

С.А. Николаева, Н.В. Климова

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

E-mail: sanikoll@rambler.ru

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ТРАВЯНОГО ЯРУСА
ЛИСТВЕННО-СОСНОВЫХ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ
В ПРИГОРОДНЫХ ЛЕСАХ г. ТОМСКА**

Аннотация. *В пригородных лесах г. Томска в лиственно-сосновых травяных сообществах в течение 2003–2005 гг. исследованы особенности сезонного развития травяного яруса. Показаны изменения общего проективного покрытия, высоты и количества цветущих видов в течение вегетационного сезона.*

Ключевые слова: *травяной ярус; сезонные изменения; лиственно-сосновые травяные сообщества; пригородные леса.*

Проблема изучения растительного покрова, в том числе лесной растительности, является центральной в геоботанике в силу ее большого теоретического и практического значения. Это обусловлено широким комплексным использованием растительных ресурсов лесов, а также тем, что эколого-геоботанические исследования лежат в основе разработки научно-обоснованных мероприятий по рациональному ведению лесного хозяйства и повышению продуктивности лесов [1–3]. Разумное использование естественной растительности, ее охрана и повышение продуктивности сообществ затрудняются недостатком знаний о ее динамике. Многие исследователи считают, что без изучения сезонных изменений, происходящих у растений, нельзя понять многие важные стороны биологии и экологии растений, их экотипов, а также жизни сообществ, образуемых этими растениями [4–6]. Выявление характера взаимоотношений между растениями одного типа леса в годичном цикле их развития способствует лучшему пониманию причин их ярусной структуры. Поэтому определенные моменты годового ритма развития как отдельных растений, так и всего сообщества в целом часто могут быть индикаторами для многих хозяйственных мероприятий [2, 6–7].

Одним из существеннейших компонентов леса является напочвенный покров. С одной стороны, он выступает в роли индикатора экотипов, а с другой – находится в тесной связи и взаимодействии с древостоем и почвой [8]. В настоящее время имеется уже довольно много работ по изучению напочвенного покрова лесных сообществ, в том числе и фенологии сообществ разных типов леса. В частности, изучен сезонный ритм развития липовых, еловых, елово-широколиственных, сосновых, дубовых, березовых лесов Подмосковья [2, 9–16], сосновых и лиственничных лесов Красноярского края и Камчатки [2, 17–18 и др.], горных темнохвойных, лиственничных и буковых

лесов [19–23]. Сезонная динамика травяного яруса в лесах Западной Сибири по сравнению с другими районами изучена очень слабо [24–25]. Для лесов Томской области имеются лишь сведения о сроках наступления фенофаз отдельных видов лесных растений в календарях природы, составившихся в разное время для окрестностей г. Томска, г. Колпашево, р.ц. Каргасок [26–35]. Поэтому в задачу исследования входило установление особенностей сезонных изменений травяного яруса лиственно-сосновых сообществ в пригородных лесах Томска (общего проективного покрытия, высоты травяного яруса, количества цветущих видов).

В районе исследований среднегодовая температура воздуха, по данным метеостанции Томск, составляет минус 0,6°C, температура воздуха июля – 18,1°C, января – минус 19,2°C. Безморозный период длится 114 (89–139) дней. Летом и в переходные сезоны возможны заморозки на почве и в воздухе. Глубина промерзания почвы наибольшая (в среднем 70 см) в фазу «снеготаяния».

Годовое количество осадков – 517 (от 301 до 865) мм, большая часть которых выпадает в теплую половину года. Район относится к зоне избыточного увлажнения. Устойчивый снежный покров устанавливается 30–31 октября, разрушается 18–22 апреля и удерживается 176–182 дня. Высота снежного покрова под пологом леса составляет в среднем 60–80 см, а запас воды в снеге – 150–170 мм [33–34, 36]. Средние температуры и суммы осадков в годы исследований представлены в таблице.

Характеристика температуры и осадков в годы исследований

| Период, месяц | 2003 г. | | 2004 г. | | 2005 г. | |
|------------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------|--------|--------------------------|--------|
| | Температура ¹ | Сумма осадков | Температура | Осадки | Температура | Осадки |
| Холодный период ² | $\frac{-4,4}{-12,9-8,9}$ | 246,3 | $\frac{-3,8}{-12,9-8,5}$ | 312,6 | $\frac{-3,5}{-11,8-8,0}$ | 232,5 |
| Апрель | $\frac{0,4}{-4,0-6,0}$ | 32,8 | $\frac{0,1}{-4,1-5,1}$ | 52,6 | $\frac{2,2}{-2,8-8,7}$ | 35,5 |
| Май | $\frac{12,7}{6,2-20,3}$ | 42,6 | $\frac{14,2}{7,7-22,3}$ | 14,7 | $\frac{9,9}{4,3-16,6}$ | 27,8 |
| Июнь | $\frac{19,5}{14,0-26,0}$ | 51,6 | $\frac{17,8}{12,6-24,1}$ | 47,5 | $\frac{17,2}{12,0-23,5}$ | 48,6 |
| Июль | $\frac{17,9}{12,5-24,4}$ | 43,3 | $\frac{17,4}{12,9-22,9}$ | 114,4 | $\frac{19,9}{15,5-25,6}$ | 122,3 |
| Август | $\frac{16,7}{10,6-23,6}$ | 43,8 | $\frac{14,9}{10,1-21,1}$ | 57,7 | $\frac{16,7}{12,6-22,5}$ | 72,9 |
| Сентябрь | $\frac{9,7}{5,9-15,1}$ | 45,6 | $\frac{6,3}{9,2-13,8}$ | 100,8 | $\frac{9,2}{4,9-15,1}$ | 76,0 |

¹ В числителе – среднее значение, в знаменателе – среднее минимальное и среднее максимальное значения; ² Время с октября предыдущего года по апрель текущего.

