубовые и березовые насаждения формируются около 100 лет.

При инспекции за исправностью работы промышленных сооружений геоботаническая съемка была использована в качестве «логического метода» для обнаружения мест утечки газа из трубопроводов (Stafford, 1946). При утечке газа происходит отравление растений цианистыми кислотами, нарушающими почвенные и бактериальные процессы, несущими корнеобитаемые горизонты и убивающими корневые волоски. Индикаторами могут служить растения, чувствительные к токсикации, такие как вяз и клен. Диагностические признаки газового поражения пожелтение и отмирание травы и листьев, распространение на деревьях определенного гриба (gas bug), формирование желеобразного нароста в камбиальном слое, искажение формы листовых пластинок, пропикание черешков листьев и стеблей (эпипластия), быстрое высыхание и опадение листьев, иногда без обесцвечивания, отмирание ветвей и вершин деревьев.

Загрязненность воздуха и воды

Изучение состава и состояния растительности дает важные признаки для оценки загрязненности воды и воздуха в окрестностях различных промышленных сооружений.

При увеличении загрязнения воздуха в первую очередь усыхают хвойные породы, затем некоторые лиственные. Лишайники при наличии в воздухе даже небольшой примеси технических газов исчезают. Биологическим показателем загрязненности воздуха сернистым дымом в окрестностях медеплавильных заводов является отмирание вследствие отравления древесно-кустарниковой и мезофитной травянистой растительности.

Распределение водорослей служит показателем загрязненности и санитарного состояния природных вод в морях, реках и озерах (Cotton, 1910; Морозова-Водяницкая, 1930; Потеряев, 1936; Яковенко, 1959). В бухтах Черноморского побережья Кавказа (Морозова-Водяницкая, 1930) по мере приближения к загрязняющим источникам прежде всего исчезает *Cystoseira barbata*, затем *Zostera marina*, в следующую очередь — *Cladophora rupestris*. *Ulva lactica* распространена в условиях повышенной загрязненности вод. В устьях сточных вод остается лишь бедная флора полисапробионтных водорослей, которые выносят значительную концентрацию органических веществ в воде и служат индикаторами сильно загрязненных вод: *Ceramium rubrum*, *Callithamnion corymbosum*, *Enteromorpha intestinales*, *Bangia fuscopurpurea*.

Водоросли бентоса являются еще более чувствительными индикаторами санитарного состояния морских вод (Прошкина-Лавренко, Алфимов, 1954). В бухтах Черного моря в чистых водах в небольшом обилии обитают десятки видов диатомей (*Licmophora paradoxa*, *Amphipleura rutilans*, *Striatella deliculata*), которые выпадают по мере загрязнения воды. При слабом загрязнении появляются полисапробионтные диатомеи (мелозира и др.). Для вод средней загрязненности показательны такие виды, как *Actinocyclus ehrenbergii*, *Synedra tabulata*, *Achnanthes longipes*. На максимальное загрязнение воды указывают массовое развитие обрастаний *Melosira moniliformis*.

Флора низших используется в качестве индикатора санитарного состояния пресных вод в реках и озерах (Kolkwitz, Marrison, 1902; Артари, 1913; Вислоух, 1916). Индикатором наиболее загрязненных вод (миллионы бактерий в 1 см³, большое количество неразложившихся белков) служит массовое развитие полисапробионтной флоры: присутствует зеленый жгутиковый микрофит *Euglena viridis*, хотя зеленые водоросли редки, встречаются синезеленые — *Arthrospira*

Jenneri с большим количеством бесхлорофильных гетеротрофных *Polytoma uvella* и др. Мезосапробионты указывают на воды средней загрязненности (десятки и сотни тысяч бактерий в 1 см³, амидокислоты). Их состав более разнообразен: зеленые жгутиковые *Chlamydomonas ehrenbergii*, *Scenedesmus acuminatus*, зеленые сценлянки *Closterium acerosum*, синезеленые *Oscillatoria limosa*, *O. antliaria*. В чистых водах (бактерий меньше 1000 в 1 см³, азот в виде аммиачных неорганических солей) содержится большое число олигосапробионтных видов, хотя и в небольшом обилии: простейшие зеленые водоросли *Peridinium pusillum*, зеленые жгутиковые *Volvox globator*, сценлянки *Spirogyra nitida*, диатомовые *Navicula viridis*, *Melosira ambigua*, синезеленые *Oscillatoria rubescens*.

Вырубки

Производные растительные группировки служат индикаторами расположения и времени вырубки, а также экологических условий и состава существовавших прежде лесов (Гуман, 1926; Морозов, 1949; Воробьев, 1954; Исаченко, Лукичева, 1956).

Сосновые насаждения типов *Cladnosa*, *Sphagnosa* после рубки восстанавливаются непосредственно сосняками. В типах, близких к *Hulocomlosa*, они замещаются преимущественно березняками и ельниками. Южные ксерофитнозлаково-разнотравные сосняки на богатых почвах сменяются широколиственными породами. Сосняки типа *Cladnosa* на лесосеках зарастают травами: полевицей, ястребинкой, овсяницей. В типе *Vaccinosa* на вырубке формируется густой травяной покров (главным образом из веfernика). Свежие боры замещаются перескоковыми березняками, сырые боры березняками и ельниками-долгомошниками. В сырых борах типа *Ulginosa* после вырубки часто наблюдается образование осоково-пушицевого травяного болота. Влажные ельники серии *Hulocomlosa* замещаются березой и серой ольхой. Осинники высокого бонитета сменяют богатые ельники типов *Herbosa*, *Oxalidosa*. На месте вырубленных сырых ельников серии *Composita*, *Fontinale* наблюдают производные черноольшатники. В результате смены пород дуб замещается насаждениями липы, ясеня, ильма. На месте буши после вырубки формируются производные грабовые леса.

При комбинировании вырубки с выпасом на месте лесов в таежной зоне развиваются суходольные луга (Щенников, 1938; Исаченко, Бахтеев, 1956). Полевично-мелкотравные луга замещают сухие сосновые и еловые леса на возвышенных

местах с бедными почвами. Душистоколосковые мелкотравные луга приурочены к достаточно увлажненным вырубкам сльников-зеленомошников.

Пашни

Растительность залежей служит индикатором расположения пахотных земель в прошлом и относительного возраста залежей (Высоцкий, 1915; Залесский, 1918; Вильямс, 1947; Комаров, 1951). В степной зоне на первой наиболее короткой (1—3 года) стадии зарастания залежей господствуют сорные травы однолетники и малолетники, многие из которых раньше присутствовали на пашне (*Artemisia sieversiana*, *A. absinthium*, *Chenopodium album*, *Lactuca serriola*, dif. sp. *Sonchus*, *Echinops*, *Berteroa* и мн. др.). Затем 2—3 года в бурьянной залежи преобладают многолетники: *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*, *Melilotus officinalis*, *Carduus nutans*, *Artemisia glauca*, *A. frigida*, *A. austriaca*. На 3—5 год сорные малолетники сменяются корневищными многолетниками: *Agropyrum repens* в степях обыкновенных, *Aneurolepidium ramosum*, *Ephedra distachya* — в степях сухих, в луговых степях — *Poa pratensis*, *Bromus inermis*.

Вторая стадия длится 7—10 лет. Однако на неблагоприятных почвах (солонцах) стадия корневищных злаков может отсутствовать и тогда «бурьяны» сменяются сразу полынями (*Artemisia glauca*, *A. austriaca*, *A. maritima*). На 7—9 год корневищные злаки и полыни начинают изреживаться, появляются дерновинные злаки.

Третья стадия характеризуется поселением сначала рыхлокустовых (*Koeleria gracilis*, *Phleum boeмери*, *Bromus riparius*), а затем плотнокустовых злаков (*Festuca ovina*, *F. sulcata*, *Helictotrichon desertorum*). На 10—15 год преобладают не только низкие, но и высокие плотнокустовые злаки (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*). Описанные стадии затягиваются, если затяжной режим поддерживается сбоем.

В лесной зоне заброшенные пашни зарастают сначала пустошной и луговой растительностью, а затем кустарниковой и древесной. Подзолистые почвы после распашки сильно истощаются, и восстановительные стадии на них более олиготрофны, чем после вырубки. Почвы сосняков типа *Vacciniosa* покрываются на длительных залежах пустошной и мохово-лишайниковой растительностью. Почвы типа *Myrtillosa* зарастают зеленомошниками из *Dicranum undulatum*, *Polytrichum commune*. Тип *Herbosa* замещается ацидофильным вариантом типа *Hylocomiosa*.

В южных пустынях на сероземах залежь первоначально покрывается сорными однолетниками и многолетниками: *Se-*

taria viridis, *Cynodon dactylon*, *Pennisetum flaccidum*, *Acroptilon repens*, *Polygonum scabrum*, *Chenopodium album*, *Salisola verrucosa*, *Alhagi pseudoalhagi*. В дальнейшем остаются сорные многолетники, залежь зарастает латками мятлика *Poa bulbosa* с эфемерами *Eremopyrum orientale*, *Bromus tectorum*, *Malcolmia turkestanica*, *Gagea reticulata*. На заключительных стадиях зарастания в группировку проникает осока *Carex hostii*, вытесняющая мятлик.

Пастбища

Состояние растительности на пастбищах используется в качестве индикатора величины пастбищной нагрузки и стадии дигрессии растительности.

В тундре в результате выбивания моховых, луговинных, березнячковых, ивняковых ассоциаций развиваются злаково-дерновинные группировки (*Poa alpigena*, *P. pratensis*, *Deschampsia arctica*, *D. caespitosa*), иногда значительное развитие получают осоки и гигрофильное разнотравье (Андреев, 1932). В мохово-лишайниковых тундрах при выпасе выпадают медленно растущие лишайники, и тундры становятся чисто моховыми.

На лугах образуются вторичные группировки, в которых в результате выпаса уменьшается обилие мезофильных видов и увеличивается — пастбищных ксерофитов (типчак) и выгонных растений (спорыш, рогац, мятлик) (Шенников, Бологовская, 1927; Кац, 1925; Шенников, 1938; Сидорук, 1955 и др.). На северных лугах чрезмерный выпас приводит к разрастанию ацидофильных злаков (*Agrostis vulgaris*, *Deschampsia caespitosa*), осок (*Carex nigra*, *C. gracilis*), ситников (*Juncus buffonius*) и гигрофильного разнотравья (*Galium uliginosum*). На сырых лугах при выпасе образуются крупные кочки из осок и разнотравья (*Artemisia procera*).

Под влиянием выпаса в лесу изменяется состав напочвенного покрова. В типах леса *Hylocomiosa* ягодниковые полукустарнички и мхи замещаются полуболотной растительностью (*Juncus effusus*, *Polygonum hydropiper*). В широколиственных лесах серии *Aegopodiosa* образуются сбоевые варианты травяного покрова из *Erigeron canadensis*, *Artemisia absinthium*, *Euphorbia virgata*, в типе *Oxalidosa* — *Plantago media*, *Brunella vulgaris*.

Указателями воздействия животных на растительность являются формы обкусанных крон деревьев и кустарников. На пастбищах деревья имеют густые как бы подстриженные кроны (Geistanne, Wiebuche, Kuhbuche).

В результате увеличения пастбищной нагрузки происходят смены степной растительности (Высоцкий, 1915; Пачоский,

1917; Sampson, 1919; Clements, 1920; Talbot, 1937; Комаров, 1951). При усиленном выпасе из травостоя выпадает разнотравье и уменьшается обилие высоких плотнокустовых злаков — *Stipa dasyphylla*, *S. stenophylla*, затем — *S. lessingiana* и, наконец, *S. capillata*. Их место занимают мелкодерновинные злаки (*Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*). Они сменяются полукустарничками и многолетними бурьянами (*Artemisia incana*, *A. austriaca*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Thymus marschallianus*, *Cytisus austriacus*, *Erysimum versicolor*). Затем при максимальном сбое остаются лишь пастбищные растения (*Poa bulbosa*, *Colpodium humile*, *Ceratocarpus arenarius*, *Atriplex tatarica*, *Echinopsilon sedoides*).

Соотношение групп видов, по-разному реагирующих на увеличение выпаса, служит индикатором величины пастбищной нагрузки. Количество отрицательных индикаторов пастбищной дигрессии с увеличением выпаса уменьшается; они исчезают при чрезмерном сбое. Количество переменных индикаторов перегрузки пастбищ увеличивается при умеренном и падает при чрезмерном выпасе. Постоянными индикаторами

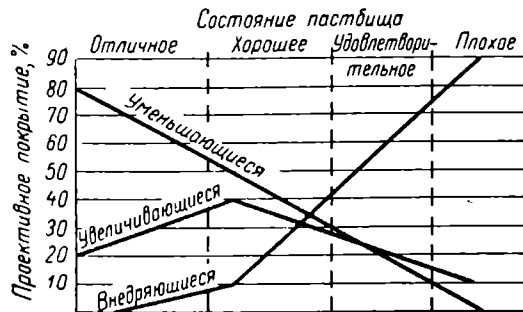


Рис. 83. Соотношение пастбищных индикаторов в составе растительности в зависимости от состояния пастбища (по Браун, 1956)

пастбищной дигрессии являются пастбищные растения — ингредиенты, которые внедряются в группировку только при чрезмерном сбое и нарушении естественных фитоценозов. Соотношение между уменьшающимися обилие отрицательными индикаторами, временно увеличивающимися обилие переменными индикаторами и внедряющимися постоянными индикаторами определяется по проективному покрытию каждой группы растений и дает оценку состояния пастбища (рис. 83). (Dyksterhius, 1949).

