

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI

# TOIMETISED

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ  
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS

662

**ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ  
ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

**ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ**

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED  
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ  
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS  
ALUSTATUD 1893. a.      VIHK 662    ВЫПУСК      ОСНОВАНЫ в 1893 г.

---

# ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

ТАРТУ 1984

Redaktsioonikolleegium: H. Trass (esimees),  
E. Kukk, V. Masing (vastutav toimetaja)

Редакционная коллегия: Х. Х. Трасс (председатель),  
Э. Г. Кукк, В. В. Мазинг (отв. редактор)

### Аннотация

В сборнике публикуются исследования, проведенные в Вийдумяэском заповеднике и на других охраняемых территориях Эстонской ССР, а также в заповеднике «Кивач» Карельской АССР. Объектами исследований являлись морошка (проблема двудомности), сосна (болотные формы), ель (отношение дыхания и ассимиляции, соотношения массы частей дерева), водоросли (потенциал роста), лишайники (флора), домовый гриб, а также смены под влиянием деятельности человека (на альварах и на низинном болоте).

Сборник посвящен памяти профессора ТГУ Карла Юхановича Эйхвальда (1889—1976), эстонского флориста и одного из обоснователей охраны редких видов растений и ботанических заповедников в Эстонии. Дается обзор его жизни.

Ученые записки Тартуского государственного университета. Выпуск 662. **Флора и растительность охраняемых территорий.** Труды по ботанике. На русском языке. Резюме на английском языке. Тартуский государственный университет. ЭССР, 202400, г. Тарту, ул. Юликооли, 18. Ответственный редактор В. Мазинг. Корректоры И. Пауска, А. Йыги, Л. Линаск. Сдано в набор 29. 09. 1983. Подписано к печати 6. 01. 1983. МВ-01026. Формат 60×90/16. Бумага печатная № 2. Высокая печать. Литературная. Учетно-издательских листов 6.79. Печатных листов 6,5+2 вклейки. Тираж 450. Заказ № 1148. Цена 1 руб. 50 коп. Типография им. Х. Хейдеманна, ЭССР, 202400, г. Тарту, ул. Юликооли, 17/19. I.



Карл Юханович Эйхвальд.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение своеобразия флоры и растительности заповедников и других охраняемых территорий является одной из центральных тем исследований эстонских ботаников уже в течение продолжительного времени. Актуальность таких исследований стала очевидной особенно в последние годы. Исключительно большое значение этой проблеме придавал профессор **Карл Юханович Эйхвальд**, один из обоснователей создания ботанических заповедников в Эстонской ССР уже в первые послевоенные годы. Поэтому новое поколение ботаников — авторов настоящего сборника решило посвятить его светлой памяти учителя К. Ю. Эйхвальда.

## PREFACE

During the last decades investigation into the flora and vegetation of nature reserves has been one of the main tasks in the work of Estonian botanists. Nowadays these problems are of a special interest. Especially these problems have been elaborated by late professor **K. Eichwald** who was one of founders of botanical reserves in Estonian S.S.R. soon after the Second World War. Therefore new generation of botanists, authors of this volume dedicate this book to the memory of their teacher K. Eichwald.

## ЖИЗНЬ И ТВОРЧЕСТВО ПРОФЕССОРА К. Ю. ЭЙХВАЛЬДА (1889—1976)

### Х. Трасс

Явная одаренность, увлеченность и любовь к природе проявляются обычно уже в раннем возрасте человека, когда развивается особая впечатлительность, наблюдательность, стремление найти ответы на волнующие вопросы. Все это в дальнейшем послужит формированию созидательной личности. Трудно сказать, определяет ли профессию естествоиспытателя какое-то сочетание наследственных факторов, обуславливающее раннее проявление соответствующей склонности. Факты из жизни выдающихся естествоиспытателей показывают, что они почти все начинали свою деятельность (наблюдения, коллекционирование) очень рано, уже в детстве. Так это было и с Карлом Юхановичем Эйхвальдом.

К. Ю. Эйхвальд родился 20 февраля 1889 г. в Южной Эстонии в Рынгуской волости, в семье откупившего себе свободу крепостного крестьянина. Но чего стоила эта свобода для семьи Эйхвальдов! С раннего утра до позднего вечера тяжелый бесконечный труд, чтобы заплатить за землю, прокормить семью. Казалось, какие умственные интересы могут возникнуть при такой жизни, но они все же появились. В это время в пос. Рынгу жил дядя К. Ю., также Карл Эйхвальд, землемер по профессии. Он был для того времени образованным человеком, много читал, собирал и определял растения. Местная интеллигенция часто собиралась у аптекаря А. Каарта. Здесь бывал известный эстонский поэт Эрнст Энно (1871—1934), землемер Карл Эйхвальд и др. Посещал это общество и молодой Эйхвальд. Он слушал беседы старших, из которых многое было ему непонятно, но эти беседы что-то затронули в душе и уме мальчика. Он начал усердно читать. Попросил у дяди определитель растений. Дядя дал ему старинное (1839 г.) издание определителя Кюрье. Теперь мальчик проводил все свои свободные минуты за определителем. Как трудно было начинать! Он нередко плакал, когда десятки попыток определить какое-

нибудь обыкновенное растение никак не удавались. Но он начал все заново. И какая была радость при успехе!