Объекты исследования – лиственно-сосновые травяные сообщества, расположенные в пригородной зоне г. Томска. Постоянные пробные площади (ППП) заложены в Тимирязевском лесхозе (в 3 км к западу от Томска) в трех фитоценозах: сосновом разнотравном, березово-осиново-сосновом разно-

травном и березовом вейниково-крапивном. Возраст древостоев 60–75 лет. В их составе доминирует либо сосна (*Pinus sylvestris* L.), либо береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.); осина (*Populus tremula* L.) присутствует в одном из сообществ как содоминант. Подлесок редкой и средней густоты. Подрост в количестве 0,4–1,1 тыс. экз./га представлен в основном кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour), единично встречаются сосна, береза и осина. Средняя высота подроста составляет 1,3 м (0,1–4,1 м). Напочвенный покров хорошо развит во всех сообществах и представлен в основном видами разнотравья и высокотравья. Участие кустарничков, таежного мелкотравья и зеленых мхов незначительно. Они встречаются преимущественно на старых валежинах, вокруг стволов деревьев сосны или на приствольных повышениях берез. Почвы – светло-серые лесные на песчаных отложениях¹.

ППП-1. Сосновое разнотравное сообщество (далее сосновое сообщество) расположено на небольшой гриве. Площадь 0,09 га. Состав древостоя по запасу – 8С2Б. Сосна имеет высоту 27 м и диаметр 39 см; береза – высоту 18 м, диаметр 18 см. В кустарниковом ярусе преобладает рябина (*Sorbus sibirica* Hedl.), присутствуют черемуха (*Padus avium* Mill.), калина (*Viburnum opulus* L.). Травяной ярус имеет высоту 50–60 см и общее проективное покрытие (ОПП) 65–85%. В его составе содоминантами являются разнотравье и злаки: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), осочка большехвостая (*Carex macroura* Meinsch.), чина весенняя и Гмелина (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *L. gmelinii* Fritsch.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), вейник тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata* Trin.), бор развесистый (*Milium effusum* L.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), молочай (*Euphorbia pilosa* L.) и др. Почва светло-серая лесная оподзоленная глееватая песчаная. Высота снежного покрова в этом сообществе наименьшая (55–75 см), и снег сходит относительно рано (в третьей декаде апреля – первой декаде мая) по сравнению с двумя другими сообществами. После его схода подстилка и верхний слой почвы быстро высыхают.

ППП-2. Осиново-березово-сосновое разнотравное сообщество (далее лиственно-сосновое сообщество) представляет собой ровную площадку, полого понижающуюся в сторону ложбины, занятой березовым осоково-вейниковым сообществом. Площадь 0,13 га. Состав древостоя – 5С2Б3Ос, ед. Лщ. Сосна имеет высоту 25 м, диаметр 41 см, береза – 19 м и 22 см, осина – 20 м и 28 см соответственно. В кустарниковом ярусе присутствуют калина, рябина, малина (*Rubus idaeus* L.) и другие виды. Травяной ярус высотой 60–75 см и ОПП 70–85%. В нем преобладают сныть обыкновенная, дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), скерда лировидная и сибирская (*Crepis lyrata* (L.) Froel., *C. sibirica* L.), осока большехвостая, чина весенняя, вейник тупоколосковый, хвощ зимующий (*E. hyemale* L.), лютики однолистный и близкий (*Ranunculus monophyllus* Ovcz., *R. propinquus* C.A. Mey), костяника (*Rubus saxatilis* L.), хвощ лесной, медуница (*Pulmonaria mollissima* A. Kerner). Почва светло-серая лесная сильно оподзоленная контактно-глееватая песчаная. После схода снега подстилка и верхний слой почвы некоторое время остаются влажными.

¹ Описания почв сделаны кандидатом биологических наук Д.А. Свечниковым.

ППП-3. Сырое березовое вейниково(*C. langsdorffii*)-крапивное сообщество (далее березовое сообщество) сформировалось в слабовыраженном понижении вытянутой формы (ложбине). Выражен нанорельеф за счет приствольных повышений. Площадь 0,11 га. Состав древостоя – 10Б. Высота березы 22 м, диаметр 24 см. В кустарниковом ярусе присутствуют черемуха, калина, малина, крушина (*Frangula alnus* Mill.). В травяном ярусе преобладают высоко-травье и разнотравье: крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), вейник Лангсдорфа (*C. langsdorffii* (Link.) Trin.), сныть обыкновенная, недотрога (*Impatiens noli-tangere* L.), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), синюха обыкновенная (*Polemonium coeruleum* L.), хвощ лесной, лютики однолистный и близкий и другие виды. Почва дерново-сильнопodzolistая контактно-глеевая песчаная. Высота снежного покрова в данном сообществе наибольшая (61–93 см), и снег сходит позднее. После его схода вода над поверхностью почвы в данном сообществе держится в апреле-мае: в 2003–2004 гг. она сошла в середине мая, в 2005 г. – в начале. После этого верхние слои почвы длительное время насыщены влагой.

На ППП в течение вегетационных сезонов 2003–2005 гг. велись наблюдения за травяным ярусом с использованием метода учетных площадок [37] с периодичностью раз в 1–2 недели с мая по октябрь. В каждый срок наблюдения на ППП описывалось по 50–70 таких площадок размером 0,25 м². На всех учетных площадках определялись видовой состав травянистых растений, общее и частное проективное покрытие, высота и фенологическое состояние каждого вида. Фенологию растений изучали по методике И.Н. Бейдеман [38]. Названия видов даны по Определителю растений Томской области [39].

В напочвенном покрове изученных лиственнично-сосновых травяных сообществ выявлено 85 видов сосудистых растений. По видовому составу довольно высоко сходство между сосновым и лиственнично-сосновым сообществами (коэффициент Жакара равен 72%). Сходство березового сообщества с двумя предыдущими существенно ниже (41 и 39% соответственно).