Показательны изменения растительности под влиянием выпаса в пустыне (Морозова, 1946; Нечаева, 1954). В песчаных кустарниковых пустынях при недостаточном выпасе про-

исходит уплотнение дернины, ухудшение заделки семян кустарников и трав, разрастание мхов и лишайников, образование поверхностей корочки по песку, угнетение злаков. Умеренный выпас способствует сохранению наиболее производительных пустынноосоковых белосаксаульников. При чрезмерной нагрузке пастбищ наблюдают деградацию травяно-кустарничковой растительности, несомкнутые группировки псаммофитов (*Aristida pennata*, *Agriophyllum arenarium*, *Horaninowia anomala*).

Пожары

В тундровой растительности отчетливые следы огня сохраняются продолжительное время (Андреев, 1932; Тихомиров, 1935). Первоначальная растительность восстанавливается очень медленно — через 30—50 лет. После пожара лишайниковый покров замещается моховым с примесью травянистой растительности. На месте мохово-кустарничковой тундры развивается луговинная.

Значительные пространства производных древостоев лесной зоны являются результатом пожара коренных группировок (Гуман, 1926; Морозов, 1949; Корчагин, 1954; Воробьев, 1954 и др.). При верховом пожаре происходит определенный отбор пород: лиственница, сосна и другие смолоносные породы загораются быстрее, чем лиственные. В связи с различной горимостью лесов растительность является индикатором потенциальной пожароопасности и необходимых противопожарных мер (Корчагин, 1954). Низовой пожар вызывает отмирание пород с поверхностной корневой системой: ели, пихты. Путем анализа поперечных спилов оставшихся деревьев можно датировать время пожара, так как огонь нарушает нормальное формирование годичных слоев древесины (Тихомиров, 1933).

Смены пород после пожаров в общих чертах аналогичны сменам пород на вырубках, но состав производных группировок более олиготрофный. Так, ельники типов *Herbosa*, *Oxalidosa*, восстанавливающиеся осинниками и липняками после вырубок, на пожарищах сменяются березняками и сероольшатниками. На олиготрофность влияет сила пожара; в зеленомошных типах после беглого пожара восстанавливаются брусничники, а после неоднократного глубокого выжигания — верещатники. Напочвенный покров типов *Cladinosa*, *Vacciniosa* зарастает вереском с примесью освяницы, молинии и белоуса. На месте типа *Euhylocomiosa* развиваются насаждения с покровом из вереска и кукушкина льна, ассоциации типа *Euhylocomiosa* дают производные долгомошники,

В результате выжигания болотной растительности происходит повышение испарения с поверхности и некоторая мелиорация почв (Тихомиров, 1935). На травяных болотах выжигание осокового и пушицевого покрова способствует увеличению обилия луговых злаков и двудольных. Вторичные луга характеризуются смешанным составом (осоково-вейниковые луга). При пожаре на моховом болоте уничтожаются мхи, на месте которых разрастаются гигрофильные травы.

В степях восстановление растительности после выжигания происходит быстрее (Шалыт, Калмыкова, 1935; Hanson, 1939; Комаров, 1951). Многолетники, особенно имеющие почки возобновления над поверхностью, повреждаются огнем, но их нормальное развитие возобновляется быстро, через год-два (ковыли). После палов увеличивается роль корневищных и корнеотпрысковых растений (острец, пырей) и гемикриптофитного разнотравья, которые почти не страдают от огня. Очертания горевших участков вытянуты по направлению ветра более или менее широкими языками в зависимости от его силы.

В злаково-полынных комплексах полупустыни после выжигания наблюдают резкие и длительные изменения (Родин, 1946). От выжигания сильно страдают полыни (*Artemisia semiarida*, *A. terrae albae*, *A. sublessingiana*). Освободившиеся от полыни почвы заселяются злаками (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum desertorum*), которые повреждаются огнем значительно меньше.

Действие огня на пустынную растительность сильнее, чем на полупустынную (Тереножкин, 1936, Бейдеман, 1940). В Мугани полыни (*Artemisia hanseniana*) и некоторые другие полукустарнички пожаром уничтожаются почти полностью и восстанавливаются затем в течение многих лет. Уничтожение огнем эфемеретума с *Poa bulbosa* и его дернины, которая также долго восстанавливается, освобождает место для широкого расселения на пожарище сорняков-ингредиентов (*Acroptilon repens*, *Ceratocarpus arenarius*, *Sisymbrium orientale* и др.).

Радиоактивная зараженность

Проблема определения участков заражения воздуха, почвы и воды радиоактивными продуктами встает со все возрастающей серьезностью. При этом важно установить начальные стадии повышения радиоактивности, но именно они и определяются с наибольшим трудом.

Известно, что радиоактивные элементы полураспада (St^{90} , Ca^{40}) имеют ярко выраженную тенденцию концентри-

роваться в организмах животных и растений. Поэтому для предварительной оценки радиоактивной зараженности местности считают весьма полезным анализ на содержание St^{90} многолетнего травяного покрова (Чулков, 1957). Такой анализ проще и менее трудоемок, чем анализ почвы, и дает более непосредственные результаты, поскольку предполагается, что заражение растений, так же как и почв, St^{90} происходит непосредственно через атмосферу.

В еще большей степени актуально определение местной радиоактивной зараженности в водоемах, куда часто сбрасывают радиоактивные отходы и где оседает радиоактивная атмосферная пыль.

Исследования показали, что некоторые водные растения способны накапливать радиоактивные вещества в концентрациях, значительно превышающих их содержание в воде. Так, концентрация St^{90} в тканях протококковой водоросли *Scenedesmus quadricornis* превышает концентрацию воды, зараженной St^{90} в 1000—9000 раз (Лебедева, 1957). Высокой концентрации радиоактивных веществ (P^{32} , Cu^{64} , Na^{24}) достигают планктонные диатомовые водоросли, удельная радиоактивность которых в зараженной среде в 2000 раз больше, чем воды (Фостер и Дэвис, 1953). Прикрепленные бурые водоросли являются более слабыми концентраторами, превышая радиоактивность морской воды в 10—80 раз (Sprooper, 1949; Black, Mitchell, 1952). Планктон и бурая водоросль *Cistoseira barbata* обнаружили искусственную радиоактивность Ca^{40} , в 3—6 раз превышающую естественную (Акамсин, 1960). Состав радиоактивных веществ этих растений-концентраторов может быть использован в качестве индикатора при выявлении начальных стадий радиоактивного заражения природных вод. Измерение радиоактивности водорослей в реке Колумбии позволило определить площади заражения воды ниже Хэнфордских реакторов, которое достигало заметных величин уже на расстоянии 25—50 км.

ЛИТЕРАТУРА

- Акамсин А. Л., Парчевский В. П., Поликарпов Г. Г. Водоросль накапливает радиоактивность. «Природа», № 2, 1960.
- Амальрик А. С., А. Л. Монгайт. В поисках исчезнувших цивилизаций, 1959, М.
- Андреев В. Н. Типы тундр запада Большой Земли. «Тр. Бот. музея АН СССР», вып. 25, 1932.
- Артари А. П. Руководящие принципы оценки воды по ее флоре, 1913, М.
- Бейдеман И. Н. Итоги наблюдений над восстановлением растительности после пожара. «Тр. Бот. ин-та Аз. ФАН СССР», т. 9, 1940.
- Веллесте Л. Анализ фосфатных соединений для установления мест дренажных поселений. «Кратк. сообщ. о докладах и полевых исследованиях ИИМК», вып. XLII, 1952.

- Вильямс В. Р. Почвоведение, 1947, М.
- Вислоух С. М. Биологический анализ воды, 1916, Пгр.
- Воробьев Д. В. Типы лесов Европейской части СССР. 1954, Киев.
- Высоцкий Г. Н. Ергени. Культурно-фитологический очерк. «Тр. Бюро по прикл. бот.», т. 8, вып. 10—11, 1915.
- Галкина Е. А. Использование аэрофотосъемки для составления междо-ведомственных ландшафтно-типологических ботанических карт. «Тр. ЛАЭР», т. 7, 1959.
- Гуман В. В. Рубки последнего десятилетия (1914—1924) и возобновление вырубок и гарей. В сб. статей по лесн. хоз., Л.
- Джумаев О. М., А. К. Носов. О генезисе калийной селитры в селитроносных землях равнинного Туркменистана. «Почвоведение», № 6, 1948.
- Залесский К. М. Залежная и пастбищная растительность Донской области, 1918, Ростов-на-Дону.
- Исаченко Т. И., Ф. X. Бахтеев. Сельскохозяйственные земли на месте лесов. Растительный покров СССР, т. 1, 1956.
- Исаченко Т. И., А. Н. Лукичева. Березовые и осиновые леса. Растительный покров СССР, т. 1, 1956.
- Кац Н. Я. Влияние пастбы и покоса на некоторые типы сырых лугов. «Научно-агроном. журн.», № 7—8, 1925.
- Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей, 1951, М.
- Корчагин А. А. Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера. «Уч. зап. ЛГУ», вып. 9, № 166, сер. геогр., 1954.
- Мазинг В. В. Опыт определения степени осушения болотных лесов по характеру растительности. «Тр. Ин-та леса АН СССР», № 31, 1956.
- Мейер Г. Я., И. М. Кривоносов. Применение аэрометодов для картирования закрытых дренажных систем. «Тр. ЛАЭР», т. 5, 1956.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе, 1949, М. — Л.
- Морозова-Водяницкая Н. Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод. «Работы Новоросс. биол. ст.», вып. 4, 1930.
- Морозова О. И. Пастбищное хозяйство в каракулеводстве Средней Азии, 1946, М.
- Нечаева Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Каракумов как основа пастбищеборота. «Пустыни СССР и их освоение», т. 2, 1954.
- Ниценко А. А. К вопросу о влиянии осушительных канав на луговую растительность. «Уч. зап. ЛГУ», сер. биол., вып. 34, 1954.
- Пачоский И. Описание растительности Херсонской губернии, 1917, Херсон.
- Прошкина-Лавренко А. И., Н. Н. Алфимов. Об использовании диатомовых при оценке санитарного состояния морских вод. «Бот. ж.», № 1, 1954.
- Редиске, Хангент. Поглощение продуктов деления растениями. Мат. Междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энерг., т. 13, 1958, М.
- Родин Л. Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полюнных пастбищ. «Сов. бот.», т. 14, № 3, 1946.
- Саушкин Ю. Г. Культурный ландшафт. «Вопр. геогр.», сб. 1, 1946.
- Сидорук И. С. Динамика растительного покрова под влиянием выпаса. «Изв. Куйб. инж.-мелиор. ин-та», т. 2, 1955.
- Тереножки И. И. О влиянии пожаров на растительность полупустыни. «Природа», № 9, 1936.
- Тихомиров Б. А. Пожары зарослей кедрового стланика в Пенжинском крае. «Бот. ж.», № 6, 1933.
- Тихомиров Б. А. Палы и их влияние на естественную кормовую растительность. «Тр. ДВФАН», сер. бот., вып. 1, 1935.
- Фостер, Дэвис. Накопление радиоактивных веществ водными организмами. Мат. Междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энерг., т. 13, 1958, М.