ОПП травяного яруса лиственнично-сосновых травяных сообществ закономерно изменяется в течение вегетационного сезона (рис. 1). ОПП увеличивается с начала мая до второй декады июня. Максимальная его величина соответствует второй половине июня – первой половине июля. В дальнейшем по мере отмирания побегов и листьев трав к концу сезона (конец сентября – середина октября) идет постепенное снижение ОПП. В сосновом сообществе в начале вегетационного сезона ОПП травяного яруса составляло в среднем 1,5–22% в 2003–2005 гг., изменяясь от 0,1% в синузиях будущего разнотравья до 80% в местах развития дерновин осоки большехвостой и вейника тупоколоскового (рис. 1). В период его максимального развития ОПП составляло в среднем 65–85%, варьируя от 50% в разнотравных до 100% в хвощово-осочковых и хвощово-разнотравных синузиях. В конце вегетационного сезона величина ОПП травяного яруса снижалась в среднем до 15–50% с колебаниями на отдельных участках от 10% (разнотравные) до 90–95% (осочковые синузии).

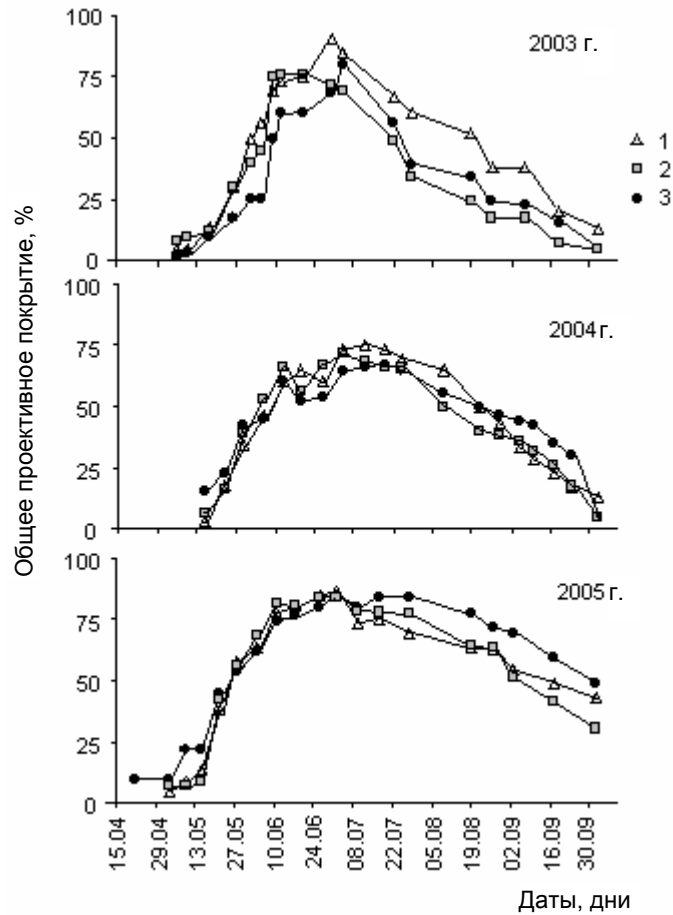


Рис. 1. Сезонная динамика общего проективного покрытия травяного яруса в лиственно-сосновых сообществах: 1 – березовое вейниково-крапивное; 2 – лиственно-сосновое разнотравное; 3 – сосновое разнотравное

В лиственно-сосновом сообществе в начале вегетационного сезона ОПШ травяного яруса составляло 2–10%, изменяясь от 0,1% (синузии будущего разнотравья) до 40–50% в синузиях осочки. В период его максимального развития ОПШ составляло 70–85%, варьируя от 40% в синузиях разнотравья до 100% в синузиях разнотравно-снытевых. К концу вегетации оно снизилось до 7–30%. Размах от 5% в разнотравных до 80% в синузиях сныти.

В березовом сообществе в начале вегетационного сезона около 70% поверхности почвы покрыто водой (в 2004 г. 73%) или снегом и водой, образовавшейся в результате его таяния (в 2005 г. 29 и 39% соответственно) и только треть (27–32%) поверхности почвы свободна. ОПШ травяного яруса в это время составляло в среднем 3–9%. При этом на фоне появляющихся всходов трав с покрытием 0,1–1% выделялись отдельные пятна цветущей ветреницы с покрытием до 75–85%. В период максимального развития трав ОПШ в сред-

нем составляло 70–85%, варьируя от 30% в хвощово-вейниковых и мелко-травно-разнотравных синузиях до 100% в синузиях высокотравья и разнотравья, щучки дернистой (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.) и хвоща лесного. В конце вегетационного сезона ОПП травяного яруса снижалось до 15–43% с колебаниями от 3–5% в разнотравных синузиях до 90% в синузиях щучки.

В целом для сезонного хода изменений ОПП травяного яруса лиственненно-сосновых лесов характерны те же особенности, что отмечаются А.А. Матвеевой [40] для травяного покрова широколиственных лесов. Но в отличие от последних величина ОПП травяного яруса лиственненно-сосновых сообществ в период его максимального развития достигает существенно больших значений (65–85%). Эта особенность – мощное развитие травяного яруса в лесах Сибири – отмечалась и другими исследователями [18, 41].

Величины ОПП травяного яруса в исследованных лесных сообществах изменяются в течение вегетационного сезона сходным образом. Различия между ними особенно заметны в начале и конце вегетации. Эти различия связаны с преобладанием в том или ином сообществе растений разных феноритмотипов. В сосновом сообществе значительную долю травяного яруса составляют летнезимнезеленые (осочка большехвостая, вейник тупоколосковый, щитовник (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs), ожига волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), земляника (*Fragaria vesca* L.)) и вечнозеленые (грушанка (*Pyrola rotundifolia*)) виды. Поэтому весной сразу после схода снега (а также в конце вегетации) земля не голая, а частично покрыта зелеными листьями этих видов. В березовом сообществе присутствуют некоторые летнезимнезеленые виды, но быстрое увеличение ОПП травяного яруса на первых порах достигается в основном за счет быстрого роста и развития весеннезеленых (ветренница, хохлатка (*Corydalis bracteata* (Steph.) Pers.)), летнезеленых (крапива, вейник Лангсдорфа, лютики) и некоторых других видов. К концу вегетации ОПП, как правило, выше в сосновом сообществе, что так же, как и в начале вегетационного сезона, связано с различиями в фенотипическом составе видов травяного яруса. Лиственненно-сосновое сообщество по сезонной динамике ОПП ближе к сосновому сообществу. Здесь после схода снега начальное покрытие дают те же летнезеленые и вечнозеленые виды, а также вечнозеленый вид – хвощ зимующий.