- Чулков П. М., Курчатова Л. Н., Юзвук Н. Н., Вадковская О. А. Содержание ^{60}Sr в почве и растительном покрове в окрестностях Москвы. «Почвоведение», № 4, 1957.
- Шалыт М. С., Калмыкова А. А. Степные пожары и их влияние на растительность. «Бот. ж.» № 1, 1935.
- Шафер В. Основы общей географии растений, 1956, М.
- Шенников А. П. Луговая растительность СССР, «Растительность СССР», т. 1, 1938, М.
- Шенников А. П., Бологовская Р. П. Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на Севере. «Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. ст.», вып. 1. 1927.
- Яковенко В. А. Методы санитарной оценки морских вод, 1959, Л.
- Bank Th. P. Botanical and ethnobotanical studies in the Aleutian islands. «Papers Mich. Ac. Sc., Arts. and Lett.», v. 37. 1951.
- Bank Th. P. Ecology of prehistoric aleutian villages sites. «Ecology», v. 34, № 2, 1953.
- Black W. A., Mitchell R. L. Trace elements in common brown algae and in sea weeds. «J. Mar. Biol. Ass. Un. Kingdom», v. 30, 1952.
- Clements F. E. Plant indicators, the relation of plant communities to process and practice. «Carnegie inst. Wash. Publ.», № 290, 1920.
- Cotton A. D. On the growth of *Ulva lactuca* L. in water polluted by sewage. «Kew. Bull. Misc. Int.» v. 15, 1910.
- Crawford O. G. S. Air survey and archeology. «Geogr. Journ.», v. 61, № 5, 1923.
- Crawford O. G. S. Archeology in the field. 1953, N. J.
- Dyksterhuis E. J. Condition and management of range land, based on quantitative ecology. «J. Range Management», v. 2. 1949.
- Gradmann R. Beziehungen zwischen Pflanzengeographie und Stedlungs—geschichte. «Geogr. Zeitschr.», B. 12, 1906.
- Hall I. G. The ecology of disused pit heaps in England. «Ecology», v. 45, № 3, 1957.
- Hanson H. C. Fire in land use and management. «Amer. Midland Naturo—list», v. 21, № 2, 1939.
- Hrdlicka, Man and plants in Alaska. «Science», v. 86, 1937.
- Kolkwitz R., Marrison M. Grundsätze für die biologische Beurtheilung des Wasser nach Fauna und Flora. «Mitt. d. Kgl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung und Abwasserbeseitigung.», H. 1, 1902.
- Linstow O. Bodenanzehende Pflanzen. «Abh. d. Preuss. Geol. Landesanstalt», H. 114, 1929.
- O'Farrel M. Airborne camera spots vineyard problems. «Industr. Photogr.», № 7, 1957.
- Poldebard A. La trace de Rome dans le Désert de Syrie. Le Limes de Trajan à la conquête arabe. Recherches aériennes (1925—1932). «Bibliot. archéologique et historique.», T. 18, 1934.
- Rediske T. H., Selders A. A. The absorption and translocation of strontium by plants. «Plant Physiol.», v. 28, 1953.
- Sampson A. W. Plant succession in relation to range management. «U. S. Dept. Agric. Bull.», № 791, 1919.
- Spooner G. M. Observation on the absorption of radioactive strontium and yttrium by marine algae. «J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom». v, 28, 1949.
- Strassburger E. Streifzuge an der Riviera. 1904, Jena.
- Stafford R. W. Vegetation surveys. «Gas. Age», № 12, 1946.
- Stobe G. Augens zinatnes nutozu pielietošana archeologiskos petiyumos. «Изв. АН. Латв. ССР», № 6. 1937.
- Talbot M. W. Indicators of Southwestern conditions. «U. S. Dept. Agric. Bull.», 1782, 1937.
- Thomas W. L., C. O. Sauer, B. Bates. L. Mumford. Man's role in changing the face of the earth. 1956, Chicago.
- Zeiner H. M. A botanical survey of Angel Moundes site. «Am. Journ. Bot.», v. 33, 1945.

Применение растительных индикаторов вносит в процесс познания природных явлений ряд специфических особенностей, которые можно сформулировать в виде следующих выводов:

Визуальность наблюдений

Многие элементы ландшафта (почвы, горные породы, грунтовые воды) редко обнажаются и их большей частью нельзя наблюдать непосредственно. Растительные индикаторы помогают обнаружить скрытые их свойства, с которыми растительность связана прямо или косвенно, ибо растительность физиономична, легко доступна визуальному наблюдению и непосредственно отображается на аэроснимках. Визуальность наблюдений обуславливает широкое использование индикационного метода при картировании природных ресурсов.

Пространственность наблюдений

Изучение распространения элементов ландшафта, скрытых от непосредственного наблюдения, сопряжено с бурением, шурфовкой, опробованием в отдельных точках. Пространственное распределение этих элементов определяется с помощью интерполяции между отдельными точками наблюдения. Растительные индикаторы позволяют заменить интерполяцию непосредственным прослеживанием границ между объектами картирования по границам индикационных признаков. В связи с пространственностью индикационных наблюдений растительные индикаторы также позволяют обнаруживать природные явления, обладающие своеобразной конфигурацией (макрополигональность, современные тектонические нарушения, генерации террас, русла, береговые валы и т. п.), незамеченные ранее при спорадических специальных исследованиях.

Усиление наблюдений

Многие природные явления на ранних стадиях развития какого-либо процесса (радиоактивное заражение местности, геохимическое обогащение соединениями металлов, появле-

ние эманаций нефтяных углеводородов, заложение в грунтах карстовых каверн и суффозионных просадок) или природные явления незначительной протяженности (кимберлитовые трубки, заторфованные карстовые воронки, перекрытые песком русла) проявляются в столь незначительных концентрациях или размерах, что применение обычных методов поисков требует большого, иногда практически невыполнимого объема работ. Растительные индикаторы значительно усиливают или расширяют выражение этих явлений, что и позволяет их обнаружить.

Биологический синтез наблюдений

Специальные измерения большого числа отдельных показателей природных явлений (температуры, влажности воздуха, засоления, механического состава, количества поглощенных оснований, гумусности, кислотности почв и мн. др.), выполненных в метеорологической будке или почвенной лаборатории, трудно синтезировать и определить их биологический эффект, необходимый при сельскохозяйственной оценке производительности земель. Растительные индикаторы представляют биологический показатель, удобный для анализа возможностей сельскохозяйственного использования климатических и почвенных ресурсов.

Комплексность наблюдений

В настоящее время при исследованиях получают много отдельных показателей природных факторов. Их обычно трудно свести в определенные природные сочетания и на их основании выделить комплексные типологические единицы (почвенные разности, климаты, ландшафты, сельскохозяйственные угодья). Еще труднее по этим показателям проследить распределение типологических единиц на значительной территории. Растительность, связанная с самыми разнообразными условиями природных комплексов, служит индикатором этих типологических единиц. Растительные индикаторы могут быть использованы для их выделения, классификации и картирования.

Причинность наблюдений

Формирование многих природных явлений (развитие почв и торфяников, распределение снега, интенсивность стока, режим грунтовых вод, формирование микроклимата и пр.) связано с развитием и жизнедеятельностью самих растений, поэтому объяснить их развитие, учесть их баланс без при-

влечения ботанических данных невозможно. Растительные индикаторы объясняют их формирование, служат показателями для расчета баланса и распределения, определяют тенденцию развития процессов и могут явиться «предсказателями» изменений в ближайшем будущем.

Историчность наблюдений

Изучение динамики природных процессов, происходивших в течение последних столетий и десятилетий, требует особой детальности и точности, которые обычно труднодостижимы. Растительные индикаторы (направление сукцессий, изменение жизненности, колебания толщины годичных колец деревьев, остатки отмерших растений, следы повреждений растений) позволяют вскрыть направление природных процессов и их относительную скорость (потепление или похолодание климата, засоление или рассоление почв, тектонические поднятия или опускания), иногда датировать отдельные стадии с точностью до 2—3 лет, фиксировать и датировать повторяемость катастрофических явлений (наводнения, цунами, вулканические извержения, грязевые потоки), определить территориальное распространение этих процессов.

Ритмичность наблюдений

Многие природные явления при кратковременном посещении исследователь застаёт на определенной фазе ритмического колебания и ему трудно установить общую картину всего цикла подвижного состояния (прилив — отлив, половодье — межень, переувлажнение — пересыхание, промывание — засоление, промерзание — оттаивание). Растительные индикаторы свидетельствуют о состоянии природного явления не только во время посещения, но и в остальные периоды, дополняя этим непосредственные наблюдения. Колебания условий в разные годы (высоты снежного покрова, продолжительности затопления лиманов, увлажнения почв, климатического режима) нарушают представление о среднем типичном состоянии природного явления при изучении его в течение одного случайного года. Растительные индикаторы, синтезирующие многолетние условия, дополняют одногодичные наблюдения и дают оценку среднего многолетнего их состояния.

Детальность наблюдений

В процессе картирования согласно существующим методическим положениям многие природные явления выделяются в слишком общем виде. При этом исключается выявление

мелких деталей внутренней структуры контуров. Растительные индикаторы могут значительно детализировать представление об объектах специального картирования (мелкие линзы верховодки, структура тектонической и метаморфической трещиноватости, разновозрастные генерации в пределах террас, слоистость одновозрастных отложений, мозаичность почвенного контура и др).

Скорость наблюдений

Ряд явлений меняется быстрее, чем производится специальное картирование (например, картирование течений, фенологическое картирование). В таких случаях растительные индикаторы служат средством быстрого картирования явлений на большой площади. При этом получают карту, близкую к синхронной. В других случаях скорость наблюдений вызывается необходимостью рекогносцировочной оценки местности в ограниченный промежуток времени. Растительные индикаторы служат лучшим средством для быстрой ориентировки в общих физико-географических условиях, оценки основных черт природных условий и выявления общих закономерностей.

Экономичность наблюдений

Использование всех возможностей применения растительных индикаторов, отмеченных в перечисленных выше пунктах, позволяет снизить стоимость поисковых и исследовательских работ, особенно на стадии предварительных изысканий. Индикационные исследования, основанные на визуальных наблюдениях и использовании современных технических средств, являются сравнительно дешевыми и весьма эффективными.

СПИСОК
ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ,
УПОМЯНУТЫХ В ТЕКСТЕ*

- Abies alba* Mill. 71
Acacia karoo Hayne 222
Acantholimon armenum Boiss. et Huet 265
Acantholimon balchanicum Eug. Kor. 214
Acantholimon marmoreum Eug. Kor. 84
Acanthophyllum brevibracteatum Lipsky 214
Acanthophyllum glandulosum Bunge ex Boiss 84
Acer pseudoplatanus L. 227
Acer tataricum L. 250
Acer trautvetteri Medw. 227
Achillea borealis Bong. 291
Achillea gerberi M. B. 82, 112
Achillea millefolium L. 67, 181, 295
Achillea nobilis L. 53
Achillea tenuifolia Lam. 267
Achnanthes longipes Ag. 296
Achnanthes taeniata Ag. 125
Aconitum maximum Pall. 268, 291
Aconitum napellus L. s. l. 73
Acorus calamus L. 68, 82
Acroptilon repens (L.) DC. 299, 302
Actinocyclus ehrenbergii 296
Adonis vernalis L. 68
Adoxa moschatellina L. 67, 72
Aegopodium podagraria L. 70, 101, 103, 104
Aeluropus litoralis (Gouan.) Parl. 76, 78, 79, 81, 110, 112, 113, 157, 161, 166, 223, 247, 255, 258, 293
Aeluropus repens (Desf.) Pari. 93, 96, 166
Aethusa cynapium L. 251
Agriophyllum arenarium L. 300
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn. 84, 160
Agropyrum desertorum (Fisch.) Schult. 82, 90, 109, 110, 111, 112, 218, 281, 292, 302
Agropyrum pectiniforme Roem. et Schult. 90, 109, 110, 131, 280
Agropyrum prostratum P. B. 78, 202
Agropyrum repens (L.) P. B. 54, 58, 59, 62, 73, 81, 89, 90, 95, 96, 102, 107, 108, 109, 110, 112, 126, 131, 155, 159, 160, 250, 254, 298
Agropyrum sibiricum (Willd.) P. B. 80, 109, 110, 112, 171, 210, 214, 257
Agropyrum sibiricum var. *dasyphyllum* (Schrenk.) Roshev. 53, 75, 94, 112, 209, 214, 219
Agrostis alba L. 33, 68, 91, 102, 126, 129, 295
Agrostis canina L. 33, 70, 102, 159, 250, 251
Agrostis capillaris L. 70
Agrostis maritima L. 126
Agrostis prorepens G. Mey. 126
Agrostis stolonizans Bess. 54
Agrostis tenuifolia M. B. 254
Agrostis vulgaris With. 68, 69, 255, 299
Alchimilla rigida Busr. 48
Alchimilla vulgaris L. s. l. 250
Alectoria jubata Par. 72
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass. 99, 137
Alhagi camelorum Fisch. 63, 166
Alhagi persarum Boiss. et Bushe. 52, 55, 76, 86, 90, 146, 148, 149, 152, 155, 166, 172

* Список латинских названий высших растений составлен по «Флоре СССР» и Index kewensis с учетом некоторых новых обработок.

- Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv. 33, 75, 81, 142, 147, 159, 160, 161, 171, 175, 223, 299
Alisma plantago — aquatica L. 271
Alliaria brachycarpa M. B. 227
Alliaria officinalis Andr. 67, 72, 227
Allium bakeri Regel 6
Allium globosum L. 198
Allium fistulosum L. 6
Allium pseudoflavum Vved. 265
Allium schoenoprasum L. 126
Allium victorialis L. 268, 277
Alnus fruticosa Rupr. 268
Alnus glutinosa (L.) Gaertn. 129, 270
Alnus tenuifolia L. 261
Alopecurus alpinus Sm. 100, 278
Alopecurus geniculatus L. 924
Alopecurus glacialis C. Koch. 84, 243
Alopecurus pratensis L. 70, 82, 99, 129, 131, 159, 251, 254
Alopecurus vaginatus Pall. 126, 243
Alopecurus ventricosus Pers. 107, 109, 247
Alsine verna Wahld 200
Althaea officinalis L. 74
Alyssum bertholonii Desv. 204
Alyssum desertorum Stapf. 198
Amaranthus blitum L. 72
Amaranthus retroflexus L. 72
Ammodendron conollyi Bge. 84, 85, 263.
Ammophila arenaria Link. 70
Amphipleura rutilans Moench. 296
Aphora commutata Cl. 121
Amygdalus nana L. 110
Amygdalus turcomanica Lincz. 206, 214
Anabasis aphylla L. 55, 79, 111, 146, 161, 207, 219, 257, 258
Anabasis brachiata F. et. M. 79, 113, 244
Anabasis cretacea Pall. 71, 202, 219
Anabasis depressa Eug. Kor. 222
Anabasis eriopoda (Schrenk.) Benth. 112, 113
Ana asis gypsicola Iljin 80
Anarasis salsa (C. A. M.) Benth 55, 74, 77, 80, 82, 83, 109, 110, 112, 206, 209, 212, 213, 214, 216, 219, 222, 279
Anabasis salsa var. *depressa* Eug. Kor. 59
Anabasis salsa var. *typica* Eug. Kor. 59
Anabasis truncata (Schrenk.) Bge. 83
Anagallis arvensis L. 45
Andromeda polifolia L. 87, 100, 246, 269, 271
Andropogon filifolius. (Nees) Stend 216
Androsace hausmannii Leybold 200
Androsace villosa L. s. l. 84
Aneurolepidium angustum (Trin.) Nevski 109
Aneurolepidium paboanum (Claus.) Nevski 82, 109, 112
Aneurolepidium pseudoagropyrum (Trin.) Nevski 91
Aneurolepidium ramosum (Trin.) Nevski 75, 82, 92, 97, 107, 108, 109, 110, 112, 280, 281, 298
Angelica silvestris L. 104, 251
Antennaria dioica (L.) Gaerth. 54, 70, 87, 102, 104, 250, 251
Anthemis arvensis L. 251
Anthemis tinctoria L. 71
Anthoxanthum odoratum L. 102, 250
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. 68
Anthyllis polyphylla W. et K. 71
Anthyllis vulneraria L. 71
Apera spica venti (L.) P. B. 68
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. 99
Arctium tomentosum Mill. 250, 292
Arctostaphylos uva—ursi (L.) Spreng. 87, 100, 241
Arctous alpina (L.) Niedenzu 99, 180, 248, 278
Aristida karelinii (Trin. et Rupr.) Roshev. 55, 75, 76, 81, 84, 85, 263
Aristida pennata Trin. 112, 113, 300
Armeria arctica Rupr. 100
Armeria bottendorffensis Wallr. Beitr. 31
Armeria halleri Willd 200
Armeria vulgaris var. *maritima* Mill. 53
Arrhenatherum elatius (L.) M. et K. 169
Artemisia absinthium L. 68, 73, 82, 298, 299
Artemisia arctica Less. 268
Artemisia arenaria D. C. 84, 159, 168, 209, 112, 149, 152, 210
Artemisia astrachanica P. Pol. 110, 112
Artemisia austriaca Jacq. 82, 90, 92, 107, 108, 109, 110, 249, 280, 298, 300
Artemisia fragrans Willd. 265
Artemisia frigida Willd. 91, 108, 109, 198, 285
Artemisia glauca Pall. 107, 298
Artemisia hanseniana Bess. 302
Artemisia herba alba Asso s. l. 52, 76, 77, 81, 82, 85, 86, 90, 112, 113, 147, 170, 210, 256

- Artemisia incana* Kell. auct. 55, 86, 160, 210, 214, 216, 249, 300
Artemisia juncea Kas et Kir. 246
Artemisia kemrudica Krasch. 96, 112, 244, 252
Artemisia karatavica Krasch. et Abol. 246
Artemisia laciniata Willd., 107
Artemisia latifolia Ldb. 107
Artemisia lercheana Web. 90, 97, 110, 111, 112, 130, 159, 161, 257, 258, 281
Artemisia lessingiana Bess. 214
Artemisia maicara (Krasch.) N. Pavl. 214
Artemisia maritima L. s. 1. 75, 77, 78, 82, 111, 202, 214, 215, 216, 219, 280, 298
Artemisia marschalliana Spreng. 106, 109, 110, 199, 209, 243, 244
Artemisia monogyna W. et K. (*A. salina*) 82, 110, 112, 209, 258
Artemisia nitrosa Web. 80, 107, 108, 109
Artemisia pauciflora Web. 55, 59, 77, 80, 97, 109, 110, 111, 112, 155, 212, 214, 218, 219, 279, 281
Artemisia pontica L. 107, 108, 110
Artemisia procera Willd. 299
Artemisia rhodantha Rupr. 226
Artemisia salsoloides Willd. 71, 202
Artemisia santolina Schrenk. 52, 55, 76, 85, 112, 113.
Artemisia scoparia W. et K. 112, 252
Artemisia semiarida Krasch, et Lavr. 90, 302
Artemisia serotina Bge. 91
Artemisia schrenkiana Ldb. 109, 199
Artemisia sieversiana Willd. 90, 298
Artemisia sublessingiana Krasch. s. 1. 91, 198, 199, 209, 244, 302
Artemisia taurica Willd. 90
Artemisia terrae albae Krasch. s. 1. 80, 209, 210, 219, 257, 302
Artemisia tianschanica Krasch. 91
Artemisia transiliensis P. Pop. 91
Artemisia tridentata Nutt. 206
Artemisia vulgaris L. 295
Arthrospira jenneri Stitz. 297
Arum maculatum L. 68
Asarum europaeum L. 101
Asclepis metallorum Duvign. et G. Leonard 215
Asperula odorata L. 91, 103
Asplenium adiantum nigrum L. 204
Asplenium adulterinum Milde. 204
Asplenium serpentini Tausch. 200, 204
Asplenium trichomanes L. 203
Asplenium viride Huds. 204
Aster alpinus L. 108, 217
Aster amellus L. s. 1. 71, 81
Aster tripolium L. 74, 78, 82
Asterionella japonica Wight. 124
Astragalus alpinus L. 48
Astragalus ammodendron Bge. 84, 85, 113
Astragalus brachylobus D. C. 203
Astragalus contortuplicatus L. 112
Astragalus danicus Retz. 70
Astragalus deserti M. Pop. 214
Astragalus frigidus (L.) Bge. 99
Astragalus pattershonii A. Gray 200
Astragalus paucijugus C. A. M. 112
Astragalus preussii A. Gray 200
Astragalus stevenianus DC. 265
Astragalus thlaspi Lipsky 203
Astragalus thompsonae S. Wats. 200
Athyrium alpestre (Hoppe) Rylands 140, 216
Atraphaxis spinosa L. 84, 206, 214, 219
Atraphaxis frutescens (L.) Ewersm. 246
Atriplex cana C. A. M. 55, 59, 74, 97, 109, 110, 199, 207, 213, 219
Atriplex canescens (Pursh.) Nutt. 201
Atriplex hastata L. 78
Atriplex hastata f. *salina* Wallr. 53
Atriplex moneta Bge. 203
Atriplex pedunculata L. 77, 79
Atriplex rosea L. 72, 203
Atriplex tatarica L. 73, 78, 110, 175, 250, 258, 300
Atriplex verrucifera M. B. 74, 77, 81, 109, 110, 131
Atropa belladonna L. 72
Aulacomnium acuminatum (Lind. et Arn.) 242
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwgr. 70, 96, 99, 180, 182
Aulacomnium turgidum (Wahlb.) Schwgr. 99, 182
Aurinia saxatilis Desv. 194, 203
Azalea pontica L. 202

Bangia fuscopurpurea (Dillwyn) Lyngbye 296
Bassia sedoides Asch. 202, 214
Beckmannia eruciformis (L.) Host. 53, 54, 82, 84, 128, 158, 254
Bellorocha malleus 124
Berberis vulgaris L. 267
Betula ermanii Cham. s. 1. 43, 268
Betula humilis Schrenk. 270
Betula middendorffii Trautv. et Mey. 246
Betula nana L. 99, 138, 180, 181, 241

- Betula pubescens* Ehrh. 129
Betula verrucosa Ehrh. 204
Bolboschoenus (Scirpus) maritimus (L.) Palla. 110, 112, 113, 134, 141, 162, 175
Brachypodium pinnatum (L.) P. B. 82, 97, 107, 199
Briza media L. 68, 70, 250
Bromus inermis Leyss. 59, 84, 90, 106, 107, 108, 109, 110, 181, 220, 250, 251, 254, 298
Bromus macrostachys Desf. 281
Bromus riparius Rehm. 251, 298
Bromus sibiricus Drob. 182
Bromus tectorum L. 281, 299
Bromus variegatus M. B. 267
Brunella vulgaris L. 70, 299
Bryopogon divergens (L.) Elenk. 137
Bulliarda vaillantii D. C. 203
Büscheria metallorum L. 200
Butomus umbellatus L. 82, 96, 130
Caccinia crassifolia (Vent.) C. Koch. 215
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth. 82
Calamagrostis epigeios (L.) Roth. 68, 69, 100, 106, 107, 108, 142, 168, 220, 254, 285
Calamagrostis lanceolata (L.) Roth. 68, 70, 104
Calamagrostis langsdorfii (Link) Trin. 43, 182, 297
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) P. B. 68, 95, 96, 107, 126, 181, 253, 278
Calamagrostis obtusata Trin. 277
Calamagrostis pseudophragmites (Hall) Trin. 52, 75, 161, 171, 172, 254
Calla palustris L. 102, 125
Calliargon cordifolium (Hedw.) Kindb. 69, 246
Calliargon giganteum (Schimp.) Kindb. 271
Calliargon sarmentosum (Wahlenb.) Kindb. 99
Calligonum aphyllum (Pall.) Gurke 34, 112
Calligonum arborescens Litw. 28, 75, 76, 81, 263
Calligonum caput medusae Schrenk. 85, 263
Calligonum junceum Litw. 97, 112
Calligonum molle Litw. 85
Calligonum polygonoides L. 267
Calligonum setosum Litw. 76, 112, 134, 167, 175, 263
Callithamnion corymbosum (Sm.) Lyndb. 296
Calluna vulgaris (L.) Hill. 67, 69, 70, 71, 100, 169, 199, 205, 269, 283, 295
Caltha palustris L. 80, 82
Calystegia sepium (L.) R. Br. 68, 73
Camelina microcarpa Andr. 203
Campanula glomerata L. 251
Camphorosma lessingii Litw. 74, 192
Camphorosma monspeliacum L. 80, 97, 109, 110, 131, 199
Camptothecium lutescens (Huds.) Br. eur. 70
Camptothecium nitens (Schreb.) Schimp. 99
Caragana frutex (L.) C. Koch. 212, 214, 216, 280
Caragana pumila Pojark. 109
Cardamine bellidifolia L. 278
Cardaria draba (L.) Desv. 81
Carduus nutans L. 292, 298
Carduus uncinatus M. B. 203
Carex algida Turcz. 242
Carex acuta L. 122, 131
Carex appropinquata Schum. (C. paradoxa) 92, 96, 269, 270
Carex aquatilis Wahlb. 68, 128, 180, 181, 254
Carex caespitosa L. 254, 270
Carex canescens L. 70, 253
Carex digitata L. 82
Carex disticha Huds. 68
Carex driandra L. 246
Carex glauca Scpp. 70
Carex globularis L. 67, 100, 102, 181
Carex gracilis Curt. 128, 169, 271, 299
Carex hirta L. 68, 70
Carex hostii Schkuhr. 55, 299
Carex humilis Leyss. 68, 82, 287
Carex hyperborea Drej. 292
Carex inflata Huds. 82, 169, 175, 269
Carex intermedia Good. 96
Carex lasiocarpa Ehrh. 67, 122, 169, 246, 269, 270, 293
Carex limosa L. 83, 89, 100, 102, 271, 293
Carex melanostachya M. B. 59, 108, 131, 142
Carex nigra (L.) Reichard. 68, 82, 102, 129, 255, 277, 299
Carex norvegica Willd. 126
Carex obtusata Liljebl. 182
Carex omskiana Meisn. 108, 269
Carex pachystylis Gav. 86, 112
Carex pauciflora Lightf. 67, 68, 70, 71, 102, 269, 271
Carex physodes M. B. 112, 252
Carex pilosa Scop. 103, 104

- Carex praecox* Schreb. 134
Carex rhynchophysa C. A. M. 277
Carex rigida Good. 99, 180
Carex rostrata Stock. 246
Carex sabynensis. Less. 242
Carex schmidtii Meinsch. 129, 255
Carex siegertiana Vechtr 96, 158
Carex stricta Meinch. 246
Carex stenophylloides V. Krecz. 208, 265
Carex stans Drej. 95, 99, 292
Carex subspathacea Wormskj. 126
Carex supina Millb. 209
Carex tenella. Ehrh. 102
Carex uralensis C. B. Clarke 82, 100, 112
Carex vesicaria L. 104, 253, 254, 270
Carex vulpina L. 68
Carum carvi L. 68
Cassiope tetragona (L.) D. Don. 87
Castanea sativa Mill. 72
Centaurea cyanus L. 54, 72
Centaurea jacea L. 81
Centaurea marschalliana Spreng. 106
Centaurea phrigna L. 82
Centaurea scabiosa L. 112, 218
Centaurea sibirica L. 199
Centaurea squarrosa Willd. 210
Cephalaria uralensis (Murr.) Schrad. 203
Cephalorrhizum oopodum M. Pop. et Kor. 80
Ceramium ciliatum 120
Ceramium rubrum 120, 122, 296
Cerasus (Prunus) fruticosa (Pall.) Woron. 71, 107, 280
Cerataulina bergonii L. s. l. 124
Ceratocarpus arenarius L. 82, 202, 218, 249, 300, 302
Ceratocarpus turkestanicus Sav. — Rycz. 82, 113
Ceratocolax hartzii Hall. 122
Cetraria cucullata (Bell.) Ach 138
Cetraria islandica (L.) Ach. 100
Cetraria nivalis (L.) Ach. 99, 137, 180
Chaetoceros danicus 124
Chaetoceros debilis 124
Chaetoceros furcellatus 125
Chaetoceros mitra 125
Chaetoceros socialis 125
Chaetoceros tortissimus 124
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. 67, 68, 81, 86, 102, 246, 270
Chamaemelum oreades Boiss. 243
Chamaenerium angustifolium 68, 73, 268, 277, 295
Chelidonium majus L. 48, 73, 104
Chenopodium album L. 81, 250, 298, 299
Chenopodium bonus henricus L. 72
Chenopodium foliosum (Moench.) Aschers 73, 280
Chenopodium hybridum L. 72
Chlamydomonas ehrenbergii Gorosch. 297
Chrysanthemum bipinnatum L. 278
Cichorium intibus L. 53
Cirsium arvense (L.) Scop. 250, 298
Cirsium oleraceum (L.) Scop. 102, 104
Cirsium vulgare (Savi) Airy Shaw. 292
Cladonia alpestris (L.) Rabh. 68, 99, 100, 138, 181
Cladonia coccifera (L.) Willd. 99
Cladonia gracilis (L.) Willd. 99
Cladonia mitis Sandst. 137
Cladonia rangiferina (L.) Web. 99, 100, 102, 104, 181
Cladonia sylvatica (L.) Hoffm. 99, 102
Cladophora rupestris Kütz. 296
Cleistogenes squarrosa (Trin) Keng. 91
Cleome lypskyi M. Pop. 204
Cleome noëana Boiss. 203
Closterium acerosum Ehrb. 297
Cnidium dubium (Schkuhr.) Thell. 68, 82, 107
Coccolithus huxleyi Stev. 124
Colpodium colchicum (Albov) Woron. 243
Colpodium fibrosum Trautv. 243
Colpodium humile (M. B.) Griseb. 300
Comarum palustre L. 96, 246, 270, 293
Contioselinum gmelini Cham. et Chlecht. 291
Convallaria majalis L. 68
Convolvulus arvensis L. 45
Convolvulus erinaceus Ldb. 85
Convolvulus fruticosus Pall. 52, 113
Convolvulus lineatus L. 202
Corispermum marschallii Stev. 74
Cotoneaster racemiflora (Desf) C. Koch 206, 214
Cousinia bipinnata Boiss. 214
Cousinia tungeana Reg. et Schmalh. 203
Cousinia karatavica Regel et Sohn. 246
Cousinia spryгинi Kult. 203
Crotalaria cobaltiocla Duvign. et Plancke 32, 200
Crotalaria francaissiana L. 216
Crataegus curvisepala Lindm. 295
Cressa cretica L. 78
Cryptosepalum dasycladum Harms. 216

- Cyclotella meneghiniana* 121
Cymatocarpus heterophyllum (M. Pop.)
 N. Busch 203
Cynodon dactylon (L.) Pers. 63, 78,
 82, 141, 163, 299
Cynoglossum officinale L. 227
Cynoglossum holosericeum Stev. 227
Cyperus rotundus L. 141
Cypripedium calceolus L. 71
Cystoseira barbata C. A. Agardh. 120,
 296, 303
Cytisus austriacus L. 300
Cytisus ruthenicus Fisch. 213, 250
Dactylis glomerata L. 53, 68, 89, 102,
 106, 107, 267
Daphne kamtschatica L. 268
Daphne sophia Kalen. 202
Dasya pedicellata C. A. Agardh. 121
Daucus carota L. 295
Deschampsia arctica (Spreng.) Schischk.
 278, 299
Deschampsia caespitosa (L.) P. B. 33,
 68, 70, 91, 102, 159, 299
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. 70
Descurainia sophia (L.) Schur. 203
Dianthus acicularis Fisch. 108
Dianthus arenarius L. 81, 84
Dianthus carbonatus Klok. 203
Dianthus hypanicus Andr. 203
Dianthus leptopetalus Willd. 208
Dianthus superbus L. 70
Diapensia lapponica L. 87
Dicranum elongatum Schleich. 99, 181
Dicranum undulatum. Br. eur. 69, 104,
 294, 298
Digraphis arundinacea (L.) Trin. 68,
 70, 82, 108, 128, 251, 254
Dilophus fasciola J. Ag. 120
Dilophus repens J. Ag. 120
Dimorphotheca pluvialis L. 45
Draba araratica Rupr. 243
Draba hirta L. 100
Draba repens M. B. 84, 243
Drepanocladus exannulatus (Br.)
 Warnst. 99
Drepanocladus lapponicus (Norre)
 Smirn 246
Drepanocladus uncinatus (Hedw.)
 Warnst. 99
Drepanocladus vernicosus (Lindb)
 Warnst. 70
Drosera angelica Huds. 271
Drosera rotundifolia L. 97
Dryas drummondii L. 261
Dryas octopetala L. 99, 180
Dryas punctata Juz. 242
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woyнар.
 102
Dryopteris linnaeana Christ. 101, 102
 216, 268
Dryopteris spinulosa (Mull.) Ktze.
 102, 216
Dryopteris phegopteris (L.) Christens.
 216
Dupontia fischeri R. Br. 100
Echinops meyeri (DC.) Iljin 203
Echinops ritro L. 71, 203, 214
Echinopsilon hyssopifolium (Pall.)
 Moq. 54, 78, 134, 141
Echinopsilon sedoides (Pall.) Moq.
 110, 207, 300
Ectocarpus siliculosus (Dillw) Lyngb.
 121
Elaeagnus angustifolia L. 129, 142,
 147, 159, 167, 168, 171
Elymus arenarius L. 181
Elymus giganteus Vahl. 34, 84, 112,
 168, 258
Elymus lanuginosus Trin. 212, 214
Empetrum nigrum L. 67, 102, 138,
 180, 181, 182, 246, 248, 269, 271,
 278, 283
Enteromorpha intestinalis (L.) Link.
 296
Ephedra distachya L. 109, 218, 219,
 298
Ephedra intermedia Schr. et C. A. M.
 84, 112, 207, 214, 252
Ephedra strobilacea Bge 55, 76, 90,
 170, 256, 263
Epilobium arcticum Schmels. 278
Epilobium latifolium L. 261
Epilobium nervosum Boiss. [et Buhse
 67
Epipactis atrorubens (Hoffm.) Schult.
 71
Equisetum arvense L. 100, 181
Equisetum fluviatile L. 122, 160, 271,
 293
Equisetum heleocharis Ehrh. 82
Equisetum palustre L. 82, 246
Equisetum variegatum Schleich. 261
Equisetum silvaticum L. 81, 100, 102,
 104
Eragrostis arundinacea Roshev. 112
Eragrostis boehmii Hack 215
Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et
 Spack. 75, 86, 96, 113, 247, 281, 299
Eremosparton aphyllum (Pall.) F. et
 M. 112
Eremurus anderiensis (M. B.) Rgl. 75
Erianthus ravennae (L.) P. B. 75, 78
Erica cinerea L. 199
Erigeron canadensis L. 54, 299
Eriogonum ovalifolium Nutt. 201

- Eriophorum angustifolium* Roth 82, 99, 100, 246
Eriophorum gracile Koch 89
Eriophorum medium Anderss. 100
Eriophorum vaginatum L. 81, 82, 83, 98, 100, 180, 246, 269, 270, 271, 283
Erysimum cheiranthoides L. 71
Erysimum cretaeum (Rupr.) Schmalh. 202, 204
Erysimum gelidum Bge. 243
Erysimum versicolor Andr. 90, 300
Erythraea gypsicola Boiss. 80
Eucalyptus incrassata Labill. 263
Eucalyptus santalifolia R. Br. 263
Eucampia zoodiacus 124
Eugenia montana Wight. 206
Euglena viridis (Schr.) Ehrb. 206
Euphorbia gerardiana Jacq. 112
Euphorbia marschalliana Boiss. 285
Euphorbia petrophila 227
Euphorbia ponjutinii C. A. M. 226
Euphorbia seguieriana Neck. 219, 265, 267
Euphorbia uralensis Fisch. et Link. 96
Euphorbia virgata W. et K. 53, 299
Eurotia ceratoides (L.) C. A. M. 77, 110, 202, 218, 258
Exuviaella baltica Cienkowski 124
Fagus sylvatica L. 33, 71, 91
Ferula tatarica Fisch. 209, 219
Festuca arenaria Osbeck 84
Festuca duriuscula L. 199
Festuca lenensis Drob. 182
Festuca orientalis Kern. 108, 254
Festuca ovina L. 67, 68, 100, 205, 250, 251, 255, 298
Festuca pratensis Huds. 68, 70, 106, 267
Festuca pseudosulcata Drob. 184
Festuca rubra L. s. l. 54, 126, 129, 159, 237, 278
Festuca sylvatica Vill. 82
Festuca sulcata Heck s. l. 81, 90, 95, 97, 107, 108, 109, 110, 130, 155, 160, 168, 198, 209, 210, 214, 219, 237, 244, 249, 251, 267, 280, 285, 298, 300
Festuca supina Schur. 87, 181
Festuca varia Haenke 243
Filago (Gnaphalium) arvensis L. 54, 72
Filipendula hexapetala Gilib. 59, 82, 106, 107, 142, 237, 251, 267
Filipendula kamtschatica (Pall.) Maxim. 284
Filipendula stepposa Juz. 107, 108
Filipendula ulmaria (L.) Maxim. 39, 82, 102, 103, 104
Fragaria viridis. Duch. 106
Frankenia hirsuta L. 77, 109, 110
Fraxinus excelsior L. 71
Fraxinus pennsylvanica Marsch. 129
Fucus ceranoides L. 121
Fucus serratus L. 121
Fucus sherardi L. 121
Fucus vesiculosus L. 121, 122
Gagea reticulata (Pall.) Roem. et Schult 299
Gaillonia bruguieri A. Rich 80, 215
Galatella divaricata (M. B.) Novopokr. 109
Galatella ledebouriana Cass. 107
Galatella trinevifolia (Less.) Novopokr. 110
Galatella rossica Novopokr. 80, 107
Galeobdolon luteum Huds. 103
Galeopsis tetrahit L. 73
Galium hercynicum Weig. 70
Galium palustre L. 70
Galium rubioides L. 96
Galium ruthenicum Willd. 110
Galium uliginosum L. 299
Galium verum L. 67, 107, 130, 155, 209
Gamanthus gamocarpus (Moq.) Bge. 213
Gamanthus ovinus Bge. 55, 203
Genista stenophylla Schur. 48
Genista tinctoria L. 129
Genista tinctoria var. *latifolia* DC. 129
Gentiana barbata Froel. 242
Gentiana nivalis L. 48
Gentiana pneumonanthe L. 107
Geranium palustre L. 82
Geranium pratense L. 80, 251
Geranium sanguineum L. 81, 102
Geranium silvaticum L. 216, 277
Geum rivale L. 70, 81, 95, 103, 104
Glaux maritima L. 77, 107
Glyceria aquatica (L.) Wahlb. 82, 128, 254
Glycyrrhiza aspera Pall. 112
Glycyrrhiza glabra L. 75, 89, 109, 110, 112, 142, 159, 175
Glycyrrhiza uralensis Fisch. 171
Gnaphallium uliginosum L. s. l. 54, 72
Gypsophila paniculata L. 106, 199
Gypsophila patrinii Ser. 199
Gypsophila struthium Fenzl. 80
Halimocnemis karelinii Moq. 83, 96, 113, 252
Halimocnemis molissima Bge. 203