Более заметное влияние на величину ОПП в его сезонной динамике оказывают погодные условия конкретных лет (см. рис. 1). В 2004 г. изменения ОПП травяного яруса характеризовались плавным ходом в течение всего вегетационного сезона, но покрытие было относительно низким в период его максимального развития во всех сообществах. В 2003 г. значения ОПП травяного яруса изменялись более резко: медленное увеличение значений ОПП с начала мая до начала июня (в сосновом сообществе до второй декады июня), короткий период с высокими значениями ОПП и быстрое их снижение во второй половине вегетации (начиная с третьей декады июля). При этом период с максимальными значениями ОПП сократился с 1,5–2 мес. до одного. 2005 г. характеризуется наиболее высокими значениями ОПП травяного яруса всех сообществ в течение большей части вегетации (июнь–сентябрь), наибольшей продолжительностью (два месяца) периода его максимальных зна-

чений и медленными темпами снижения покрытия во второй половине августа и сентябре.

Высота травяного яруса этих сообществ в течение вегетационного сезона изменяется так же, как и его ОПП, но максимальной величины она достигает позднее (в основном во второй половине июля) (рис. 2). В сосновом сообществе в начале вегетационного сезона высота травяного яруса составляла в среднем 12–15 см в отдельные годы, колеблясь от 7 до 70 см по площади сообщества. По мере развития видов травяного яруса до конца июня идет увеличение его высоты, и в июле он достигает максимума. Средняя его высота равнялась 50–60 (82) см, изменяясь от 30–35 см в синузиях костяники, осочки большехвостой до 150–160 см в высокотравных и злаковых синузиях. В августе и сентябре происходило постепенное уменьшение его высоты. К началу октября она снизилась до 22–28 (65) см, колеблясь от 5 см в мелкотравных до 150 см в высокотравных синузиях.

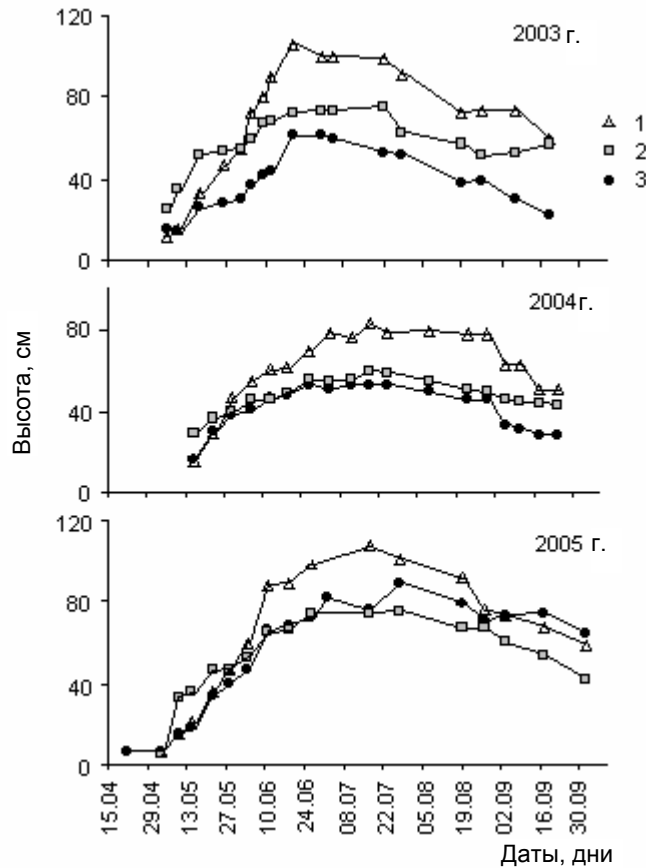


Рис. 2. Сезонная динамика высоты травяного яруса в лиственно-сосновых сообществах. Остальные обозначения см. на рис. 1

В лиственно-сосновом сообществе в начале вегетационного сезона средняя высота травяного яруса составляла 35–55 см. Она варьирует от 4 см на участках с проростками трав до 80 см на участках с хвощом зимующим. В июле высота травяного яруса увеличивалась до 60–75 см с колебаниями от 35 до 150 см по площади сообщества. К началу октября она снижалась до 40–50 см с колебаниями на отдельных участках от 5 см (мелкотравные) до 100 см (высокотравные и злаковые синузии). В березовом сообществе в начале вегетационного сезона высота травяного яруса в среднем составляла 12–15 см. Он варьирует от 7 см в небольших нанопонижениях со всходами трав до 25 см в синузиях ветреницы. В дальнейшем идет быстрое и интенсивное нарастание его высоты. В июле она доходила до 100–110 см, достигая 2–2,5 м в синузиях крапивы, а местами не превышая 30 см. К октябрю она снижалась до 50–60 см, изменялась от 10 см на отдельных участках до 180 см в синузиях крапивы и злаков.

Сезонные изменения высоты травяного яруса в исследуемых лесных сообществах идут сходным образом. Различия между ними по высоте травяного яруса особенно заметны в середине вегетации: наибольшие значения высоты наблюдаются в березовом сообществе, наименьшие – в сосновом или лиственно-сосновом. Эти различия связаны с преобладанием в этих сообществах растений разных феноритмотипов. В сосновом сообществе относительно небольшая высота травяного яруса в период максимального его развития обусловлена преобладанием в его составе таких видов, как осочка большехвостая и вейник тупоколосковый. Последние не развивают вегетативных побегов большой высоты, но и не дают сильно разрастаться другим видам за счет создаваемого ими задернения почвы.