- Halimodendron halodendron* (Pall.) Vess (*H. argenteum*) 75, 167
Halocharis hispida (C. A. M.) Bge 55, 96, 247
Halocnemum strobilaceum (Pall.) M. B. 52, 55, 74, 76, 79, 80, 94, 97, 112, 113, 142, 148, 157, 159, 160, 164, 166, 172, 222, 256, 258, 263
Halosphaera viridis 121, 123
Halostachys caspica (Pall.) C. A. M. 76, 77, 79, 94, 113, 142, 159, 160, 164, 166, 172
Haloxydon ammadendron (C. A. M.) Bge. 112
Haloxydon aphyllum (Minkw.) Jilin 27, 28, 55, 76, 79, 83, 85, 90, 97, 112, 113, 146, 147, 166
Haloxydon persicum Bge. 55, 76, 83, 85, 113, 256, 263
Haplophyllum bucharicum Litw. 203
Harrimanella hypnoides (L.) Cov. 138
Haumaniastrum katangense (S. Moore) Duvign. et Plancke. 200
Heleocharis euuniqlumis Zinserl. 96, 126, 130
Heleocharis eupalustris Lindb. 82
Heleocharis eupalustris var. *glaucescens* Zinserl. 129
Heleocharis palustris (L.) R. Br. 1. 158, 171, 220, 271
Helichrysum arenarium (L.) Moench 106, 199, 209, 251
Helictotrichon (Avena) desertorum (Less) Pilger 108, 109, 205, 209, 212, 237, 244, 298
Hepatica nobilis Gars. 70
Hepatica triloba Gilib. 70
Heracleum dulce Fisch. 284
Heracleum lanatum Michx. 291
Heracleum sibiricum L. 68, 80
Herniaria glabra L. 54, 72
Hibiscus trionum L. 45
Hieracium echioides Lumn. 84
Hieracium pilosella L. 102, 104
Hieracium villosum Jacq. 251
Hierochloë odorata (Lilj.) Roem. et Schult. 96, 131
Hippocrepis comosa L. 71
Hippuris maritima Wahn. 126
Holoschoenus vulgaris Link. (*Scirpus holoschoenus* auct.) 112, 168
Horaninowia anomala (C. A. M.) Moq. 300
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link. 107
Hordeum leporinum Link. 113
Humulus lupulus L. 68, 72
Hydrocotyle vulgaris L. 70
Hylocomium proliferum (L.) Lindb. 69, 99, 100, 102, 104, 180, 283, 294
Hylocomium turgidum Wg. Schwaegr. 100
Hyoxyanthus niger L. 73, 280
Hypnum commutatum 72
Hypnum hyperboreum L. 99
Hyssopus cretaceus Dub. 202
Ilex aquifolium L. 72
Inula britannica L. 54, 96, 107, 130
Inula silicina L. 81
Isatis tinctoria L. 203
Isoetes lacustris L. 122
Ixiolirion tataricum (Pall.) Roem. et Schult. 52
Jasione montana L. 54, 72
Juncus atratus Krock. 108
Juncus bechuanis Schonl. 222
Juncus buffonius L. 299
Juncus effusus L. 67, 271, 299
Juncus gerardii Lois. 54, 77, 79, 110, 126, 131, 255
Juncus maritimus Lam. 75, 223
Juncus trifidus L. 241
Juniperus communis L. 181
Juniperus monosperma 206
Juniperus turcomanica B. Fedtsch. 84, 206
Juniperus turkestanica Kom. 192
Juniperus uthaensis Lemm. 267
Jurinea arachnoidea Bge. 82
Jurinea depressa C. A. M. 84, 243
Jurinea cretacea Bge. 202, 204
Jurinea cyanoides (L.) Rchb. 218
Jurinea kirghisorum Janisch. 202, 204
Jurinea mollis Rchb. 203
Jurinea multiflora (L.) B. Fedtsch. 90, 109, 280
Jurinea polyclonos DC. 110
Kalidium Moq. 60, 194
Kalidium caspicum (L.) Ung. — Sternb. 55, 74, 76, 79, 97, 113, 142, 159, 160, 166, 172, 222, 258
Kalidium foliatum (Pall.) Moq. 109, 112, 208
Karelinia caspica (Pall.) Less. 78, 161
Kochia laniflora (S. G. Gmel.) Borbas 74
Kochia prostrata (L.) Schrad. 55, 80, 90, 92, 107, 108, 110, 155, 202, 209, 210, 214, 218, 219, 265, 280
Koeleria caucasica Don. 267
Koeleria delavignei Czern. 129, 255
Koeleria glauca (Schuhr.) DC. 81, 82, 84, 100, 112, 209

- Koeleria gracilis* Pers. 82, 90, 109, 182, 209, 218, 249, 267, 285, 298, 300
Lactuca serriola L. 250, 298
Ladyginia bucharica Lipsky. 204
Lagochilus platyacanthus Rupr. 210
Lagonychium farctum (Bouks. et Sol.) Bobr. 142, 159, 175
Laminaria saccharina (L.) Lamouroux 122
Lampsana intermedia M. B. 45
Lappula myosotis Mnch. 203
Lappula patula (Lehm.) Aschers 280
Larix dahurica Turcz. 129, 184
Larix decidua Mill. 71
Larix sibirica Ldb. 33, 71, 92, 184
Lasiagrostis splendens (Trin.) Kunth. 81, 86, 112, 152, 167, 168
Lathyrus pratensis L. 59, 68, 106, 107
Lathyrus tuberosus L. 107
Lathyrus vernus (L.) Bernh. 68, 81
Ledum palustre L. 67, 68, 70, 100, 181, 213, 269, 270, 271
Leontice ewersmannii Bge. 206, 215
Leontodon autumnalis L. 80
Leontodon hispidus L. 295
Lepidium latifolium L. 78
Lepidium meyeri Claus. 219
Lepidium perfoliatum L. 78, 280, 281
Lepidium vesicarium L. 285
Leucanthemum segetum Stank. 251
Leucanthemum vulgare Lam. 69, 251
Leucobryum glaucum (L.) Schimp. 70
Libanotis intermedia Rupr. 59, 107, 108
Libanotis montana All. 82
Licmophora paradoxa Ag. 296
Ligustrum vulgare L. 202
Lilium tenuifolium Fisch. 184
Limonium gmelinii (Willd.) Ktze. 54, 107, 108, 109, 161, 255
Limonium (Statice) otolepis (Schrenk.) Ktze 78, 161
Limonium suffruticosum (L.) Ktze. 55, 56, 75, 76, 113, 256
Linaria cretacea Fisch. 219
Linosyris tatarica (Less) C. A. M. 77, 109, 110, 205
Linosyris (Crinitaria) villosa (L.) 32, 92, 107, 108, 109, 110, 205, 209
Liriodendron chinense Sarg. 226
Liriodendron tulipiferum L. 226
Lodyginia bucharica Lypski 31
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. 86, 138
Londesia simplex L. 216
Lonicera coerulea L. 181
Lotus corniculatus L. 251
Luzula confusa Lindb. 100, 241
Luzula multiflora (Ehrh.) Irji. 70
Luzula pilosa (L.) Willd. 70
Lychnis sibirica L. 80
Lycium barbatum L. 293
Lycium ruthenicum Murr. 147
Lycium turcomanicum Turcz. 55, 75, 76, 134, 142, 160, 166, 172, 175, 223, 293
Lycopodium annotinum L. 81
Lycopodium clavatum L. 204
Lycopodium selago L. 241
Lysimachia vulgaris L. 270
Majanthemum bifolium (L.) F. Schmidt 68, 81, 102
Majanthemum kamschaticum Kom. 268
Malcolmia turkestanica Litw. 299
Matricaria inodora L. 70, 250
Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro. 102, 103
Medicago falcata L. s. l. 82, 155, 156, 250, 251
Medicago glutinosa M. B. 227
Medicago lupulina L. 68, 69, 70
Medicago romanica Prod. 108, 110
Medicago sativa L. 227
Melampyrum nemorosum L. 68
Melampyrum pratense L. 216
Melandrium album (Mill.) Garcke. 71
Melandrium dioicum Coss. et Germ. 201
Melica altissima L. 73
Melica nutans L. 277
Melilotus albus Desr. 58, 63, 75, 78
Melilotus officinalis Desr. 298
Melilotus polonicus Desr. 142, 159
Melosira ambigua O. M. 297
Melosira moniliformis (O. Müll) Ag. 296
Melosira nummuloides (Dillw.) Ag. 121
Melosira sulcata (Ehr.) Kütz. 124
Menyanthes trifoliata L. 122, 293
Mercurialis perennis L. 73
Milium effusum L. 68, 81, 101, 216, 277
Mnium cuspidatum Hedw. 69
Mnium rostratum 70
Molinia coerulea (L.) Moench. 68, 71, 81, 96, 169, 250
Morus alba L. 159
Mulgedium alpinum Less. 216
Mulgedium tataricum D. C. 53, 54
Myosotis alpestris Schmidt 267
Myosotis palustris Roth. 53, 104
Myosotis silvatica Hoffm. 237
Myriophyllum spicatum L. 125, 271

- Myriophyllum verticillatum* L. 122
Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge. 79, 113, 219, 244
Nardus stricta L. 53, 54, 67, 68, 69, 70, 71, 169, 241
Navicula longirostris Bory. 121
Navicula viridis Ktz. 297
Nepeta mucronata Bge. 285.
Nereia filiformis (L. Ag.) Zanard. 120
Nigella arvensis L. 45
Nitraria Schüberi L. 74, 76, 79, 112, 113, 160, 166, 223, 263
Nitschia apiculata (Greg.) Grun. 121
Nitschia delicatissima Cl. 124
Nitschia frustulum Hust. 121
Nitschia ovalis Arn. 121
Nitschia seriata Cl. 125
Noaea mucronata (Forsk.) Asch. et Schweinf. 265
Nonea pulla DC. 54
Nuphar luteum (L.) Sm. 67, 122, 125, 271
Nymphaea candida Presl. 82, 122, 271
Nymphaea stellata Willd. 222
Nymphoides peltata (S. G. Gmel.) Kuntze (Limnanthemum) 122
Ochrolechia tartarea Mass. 180
Oenanthe aquatica (L.) Poir. 82, 122
Ofalston monandrum (Pall) Moq. 74
Onosma simplicissimum L. 217
Orostachys spinosa (L.) C. A. M. 108, 109
Oryzopsis hymenoides (Roem. et Schult.) Ricker 200
Oscillatoria antliaria Järg. 297
Oscillatoria limosa Ag. 297
Oscillatoria rubescens DC. 297
Oxalis acetosella L. 45, 81, 102
Oxyeoccus microcarpus Turcz. 88, 269
Oxyria digyna (L.) Hill. 243
Oxytropis DC.
Oxytropis pilosa (L.) DC. 106, 237
Oxytropis revoluta Ldb. 268
Padina pavonia (L.) Lam. 120
Padus racemosa (Lam.) Gilib. 73, 129
Panicum crus galli L. 54
Parnassia palustris L. 126, 242
Parmelia vagans Nyl. 198
Parrya ermanii Ldb. 268
Parrya nudicaulis (L.) Rgl. 278
Pastinaca sativa L. 295
Pedicularis amoena Adans. 242
Pedicularis lapponica L. 181
Pedicularis versicolor Wahlb. 180
Pedicularis verticillata L. 126
Peganum harmala L. 72
Peltigera aphthosa (L.) Willd. 68
Pennisetum flaccidum Gris. 299
Pennisetum orientate Rich. 214
Peridinium brevipes 125
Peridinium pellucidum (Pen.) Lemm. 185
Peridinium pusillum (Pen.) Lemm. 297
Peridinium trochoideum 124
Petrovskia abrotanoides Kar. 214
Petrovskia scrophularifolia Bge. 153
Petasites spurius (Retz.) Rchb. 250
Petasites tomentosus DC. 254
Petrosimonia brachiata (Pall.) Bge. 63, 64, 78, 109, 110, 141, 258
Petrosimonia crassifolia (Pall.) Bge. 74, 79, 81
Petrosimonia glaucescens (Bge.) Iljin 207, 222
Petrosimonia oppositifolia (Pall.) Litw. 222, 279
Petrosimonia triandra (Pall.) Simon-kaï 110
Peucedanum calcareum Alb. 48
Peucedanum cervaria (L.) Cuss. 71
Peucedanum lubimenkoanum Kotov. 107
Peucedanum morisonii Bess. 106, 107, 108, 244
Peucedanum ruthenicum M. B. 108, 212, 267
Phaeocystis pouchetii 121
Phleum boemeri Wib. 298
Phleum phleoides (L.) Simk. 82, 84
Phleum pratense L. 69, 70, 129, 254, 267
Phlomis pungens Willd. 110
Phlomis tuberosa L. 59, 81, 82, 106, 108, 109
Phragmites communis Trin. 32, 53, 75, 76, 80, 113, 122, 125, 126, 131, 134, 141, 147, 157, 160, 161, 164, 166, 168, 171, 172, 175, 220, 222, 223, 258, 271
Phyllodoce taxifolia Salisb. 48, 138
Phyllophora brodiaei 122
Phyllophora interrupta 122
Phyllophora nervosa (D. C.) Grev. 121
Picea excelsa Link. 129
Picea sitchensis 261
Picris hieracioides L. 250
Pinguicula alpina L. 242
Pinus idulis Engelm. 206
Pinus monophylla Torr. et Frem. 267
Pinus ponderosa Dougl. 252, 267
Pinus pumila (Pall.) Rgl. 43, 87

- Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. 129, 184
Pinus silvestris L. s. l. 184
Pinus silvestris f. *pumila* Abolin 59
Pinus silvestris f. *litwinowii* Sukacz. 59
Pinus silvestris f. *willkommii* Sukacz. 59, 270
Pinus silvestris f. *uliginosa* Abolin 59
Pistacia vera L. 84, 206
Placodium chrysolenum Savicz. 72
Plantago lanceolata L. 54, 72
Plantago maritima 126
Plantago media L. 299
Plantago salsa Pall. 108, 109
Plantago subpolaris L. 126
Pleurozium schreberi (Willd) Mitt. 69, 70, 102, 104, 294
Poa alpigena (Fr.) Lindm. 100, 278, 299
Poa angustifolia L. 73, 106, 107
Poa annua L. 250
Poa arctica R. Br. 99, 181, 283
Poa bulbosa L. 55, 85, 86, 96, 112, 198, 214, 247, 265, 299, 300, 302
Poa litwinowiana Ovcz. 226
Poa palustris L. 95
Poa pratensis L. 102, 129, 182, 254, 298, 299
Poa trivialis L. 159
Polemonium boreale Adans. 100
Polygala serpyllifolia Fischer — Oost. 31
Polygonatum officinale All. 104
Polygonum amphibium L. 271
Polygonum aviculare L. 71, 81, 249
Polygonum aviculare var. *litorale* Merte et Koch. 53
Polygonum bistorta L. 251, 278
Polygonum hydropiper L. 81, 299
Polygonum nodosum Pers. 254
Polygonum scabrium Moench. 299
Polygonum viviparum L. 180
Polypodium vulgare L. 203
Polypogon maritimus Willd. 113
Polysiphonia arctica Greville 122
Polysiphonia elongata (Huds) Harv. 121
Polysiphonia opaca Zanard. 120
Polytoma uvella Ehrb. 297
Polytrichum commune Hedw. 69, 100, 102, 269, 298
Polytrichum gracile Sm. 69
Polytrichum hyperboreum R. Br. 180, 181
Polytrichum piliferum Hedw. 68, 72
Polytrichum strictum Sm. 72, 99, 180, 270
Polytrichum juniperinum Willd 68
Populus diversifolia Schrenk. 75, 135, 142, 167
Populus hybrida M. B. 142, 172
Populus nigra L. 129
Populus pruinosa Schrenk. 135
Populus tremula L. 129
Populus trichocarpa L. 261
Portulaca oleracea Linn. 54
Potamogeton compressus L. 122
Potamogeton fluitans L. 125
Potamogeton natans L. 271
Potamogeton perfoliatus L. 82, 271
Potentilla acaulis L. 91
Potentilla alba L. 67
Potentilla arenaria Borkh. 84
Potentilla bifurca L. 53
Potentilla erecta (L.) Hampe 69
Potentilla glaucescens Willd. 106, 199
Potentilla nivea L. 48
Potentilla opaciformis Th. Wolf. 208
Potentilla recta L. 267
Prosopis glandulosa Torr. 164
Prunus prostrata Ldb. 210
Prunus spinosa L. s. l. 267
Psathyrostachys juncea (Fisch.) Nevski. 92, 108, 109, 199, 209
Psephellus troitzkii D. Sosn. 48
Psylliostachys spicata (Willd.) Nevski 78
Ptarmica cartilaginea Ldb. 59, 107
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. 268, 295
Pteridium tauricum (Presl.) V. Krecz. 95
Ptilidium ciliare (L.) Hampe 99, 182
Ptilium crista castrensis (Hedw.) De Not 69, 100
Puccinellia convoluta Fourr. s. l. 74, 78, 107, 109
Puccinellia distans (L.) Parl. 110, 255
Puccinellia dolicholepis Krecz. 55, 258
Puccinellia gigantea Grosch. 134
Puccinellia maritima (Huds.) Parl. 126
Puccinellia suecica Holmb. 126
Puccinellia tenuissima Litw. 107
Pulmonaria officinalis L. 101, 103
Pulsatilla flavescens (Zuccar) Juz. 182
Pulsatilla patens (L.) Mill. s. l. 44, 102, 104
Purshia tridentata DC 252
Pyrethrum achillefolium M. B. 80, 90, 92, 109, 110, 160, 208, 209, 210, 300
Pyrethrum bipinnatum (L.) Willd. 278
Pyrethrum chilliophyllum Boiss. 265
Pyrethrum millefolium (L.) Willd. s. l. 82, 90

- Pyrethrum myriophyllum* C. A. M. 265
Quercus iberica Stev. 267
Quercus lanuginosa Thill. 71
Quercus pedunculata Ehrh. 199
Quercus pubescens Willd. 199
Ramischia secunda (L.) Garcke 67
Ranunculus acer L. 70
Ranunculus gracilis Clarke 138
Ranunculus orthoceras Benth. et. Hock. 279
Ranunculus polyanthemus var. *wolgensis* 129
Ranunculus propinquus C. A. M. 216
Ranunculus repens L. 81
Raphanus raphanistrum L. 54, 72
Reaumuria fruticosa Bge. 52, 55, 56, 75, 76, 86, 90, 112, 113, 157, 170, 175, 256
Reaumuria oxiana (Ldb) Boiss. 112
Retama raetam (Forck.) Webb. 156
Rhacomitrium hypnoides Lindb. 99
Rhacomitrium lanuginosum 241
Rhamnus cathartica L. 48, 250
Rhamnus frangula L. 129
Rhamnus sintonisii Rech. 214, 267
Rheum tataricum L. 219
Rhinanthus major L. 70, 251
Rhinanthus minor L. 70
Rhizosolenia fragilissima Bergon. 124
Rhizosolenia imbricata A. Henck. 124
Rhizosolenia longyseta Bergon. 121
Rhus cotinus L. 202
Rhus toxicodendron L. 226
Rhynchospora alba (L.) Vahl. 271, 283
Rhytidadelphus triquetrus (Hedw.) Lindb. 69, 102
Ribes nigrum L. 72, 102, 277
Roegneria (Agropyrum) angustiglumis Nevski. 278
Roripa amphibia (L.) Bess. 82
Rosa acicularis Lindl. 100
Rosa canina L. 167
Rosa cinnamomea L. 107
Rubus chamaemorus L. 88, 100, 102, 269, 271
Rubus humilifolius C. A. M. 102
Rubus idaeus L. 73
Rubus nessensis W. Hall 295
Rubus saxatilis L. 45, 68, 97, 100, 107, 142, 181
Rumex acetosella L. 54, 70, 71, 72, 295
Rumex obtusifolius L. 104
Sagittaria sagittifolia L. 122, 271
Salicornia herbacea L. 32, 52, 55, 63, 74, 76, 77, 78, 79, 92, 94, 107, 110, 113, 141, 148, 160, 166, 207, 258
Salix alba L. 129, 167
Salix acutifolia Willd. 129
Salix australior Andress. 142
Salix caspica Pall 129
Salix caprea L. 100
Salix cinerea L. 125, 129
Salix fumosa Turcz. 242
Salix glauca L. 99, 138, 213
Salix herbacea L. 138, 180, 241
Salix lanata L. 99, 100, 180, 213, 256
Salix lapponum L. 241
Salix ledebouriana Trautv. 75, 171
Salix myrsinites L. 138, 181
Salix polaris Wahlb. 87, 241
Salix pulchra Cham. 99, 100
Salix reptans Rupr. 100
Salix reticulata L. 180
Salix rossica L. 129
Salix rotundifolia Trautv. 99
Salix stipulifera Floder. 181
Salix triandra L. 125, 129
Salsola arbuscula Pall. 55, 74, 76, 77, 82, 83, 85, 86, 90, 112, 113, 157, 170, 175, 244, 256
Salsola aucheri Bge. 206, 214, 215
Salsola brachiata Pall. 109, 214, 222, 281
Salsola crassa M. B. s. 1. 55, 63, 78, 110, 207, 222, 258
Salsola dendroides Pall. 55, 113, 142, 146, 147, 159, 166, 172, 247, 293
Salsola foliosa (L.) Schrad. 110, 208
Salsola gemmascens Pall. 55, 76, 79, 83, 113, 146, 170, 192, 252
Salsola incanescens C. A. M. 83
Salsola lanata Pall. 74, 78, 96, 113, 222
Salsola laricifolia (Turcz.) Litw. 192, 214
Salsola paletziana Litw. 263
Salsola richteri Kar. 55, 76, 83, 92, 97, 112, 134, 175, 263
Salsola rigida Pall. 77, 79, 86, 90, 96, 97, 112, 113, 244, 293
Salsola ruthenica Iljin 96, 134
Salsola sclerantha C. A. M. 83
Salsola soda L. 77
Salsola stellulata E. Kor. 112
Salsola subaphylla C. A. M. 55, 113
Salsola subaphylla var. *arenaria* Drob. 53
Salsola subaphylla var. *typica* Drob. 53
Salsola turcomanica Litw. 113, 252
Salsola verrucosa M. B. 299.
Salvia nemorosa L. 81
Salvia nutans L. 80, 82
Salvia pratensis L. 68, 251

- Salvia stepposa* Schost. 106, 108
Salvia verticillata L. 68, 82
Sambucus ebulus L. 95
Sambucus nigra L. 72
Samolus valerandi L. 74
Sanguisorba officinalis L. 68, 107, 108, 142, 182, 220
Sanicula europaea L. 70
Sarcobatus vermiculatus (Hock.) Torr. 159
Saussurea amara (L.) DC. 107
Saussurea mikeschini Iljin 226
Saussurea salsa (Pall.) Spreng. 77, 108
Saussurea tilesii Ldb. 268
Saxifraga caespitosa L. 87
Saxifraga merckii Fisch. 268
Scabiosa isetensis L. 209
Scenedesmus acuminatus (Lager.) Chod. 297
Scenedesmus quadrifolia H. Sm. 303
Sceletonema costatum 124
Scheuchzeria palustris 82, 175, 180, 269, 270, 271
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla 82, 125, 130, 131, 258, 271
Scleranthus perennis L. 203
Scolochloa festucacea Link. 53, 82, 271
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpz. 246
Scorzonera radiata Fisch. 184
Sedum acre L. 70, 81
Sedum gypsicolum Boiss. et Reut 80
Sedum hybridum L. 198
Sedum maximum L. Suiter 182
Sedum purpureum (L.) Schult 124
Seidlitzia florida (M. B.) Boiss. 267, 285
Senecio campester DC. 100, 278
Senecio palmatus Pall. 284
Senecio resedaefolius Less 278
Senecio squalidus L. 295
Senecio vernalis W. et K. 73
Senecio viscosus L. 73
Seseli eriocarpum L. 199
Seseli glaucum Pall. 203
Seseli ledebourii G. Don. 108
Seseli petraeum M. B. 48
Seseli strictum Ldb. 107
Sesleria coerulea (L.) Ard. 71
Setaria viridis (L.) P. B. 81, 161, 250
Sibbaldia tetrandra Bge. 84
Sieversia rotundifolia (L.) Grene 268
Silaus besseri D. C. 77, 107, 108
Silene acaulus L. 87
Silene cobalticola Duvign. et Plancke 31, 200
Silene compacta Fisch. 203
Silene cucubalus Wibel. 251
Silene pauciflora (Ehrh.) Pers. 84
Silene wolgensis (Willd.) Bess. 208, 219
Sinapis arvensis L. 54, 70, 72
Sisymbrium orientale L. 302
Sium latifolium L. 96
Smirnowia turkestanica Bge. 84, 263
Solanum dulcamara L. 72
Solidago virga aurea L. 100, 216, 292
Sonchus arvensis L. 298
Sonchus oleraceus L. 45
Sophora alopecuroides L. 171
Sparganium affine Schnizl 122
Sparganium friesii Beurl. 271
Sparganium simplex Huds. 122
Sphaerophorus globosus Valn. 137, 180, 181
Sphagnum acutifolium Ehrh. 96, 102
Sphagnum amblyphyllum Russ. 270
Sphagnum angustifolium G. Jens. 246, 269, 270
Sphagnum apiculatum. Lindb. 70, 270, 271
Sphagnum balticum Russ. 271
Sphagnum compactum DC. 68
Sphagnum cuspidatum Ehrh. 162, 269, 270, 271
Sphagnum depressorum. 162
Sphagnum dusenii C. Jens. 68, 246, 269, 271
Sphagnum fuscum (Schimp.) Klingr. 72, 89, 269, 270, 271
Sphagnum girgensohnii Russ. 102, 180
Sphagnum lenense Lindb. 100, 180
Sphagnum magellanicum Brid. 246, 270
Sphagnum medium Limp. 69, 72, 89
Sphagnum obtusum Warnst. 269
Sphagnum platyphyllum (Sull. ex Lindb.) Warnst. 246
Sphagnum parvifolium Warnst. 269
Sphagnum recurvum 246
Sphagnum riparium Angstr. 175
Sphagnum rubellum Wills. 70, 72, 89
Sphagnum russowii Warnst. 69, 180
Sphagnum subbicolor Hampe. 269
Sphagnum subsecundum Nees. 70, 99, 269
Sphagnum teres Angstr. 100, 269
Sphagnum warnstorffii Russ. 100, 269
Spiraea crenifolia C. A. M. 34, 168, 212
Spiraea hypericifolia L. 109, 110, 168, 199, 209, 214, 216, 243, 246