Довольно высокие значения высоты травяного яруса в начале вегетационного сезона в этом лиственно-сосновом сообществе достигаются за счет быстрого выпрямления многолетних побегов хвоща, зимующего после схода снега. Дальнейшее незначительное увеличение высоты травяного яруса происходит за счет подрастающих побегов сныти, скерды (*C. lyrata*, *C. sibirica*), володушки (*Vupleurum aureum* (Fisch.) Soo), дудника лесного. Максимальная высота травяного яруса больше, чем в сосновом сообществе, но не достигает таких величин, как в березовом, поскольку здесь виды высокотравья не так многочисленны. Уменьшение его высоты к концу вегетации также незначительно, что во многом обусловлено присутствием в его составе многолетних побегов хвоща зимующего. Таким образом, в этом сообществе в травяном ярусе наряду с видами разнотравья и высокотравья значительное место занимает вечнозеленый вид (хвощ зимующий), но не за счет успешной конкуренции за световой ресурс в период ухудшения условий освещения, а за счет более длительного периода вегетации. В березовом сообществе описанный выше ход сезонных изменений высоты обусловлен преобладанием в травяном ярусе видов высокотравья – крапивы, сныти, синюхи, лабазника, вейника Лангсдорфа. Эти виды доминируют за счет развития высоких побегов, как правило с крупными листьями, позволяющими им успешно конкурировать за световой ресурс в условиях затенения со стороны древесного полога.

На высоту растений травяного яруса оказывают влияние погодные условия конкретных лет. В 2003 г. существенных отклонений в сезонной динамике высоты травяного яруса в изучаемых лиственно-сосновых сообществах не наблюдалось. В 2004 г., по сравнению с 2003 и 2005 гг., в середине вегетации его максимальная высота во всех сообществах была незначительной наряду с относительно низким ОПП. В 2005 г. высота травяного яруса, по сравнению с предыдущими двумя годами, была значительно больше, особенно в середине и конце вегетации. Наиболее ярко это проявилось в сосновом сообществе, что связано с развитием многочисленных генеративных побегов вейника тупоколоскового – одного из доминантов травяного яруса этого сообщества. Средняя его высота в 2005 г. была примерно в 1,5 раза выше (82 см), чем в 2003 и 2005 гг. (50–60 см).

По срокам цветения видов растений травяного яруса выделены следующие группы (по: [6, 25]): ранневесенние (начало – середина мая) – 10 видов, поздневесенние (конец мая – первая половина июня) – 16 видов, раннелетние (вторая половина июня) – 20 видов, среднелетние (конец июня – первая половина июля) – 15 видов, позднелетние (вторая половина июля – август) – 17 видов. Часть растений за три года исследований ни разу не зацвела (7 видов).

В состав группы ранневесеннецветущих видов вошли эфемероиды (ветреница, хохлатка), энтомофильные растения (ожига волосистая, осочка большехвостая и другие осоки) и растения, у которых генеративные побеги развиваются раньше вегетативных (медуница (*Pulmonaria mollissima* A. Kerner и др.)), а также хвощ лесной, калужница болотная (*Caltha palustris* L.). К поздневесенним были отнесены чина весенняя, лютик однолистный, молочай, хвощ зимующий, купальница (*Trollius asiaticus* L.), седмичник (*Trientalis europaea* L.), княженика (*Rubus arcticus* L.), перловник (*Melica nutans* L.) и др.

К группе раннелетних отнесли следующие виды: костяника, скерда лировидная, володушка, вейник Лангсдорфа, синюха, василистник (*Thalictrum simplex* L.), земляника, герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), майник (*Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), вероника (*Veronica chamaedrys* L.) и др. Некоторые виды из-за растянутых сроков цветения с конца мая до конца II–III декад июня (лютик близкий, чина Гмелина, фиалка коротковолосистая (*Viola hirta* L.)) можно отнести одновременно к двум группам (поздневесенние и раннелетние). Группу среднелетних видов составили такие виды, как сныть, бор развесистый (*Milium effusum* L.), лабазник, шлемник (*Scutellaria galericulata* L.), кипрей болотный (*Epilobium palustre* L.), подмаренник *Galium boreale* L. s. l., аконит (*Aconitum septentrionale* Koelle) и др. К позднелетним были отнесены крапива, вейник тупоколосковый, дудник лесной, скерда сибирская, щитовник, недотрога, золотарник (*Solidago virgaurea* L.) и др.

Анализ кривых цветения видов травяного яруса лиственно-сосновых сообществ показал, что во всех трех изученных сообществах более половины видов травяного яруса относится к двум группам по цветению: поздневесенней (21–28%) и раннелетней (26–30%). Кривые цветения имеют один максимум, приходящийся на июнь (рис. 3), вскоре после завершения облиствления древесно-кустарникового яруса, отмечаемого на юге Томской области в конце мая – начале июня. Аналогичная приуроченность максимума кривой цве-

тения видов травяного покрова к моменту завершения облиствения деревьев, т.е. при максимальном затенении со стороны древесного яруса, отмечается под пологом широколиственных лесов [43, 44].

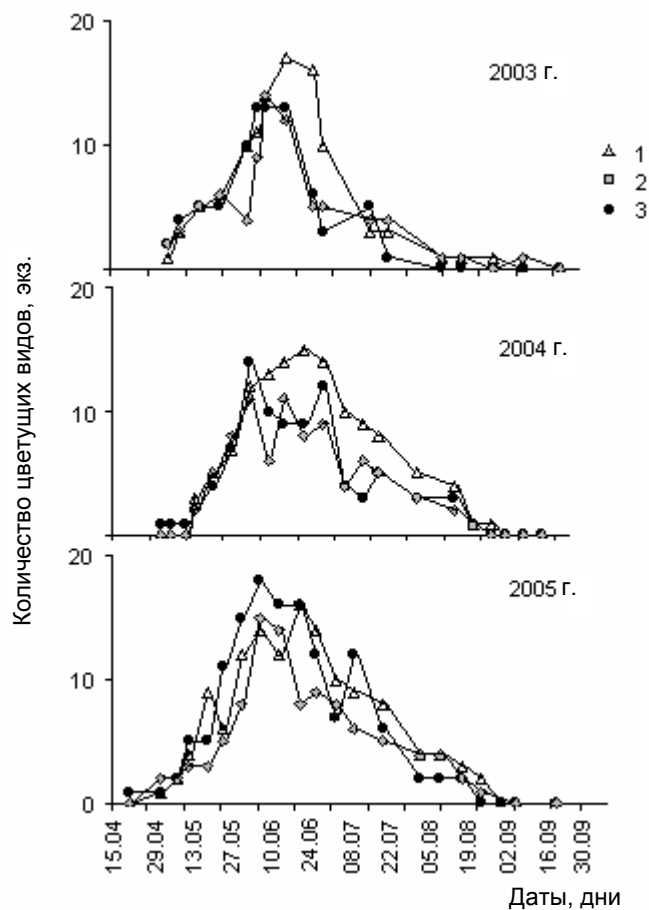


Рис. 3. Сезонная динамика количества цветущих видов травяного яруса в лиственно-сосновых сообществах. Остальные обозначения см. на рис. 1

При сравнении сезонного ритма развития видов, которые встречаются в двух или трех изучаемых сообществах, существенных различий выявлено не было. Фенологические фазы во всех сообществах начинались в близкие сроки. Некоторые отклонения в сроках не носили закономерного характера. Различия в количестве цветущих видов по годам также малозаметны. Можно только отметить, что в 2005 г. период с максимальным количеством цветущих видов (10 и более видов хотя бы в одном из сообществ) был в два раза продолжительнее: 2 мес. против 1–1,5 мес. в 2003–2004 гг.

Сравнение трех ярусов (травяного, кустарникового и древесного) этих сообществ позволяет выделить в их сезонном развитии три этапа, которые соотносятся с определенными субсезонами весны и лета (по: [35]).

Первому этапу (с конца апреля – начала мая по I декаду июня) вегетации растений соответствуют субсезоны весны – голая и зеленая весна, предлетье. В это время идет облиствление деревьев верхнего яруса (березы и осины) и кустарников (черемухи, рябины, калины и др.), интенсивно нарастает травяной ярус. Сменяя друг друга, цветут ранневесенние и поздневесенние (по цветению) виды трав: ветреница, осочка большехвостая, ожига, медуница, лютик однолистный, чина весенняя, купальница и седмичник. Под пологом леса для этого времени обычно характерны высокие показатели освещенности (20–40 тыс. люкс на высоте 1,3 м) и влажности подстилки и верхнего почвенного горизонта (от 340–120% от массы сухой почвы в березовом сообществе до 110–26% в сосновом и лиственно-сосновом сообществах). К концу этапа температуры повышаются и достигают величин, характерных для лета (температура почвы на глубине 5 см доходит до 13–15°C).

Второму этапу (со II декады июня по II декаду июля) соответствуют два субсезона лета – начальное и часть жаркого лета. Максимальных величин достигают сомкнутость листвы деревьев и кустарников, покрытие (65–85%) и высота (50–110 см) травяного яруса, а в начале этапа – количество цветущих видов. Цветут раннелетние (костяника, подмаренник северный, молочай волосистый, василистник простой, борец северный, майник, герань лесная) и среднелетние (крапива, сныть, лабазник, синюха, шлемник, скерда лировидная, вейник Лангсдорфа, володушка, скерда сибирская) виды трав. Освещенность нижних ярусов снижается до 5–10 (20) тыс. люкс и ниже. Влажность верхнего слоя почвы в этот период зависит уже от количества выпадающих осадков, но обычно ниже, чем на первом этапе. Она составляет 22–110% в березовом и 16–91% в сосновом и лиственно-сосновом сообществах.

Третьему этапу (с III декады июля по I декаду сентября) соответствуют часть жаркого лета и спад лета. Обычно появляются первые желтые листья на березе. Постепенно снижаются сомкнутость древесного и кустарникового ярусов. Начинается засыхание трав: ОПП и высота травяного яруса снижаются. Цветут позднелетние виды трав: недоспелка копьевидная (*Cacalia hastata* L.), вейник тупоколосковый, дудник лесной, золотарник. Освещенность остается такой же низкой при постепенном снижении температуры. Влажность верхнего слоя почвы зависит от количества выпадающих осадков (48–113 и 17–90% соответственно). В дальнейшем идет постепенное увеличение влажности этого слоя (до 69–151 и 34–118% соответственно).

В ходе сезонных изменений травяного яруса (ОПП, высота, количество цветущих видов) лиственно-сосновых травяных сообществ выявляются следующие особенности. В травяном покрове этих сообществ по количеству видов преобладают цветущие в июне виды (поздневесенние и раннелетние), но доминирующее положение занимают растения средне- и позднелетней групп цветения, поэтому и максимальные значения ОПП и высоты травяного яруса отмечаются позднее – во второй половине июня – первой половине июля и в июле соответственно. Кроме того, увеличение высоты травяного яруса в ию-

ле обусловлено преимущественно ростом видов высокотравья. Однако достижение максимального ОПП в синузиях с их участием наступает несколько раньше (в июне) и в дальнейшем увеличивается только процент перекрытия.