- Spirogyra nitida* (Dillw.) Linck. 297
Stachys angustifolia. M. B. 203
Stachys palustris L. 80
Stellaria holostea L. 103, 104
Stellaria longipes. 100
Stellaria media (L.) Vill. 45
Stenleya pinnata (Pursh.) Britt. 200
Stereocaulon paschale (L.) Fr. 68
Stipa capillata L. 34, 59, 82, 90, 94, 106, 108, 109, 110, 155, 160, 168, 198, 199, 209, 210, 212, 214, 219, 249, 258, 292, 298, 300
Stipa caucasica Schmalh. 91
Stipa dasyphylla Czern. 300
Stipa decipiens P. Smirn. 91
Stipa glareosa P. Smirn. 91
Stipa Ioannis Cel s. l. 106, 205, 251
Stipa karataviensis Roshev. 246
Stipa kirghisorum p. Smirn. 91
Stipa korschinskyi Roshev. 109
Stipa lessingiana Trin. et Rupr. 90, 106, 108, 109, 209, 298, 300
Stipa orientalis Trin. 91
Stipa pennata Hohen. 94, 82, 199
Stipa pontica P. Smirn. 267
Stipa rubens P. Smirn. 59, 89, 90, 106, 107, 108, 109, 209, 244, 285
Stipa sareptana Becker. 82, 90, 91, 110, 212, 214, 216, 218, 219, 220, 281, 302
Stipa sibirica (L.) Lam. 184
Stipa stenophylla Czern. 90, 251, 267, 300
Stipa szowitsiana Trin. 92, 207, 214
Stipa ucrainica P. Smirn. 90
Stratiotes aloides L. 122
Striatella deliculata Ag. 296
Suaeda altissima (L.) Pall. 141, 147, 148, 175
Suaeda arucata Bge. 78
Suaeda confusa Iljin 134, 141, 207, 258
Suaeda corniculata (C. A. M.) Bge. 74, 107
Suaeda heterophylla Bge. 78
Suaeda microphylla Pall. 113, 141, 142, 172, 175, 247
Suaeda physophora Pall. 208
Suaeda prostrata Pall. 109
Suchtelenia acanthocarpa Karel. 215
Synedra tabulata (Ag.) Kutz. 296
Syringia vulgaris L. 48
Tamarix gracilis Willd. 74
Tamarix hispida Willd. 74, 76, 79, 113, 164, 166, 247
Tamarix karelini Bge. 76, 172
Tamarix leptostachys Bge. 74
Tamarix passerinoides Del. 79, 113, 166
Tamarix pycnocarpa DC 74
Tamarix ramosissima Ldb. 27, 28, 32, 34, 55, 79, 92, 129, 141, 147, 148, 156, 157, 159, 163, 164, 166, 172, 175
Tanacetum boreale Fisch. et Link. 181
Tanacetum vulgare L. 292
Taraxacum officinale Web. 29
Tetradiclis tenella (Ehrenb.) Litw. 64
Thalassiosira fluviatilis Pr. — Lavr. 121
Thalassiosira gravida Cl. 124, 125
Thalassiosira nordenskioeldii Pr. — Lavr. 124
Thalictrum alpinum L. 242
Thalictrum foetidum L. 184
Thlaspi alpestre var. *calaminaria*. 204
Thlaspi calaminare Ley. et Court. 32, 200, 204
Thuidium abietinum Br. et Sch. 72
Thymelaea passerina (L.) Coss. et Germ. 203
Thymus baschkiriensis Klok. et Shost. 202
Thymus borysthenicus Klok. et Schost. 202
Thymus calcareus Klok. et Schost. 202
Thymus carnulosus Dub. 202
Thymus cretaceus Klok. et Schost. 202, 204
Thymus dubjanskyi Klok. et Schost. 202
Thymus drucei 31
Thymus graniticus Klok. et Schost. 202
Thymus marschallianus Willd. 82, 106, 300
Thymus pallasianus H. Braun 202
Thymus pseudograniticus Klok. et Schost. 202
Thymus serphyllum L. s. l. 108, 202
Thymus tschernjaievi Klok. et Schost. 202
Thymus vulgaris L. 81
Thymus zhiguliensis Klok. et Schost. 202
Tofieldia nutans Willd. 242
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske 242
Torilis japonica (Outt) DC. 73
Tortella tortuosa (L.) Limper. 70
Tortula calcicola 72
Trachomitum (Apocynum) scabrum (Russau) Pobed. 75
Tragacantha marschalliana Ktz. 214
Tragacantha piletoclada Boriss. 214

- Tragopogon majus* Jacq. 251
Trichophorum caespitosum (L.) Hartm. 97
Trienophora bucharica Fedtsch. 204
Trientalis europaea L. 201
Trifolium ambiguum M. B. 267
Trifolium arvense L. 54, 72
Trifolium fontanatum Bobr. 227
Trifolium fragiferum L. 78
Trifolium hybridum L. 75
Trifolium montanum L. 45, 129
Trifolium pratense L. 53, 160, 227, 250, 251
Trifolium repens L. 291, 295
Triglochin maritima L. 126
Trisetum sibiricum Rupr. 100
Trisetum spicatum (L.) Richt. 268
Trollius europaeus L. 216
Tsuga hetepophylla 261
Tsuga martensiana 261
Tunica prolifera Scop. 203
Tussilago farfara L. 69, 70, 250, 251, 295
Typha latifolia L. 125
Typha angustifolia L. 80, 271

Ulex europaeus L. 199
Ulmus campestris L. 250
Ulva lactuca (L.) Le Jolis 120, 291
Urtica dioica L. 72, 102, 104
Urtica platyphylla Weld. 268, 284
Vaccinium myrtillus L. 71, 102, 138
Vaccinium uliginosum L. 68, 81, 100, 102, 181, 242, 246, 248, 269, 283
Vaccinium vitis idaea L. 99, 100, 102, 138, 180, 181, 182, 283

Vavilovia aucheri (laub. et Spach.) Feod. 243
Veratrum lobelianum L. 73, 277
Verbascum phoeniceum L. 250, 251
Veronica alpina L. 181
Veronica chamaedrys L. 68
Veronica spicata L. s. l. 84
Veronica spuria L. 107
Vicia cracca L. 126, 251
Vicia silvatica L. 100
Viola biflora L. 181
Viola calaminare Lej. 200
Viola lutea var. *calaminaria* Koch. 204
Viola rupestris F. Schmidt. 84
Viscaria alpina G. Don. 34, 201
Volvox globator L. 297
Xanthium strumarium L. 78, 84, 254
Zanardinia prototypus Nardo. 120
Zerna rubens Panz. 63
Ziziphora tenuior L. 285
Zostera marina L. 296
Zygophyllum atriplicoides Fisch. 84, 112, 203, 207, 214, 252
Zygophyllum bucharicum Fedtsch. 203
Zygophyllum eichwaldii C. A. M. 113, 222
Zygophyllum eurypterum Boiss. et Buhse. 79, 80
Zygophyllum macropterum L. 199, 222
Zygophyllum ovigerum F. et. M. 113
Zygophyllum oxianum Boriss. 161
Zygophyllum portulacoides Cham. 85, 206, 215
-

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Основы теории и практики растительных индикаторов	3
Развитие и современное состояние учения о растительных индикаторах	5
Теория растительных индикаторов	11
Индикаторные признаки растительности	11
Индикационные функции растительности	14
Экологическая замещаемость растительности и компенсация факторов местообитания	16
Методы выявления, оценки и экстраполяции растительных индикаторов	18
Методы выявления индикаторов ¹	18
Экологическая оценка индикационных функций	25
Методы экстраполяции растительных индикаторов	32
Литература	32
Растительные индикаторы климата	39
Растительные индикаторы распределения климатов	39
Растительные индикаторы распределения местных климатов и микроклиматов	42
Растительные индикаторы ритмики климатических условий	45
Растительность как индикатор климатов прошлого	47
Литература	51
Растительные индикаторы почв	53
Индикаторные признаки	53
Эколого-флористические индикаторные признаки	53
Эколого-физиологические индикаторные признаки	56
Морфологические индикаторные признаки	58
Фитоценоотические индикаторные признаки	63
Индикационная роль растительности	68
Суммарное богатство почвы	68
Кислотность почвы	70
Известковость почвы	72
Нитраты в почве	73
Засоленность почвы	74
Увлажнение почвы	81
Механический состав почвы	84
Структура почвенного профиля	86
Температура почвы	88
Индикаторная замещаемость	89
Замещаемость растительности	90
Компенсация почв	92
Растительные индикаторы ритмики и динамики почвенных условий	96
Индикаторы ритмики	96
Индикаторы динамики	97
Растительные индикаторы типов почв в различных географических зонах	99
Зона тундры	100
Зона подзолистых почв хвойных лесов	101
Зона серых почв широколиственных лесов	104
Зона черноземов степей	106
Зона каштановых почв сухих степей и полупустынь	108
Зона пустынь	111
Почвы тропической зоны	114
Литература	114

Растительные индикаторы природных вод	121
Растительные индикаторы поверхностных вод	121
Акватории океанов, морей и озер	121
Приливные зоны морских побережий	127
Периодически заливаемые поймы рек	129
Периодически заливаемые замкнутые понижения	130
Поверхностный сток с водоразделов	134
Растительные индикаторы смен гидрологических режимов	134
Растительные индикаторы условий залегания снежного покрова	138
Растительные индикаторы грунтовых вод	142
Флористические индикаторные признаки	142
Физиологические индикаторные признаки	148
Морфологические индикаторные признаки	149
Фитоценотические индикаторные признаки	152
Фелологические индикаторные признаки	154
Косвенные индикаторные признаки	156
Растительные индикаторы глубины уровня грунтовых вод	156
Растительные индикаторы химического состава грунтовых вод	161
Компенсация факторов и замещаемость индикаторов грунтовых вод	163
Гидроиндикаторы в различных ландшафтных зонах	167
Растительные индикаторы движения грунтовых вод	171
Индикаторы изменений гидрогеологических условий	176
Растительные индикаторы многолетней мерзлоты	178
Индикаторы глубины залегания многолетней мерзлоты	180
Литература	185
Растительные индикаторы горных пород, полезных ископаемых и геологического строения	192
Связь растительности с горными породами	192
Влияние геологических пород на экологию местообитания	192
Влияние географических, культурных и биотических условий на геологическую приуроченность растений	194
Индикаторные признаки растительности	201
Флористические индикаторные признаки	201
Физиологические индикаторные признаки	205
Морфологические индикаторные признаки	207
Фитоценотические индикаторные признаки	209
Растительные индикаторы горных пород и полезных ископаемых	213
Индикаторы горных пород	213
Индикаторы полезных ископаемых	216
Растительные индикаторы геологического строения	218
Интрузивные и эффузивные структуры	218
Пликативные структуры	219
Дизъюнктивные структуры	223
Растительные индикаторы новейших тектонических движений	227
Флорогенетические признаки	227
Фитоценогенетические признаки	228
Литература	230
Растительные индикаторы форм рельефа, геоморфологических процессов и четвертичных отложений	236
Связь растительности с рельефом	236
Растительные индикаторы генетических форм рельефа	239
Гравитационные формы	239
Элювиально-делювиальные формы	244

Карстово-суффозионные формы	245
Эрозионные формы	249
Аллювиальные формы	253
Морские и озерные формы	257
Ледниковые формы	259
Эоловые формы	262
Вулканические формы	265
Органогенные формы	270
Литература	273
Растительные индикаторы станций животных	276
Отряд копытных	277
Отряд хищных	279
Отряд грызунов	279
Класс птиц	282
Класс рыб	284
Подтип беспозвоночных	285
Литература	287
Растительные индикаторы культурного ландшафта	289
Поселения	289
Дороги	292
Гидротехнические сооружения	294
Промышленные объекты	295
Загрязненность воздуха и воды	297
Вырубки	298
Пашни	299
Пастбища	300
Пожары	302
Радиоактивная зараженность	303
Литература	304
Заключение	307
Список латинских названий растений, упомянутых в тексте	311