Отклонения от среднего хода роста и прохождения фенофаз видами травяного яруса в большей степени вызваны отклонениями текущих погодных условий, в меньшей степени – особенностями самих сообществ и их экотопов. Самые благоприятные условия для развития травяного яруса в лесных сообществах сложились в вегетацию 2005 г., поскольку в этом году наблюдались не только наибольшие значения высоты, ОПП и количества цветущих видов, но и наибольшая продолжительность периода с их максимальными значениями (около 2 мес.). Менее благоприятные условия были в 2003–2004 гг., но внешние проявления реакции растений были различными. В 2004 г. существенно снизились высота травяного яруса и в меньшей мере количество цветущих видов и ОПП при незначительном уменьшении продолжительности периода с максимальными их значениями (1,5–2 мес.). В 2003 г. реакция травяного яруса проявилась в замедленном развитии видов в начале сезона, более коротком периоде, когда эти показатели держатся на высоком уровне (1–1,5 мес.), и их резком снижении с середины июля до конца сезона. Особенно заметно влияние условий роста конкретных лет отразилось на травяном ярусе соснового сообщества, где наблюдается максимальный размах колебаний изученных показателей по годам. При этом при ухудшении условий роста в первую очередь уменьшаются численность побегов и соотношение между генеративными и вегетативными побегами в сторону преобладания последних, как в случае с вейником тупоколосковым. Затем снижаются высота растений и в последнюю очередь – количество цветущих видов. Влияние погодных условий на развитие травяного покрова под пологом леса и сходную реакцию растений на сезонные изменения метеоусловий отмечают и другие исследователи [6, 15].

В 2005 г. благоприятные условия для роста растений были связаны с ранним началом вегетации (уже 22 апреля в сосновом сообществе почва была свободна от снега полностью, цвела ветреница), в результате к концу мая травяной покров был хорошо развит. В июле при высоких температурах воздуха, когда обычно наблюдается недостаток влаги в почве, выпало большое количество осадков (см. таблицу), поэтому растения вторую половину вегетации функционировали на относительно высоком уровне до конца сентября.

В 2004 г. начало вегетации было неблагоприятно для развития растений. Апрель был холодным с обильными снегопадами во второй половине месяца, снег начал таять поздно (только к середине мая он полностью сошел во всех сообществах). Май был жарким (около недели максимальные температуры были более 30°C) и практически без дождей. В результате сроки начала вегетации сдвинулись и растения к началу июня не достигли необходимых размеров. Поздняя весна, по мнению И.Н. Елагина [2], неблагоприятна для развития растений в умеренных широтах из-за слишком быстрого прохождения фазы развертывания листьев и образования меньшей ассимиляционной поверхности. Большое количество осадков в июле, как и в 2005 г. (см. таблицу), частично компенсировало неблагоприятное влияние погоды начала вегета-

ции, поэтому травяной ярус во второй половине сезона сравнительно долго (около 2 мес.) сохранял достигнутые показатели ОПП и высоты.

В 2003 г. слабое развитие травяного яруса в начале вегетации было связано с более поздним ее началом, как и в 2004 г. Снег сошел на неделю позже средних сроков. Вторая половина апреля, по сравнению с 2004 г., была сравнительно теплой, май жарким, но максимальные температуры не доходили до 30°C, а осадков выпало почти в три раза больше. Поскольку в 2003 г. не было такого контраста в погодных условиях между апрелем и маем, как в 2004 г., растения травяного яруса к июню достигли практически тех же показателей, что и в 2005 г. Но весь июнь был жарким, и выпавшие во второй половине сезона осадки не смогли компенсировать недостаток влаги, израсходованной к этому времени в почве. Это привело к снижению ОПП травяного яруса и особенно количества цветущих видов во второй половине вегетации.

Таким образом, показатели травяного яруса лиственно-сосновых травяных сообществ в пригородных лесах г. Томска в течение сезона вегетации закономерно увеличиваются, достигают наибольших значений, некоторое время сохраняются на этом уровне, а затем уменьшаются. Вначале наступает максимум в количестве цветущих видов (июнь), затем общего проективного покрытия (первая декада июня – первая половина июля) и, наконец, высоты (середина июня – середина августа) травяного яруса. Такая последовательность в развитии травяного яруса этих лесов связана с количественным преобладанием в травяном покрове видов поздневесенней и раннелетней групп по цветению и доминированием по биомассе видов средне- и позднелетней групп цветения. Различия в его сезонной динамике в разных сообществах заметны в основном в начале и конце сезона вегетации и связаны с феноритмотипическим составом сообществ. Влияние погодных условий отдельных лет на ход сезонной динамики травяного яруса более существенно. Оно проявляется в изменении формы кривых цветения, проективного покрытия и высоты растений, в продолжительности отдельных отрезков этих кривых, а также в колебаниях максимальных величин, которых достигает травяной ярус в течение вегетационного сезона.

Литература

1. *Полуяхтов К.К., Веретенников С.С., Воротников В.П.* Структура лесных фитоценозов и их изучение. Горький: Изд-во ГГУ, 1978. 78 с.
2. *Елагин И.Н.* Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 230 с.
3. *Харин Н.Г., Кирильцева А.А., Грингоф И.Г.* Сезонные явления природы. Методы фенологических наблюдений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 136 с.
4. *Сукачев В.Н.* Стационарное изучение растительности. Землеведение // Бюллетень МОИП. Новая серия. 1950. Т. 3(53). С. 219–225.
5. *Бейдеман И.Н.* Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 128 с.
6. *Борисова И.В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
7. *К изучению сопряженности фенологических явлений в Восточной Сибири / Рожков А.С., Вержуцкий Б.Н., Бялая И.В., Волкова Л.М.* // Сезонная и вековая динамика природы Сибири. Иркутск, 1963. С. 42–46.

8. Дылис Н.В. Роль академика В.Н. Сукачева в развитии учения о лесе // Сообщения Лаборатории лесоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 6. С. 5–13.
9. Серебряков И.Г. О ритмике сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. 1947. № 6. С. 75–108.
10. Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растительности различных ботанико-географических зон СССР // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 9, вып. 5. С. 62–75.
11. Шик М.М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Ученые записки Московского педагогического института им. В.И. Ленина. 1953. Т. 73, вып. 2. С. 246–250.
12. Никитин С.А., Гребенникова Е.Ф. Стационарные исследования биогеоценоза сложного бора // Труды Лаборатории лесоведения АН СССР. 1961. Т. 2, вып. 1. С. 177–353.
13. Карписонова Р.А. Изменения в сезонном ритме развития дубрав Подмосквья // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 1961. Вып. 42. С. 42–53.
14. Солнцева О.Н. Сезонное развитие травяного покрова в широколиственно-еловых лесах Подмосквья // Лесоведение. 1970. № 6. С. 49–58.
15. Ермолова Л.С. Динамика травяного покрова на вырубках в связи с лесовозобновительными процессами. М.: Наука, 1981. 140 с.
16. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
17. Елагин И.Н. Сезонное развитие лиственничного леса // Сообщения Лаборатории лесоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 6. С. 83–94.
18. Елагин И.Н. Времена года в лесах России. Новосибирск: Наука, 1994. 272 с.
19. Речан С.П. Жизненные ритмы осочки большехвостой (*Carex macroura* Meensch.) // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. Биол. наук. Вып. 2. 1972. С. 14–19.
20. Зангиев М.Г. Фенология буковых лесов южного макросклона Большого Кавказа // Проблема фенологического прогнозирования: Тез. VIII совещ. Актива фенологов. Л., 1970. С. 79–80.
21. Крутовская Л.П. Сезонное развитие лесных фитоценозов низкогорий Восточного Саяна // Изучение природы лесов Сибири. Красноярск, 1972. С. 257–268.
22. Крутовская Л.П. Сравнение сезонного развития растений в двух высотных поясах // Исследование компонентов лесных биогеоценозов Сибири. Красноярск, 1976. С. 161–165.
23. Молоков В.А. Об использовании феноинтегрального метода в изучении биоклиматических условий горной темнохвойной тайги // Изучение природы лесов Сибири. Красноярск, 1972. С. 268–275.
24. Огиевский В.В., Медведева А.А. Основы агротехники лесных культур в лесах Западной Сибири. Красноярск: Красноярск. кн. изд-во, 1969. 172 с.
25. Медведева А.А. О развитии травяного покрова на гарях в темнохвойных лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1969. № 3. С. 58–65.
26. Весенние ботанические экскурсии в окрестностях г. Томска. Томск: Изд. Томск. отд. секции науч. работников, 1927. 170 с.
27. Иоганзен Г.Э. Календари природы г. Томска, подтайга Западной Сибири // Календари природы Сибири. Л., 1975. С. 59–62.
28. Крепак Д.Г. Календарь природы г. Томска и его окрестностей // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1979. С. 148–153.
29. Гончаров А.Г., Морякина В.А., Осипова В.Д. Календари природы г. Томска, подтайга Западной Сибири // Календари природы Сибири. Л., 1975. С. 63–64.
30. Холченко С.И., Парфенова Л.И. Календарь природы р.ц. Каргасок, Томская область, южная тайга Западной Сибири, наблюдатели: Добычин В.Е., Рудский В.Г. // Календари природы Сибири. Л., 1975б. С. 57.
31. Холченко С.И., Парфенова Л.И. Календарь природы г. Колпашево, Томская область, южная тайга Западной Сибири, наблюдатели: Добычин В.Е., Плотникова П.В., Шлыков Н.П. // Календари природы Сибири. Л., 1975а. С. 58.

32. Рутковская Н.В. К проблеме исследования структуры и сезонной ритмики годового климатического цикла // Вопросы географии Сибири. Томск, 1979а. Вып. 12. С. 19–35.
33. Рутковская Н.В. Климатическая характеристика сезонов года Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979б. 117 с.
34. Рутковская Н.В. География Томской области (сезонно-агроклиматические ресурсы). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. 159 с.
35. Рудский В.Г. Неделя за неделей. Календарь томской природы. Томск: Печатная мануфактура, 2004. 111 с.
36. География Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. 246 с.
37. Понятовская В.М. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209–299.
38. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
39. Вылцан Н.Ф. Определитель растений Томской области. Томск: ТГУ, 1994. 301 с.
40. Матвеева А.А. К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова в дубравах лесостепи // Ботанический журнал. 1967. Т. 52, № 4. С. 504.
41. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 440 с.
42. Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Труды Ботанического института АН СССР. 1965. Сер. 3. Вып. 17. С. 435–441.
43. Рысин Л.П. Световой режим в некоторых хвойных и лиственных типах леса // Стационарные биогеоэкологические исследования в южной подзоне тайги. М., 1964. С. 74–89.
44. Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука, 1969. 99 с.

Поступила в редакцию 21.01.2010 г.

Svetlana A. Nikolaeva, Nina V. Klimova

*Institute for Monitoring of Climatical and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia
E-mail: sanikoll@rambler.ru*

SEASONAL DYNAMICS OF HERBACEOUS STOREY IN DECIDUOUS-PINE COMMUNITIES OF FORESTS NEAR TOMSK

Summary. *During the growing season the parameters of the herbaceous storey in the deciduous-pine communities of the forests near Tomsk (West Siberia, Russia) increase, become maximum for some period of time, and then increase. The maximum of the number of flowering species is first (June), of cover is second (the first decade of June – the first half of July), and of height (mid-June–mid-August) is third in the herbaceous storey. This time sequence of development of the storey is because of prevailing the flowering species in late spring and early summer and biomass of the mid- and the late-summer flowering species. Parameters of all forest storeys change synchronously during three periods in the seasonal dynamics of the herbaceous storey. The differences in this dynamics are during early and late growing season. The effect of weather on the dynamics is more significantly. Changes of form of the flowering curves, cover and height and duration of some portions of these curves demonstrate this effect.*

Key words: *the herbaceous storey; seasonal dynamics; deciduous-pine communities.*

Received January 21, 2010