Первоначальное образование К. Ю. получил в Рынгуской приходской школе. Успешная учеба юноши побудила родителей дать ему лучшее образование, и в 1902 г. они послали сына в «большой город» — Тарту. К. Ю. поступил в гимназию Хуго Треффнера. Началась интересная, но материально чрезвычайно трудная, очень бедная жизнь. Когда уже стала вырисовываться возможность окончить гимназию, весной 1904 г. родители сообщили, что они больше не могут присылать ему деньги. Пришлось оставить учебу. К. Ю. возвратился домой и в течение 17 лет работал крестьянином. Он продолжал интересоваться растениями, по вечерам много читал, и у него осталась мечта получить образование, послушать лекции ботаников-профессоров университета. В 1922 г. он опять собирается в Тарту, поступает вольнослушателем в университет. Кафедрой ботаники заведовал в то время проф. Э. Шпор. Одаренность и большой интерес к науке К. Ю. остались прежними. Но Шпор ничего не предпринял, чтобы изыскать возможности для применения способностей К. Ю. в области ботаники. Случайные работы в Институте ботаники<sup>1</sup> университета с почасовой оплатой не могли материально обеспечить молодого человека. К. Ю. опять возвращается в деревню.

В 1930 г. в Институте ботаники произошли перемены. Директором его становится проф. Теодор Липпмаа, вместе с которым К. Ю. в начале 20-х годов слушал лекции в университете. От зоркого глаза Липпмаа не укрылись способности Карла Юхановича. В июне 1930 г. он приглашает Эйхвальда на должность консерватора Ботанического музея. В жизни последнего это означало полный переворот. Теперь К. Ю. становится штатным ботаником, сотрудником Т. Липпмаа — известного геоботаника, эколога, биохимика и фитогеографа. Он приводит в порядок большой эстонский гербарий, составляет превосходно оформленные экзиккаты «Эстонские растения» (всего 200 видов). Два первых выпуска он подготовил совместно с Липпмаа, а третий и четвертый выпуски — самостоятельно. Кроме того, он усердно изучает флору различных частей Эстонии, создает большой гербарий (всего им собрано и смонтировано свыше 10 000 листов эстонского гербария).

Первые печатные работы К. Ю. появляются в 1924 г. Это статьи в журнале «Лоодус» («Природа») об истории изучения лишенофлоры Эстонии и о происхождении низинных и верховых болот. Регулярно его работы начинают печататься с 30-х годов.

---

<sup>1</sup> В то время кафедра систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета называлась Институтом ботаники.

Он составляет обзоры растительного покрова Валгмааского, Вильяндимааского и Сааремааского уездов (для соответствующих уездных монографий), пишет руководство для собирания растений. К. Ю. является постоянным сотрудником Эстонской энциклопедии, где печатаются сотни его заметок на ботанико-географические, систематические и другие темы. Издаются и его интересные работы, посвященные фитогеографии отдельных видов флоры Эстонии, особенно таких, которые имеют границы своего ареала в самой Эстонии или вблизи от нее (*Rubus arcticus*, *Equisetum scirpoides*, *Thesium ebracteatum*, *Pleurospermatum austriacum*, *Crepis praemorsa*, *Pulmonaria angustifolia*, *Peucedanum oreoselinum* и др.). Он пишет также много рецензий и биографических статей (о таких ученых, как Купффер, Юксий, Липпмаа, Молиш, Варбург, Кахо, Ф. Берг, Линкола, Раункиэр, Шретер, Брокманн-Иерош и др.). В журнале «Ээсти Лоодус» («Природа Эстонии») в 1937 г. появляется его рецензия на первые семь томов «Флоры СССР». В этой статье он дает высокую оценку гигантскому труду советских ботаников.

После восстановления советской власти в Эстонии (в 1940 г.) К. Ю. получает должность старшего научного сотрудника в Тартуском государственном университете (ТГУ). В 1945 г. начинается подготовка к составлению многотомной «Флоры Эстонской ССР». Вместе с проф. А. Я. Вага К. Ю. является главным автором первых томов этого большого (11-томного) труда. В первом томе (1953 г.) им составлен большой раздел голозерных растений (120 стр.), во втором томе (1956 г.) он обработал семейство розоцветных (300 стр.), в третьем томе — мальвовых, в десятом томе — осоковых (299 стр.).

В послевоенные годы в Советской Эстонии еще больше расцвели творческие силы К. Ю. Он пишет ряд оригинальных статей: «К эволюции ежевик бореального типа» (1952), «К распространению в Эстонской ССР видов рода *Galinsoga*» (1953 г.), «Натурализация нарцисса желтого в восточной Эстонии» (1957 г.), «Современное состояние флористического и фитогеографического изучения Эстонской ССР и его дальнейшие задачи» (1958 г.), «Погремок эзельский *Rhinanthus osiliensis* (Ronn. et Saars) Eichw.» (1960 г.), «О работах Т. Липпмаа в области флористики и фитогеографии» (1961 г.) и др. Но главным его трудом является монография «Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы» (1959 г.). В этом обстоятельном труде К. Ю. дает широкую картину филогенеза 14 видов ежевик. Особенно детально рассмотрен филогенез видов ряда *Fragarioides* Eichwald и *Arctici* Focke. Работа имеет большое теоретическое значение, в ней делается также и ряд практических выводов (в отношении возможностей использования изученных видов в селекции).

К. Ю. много лет трудился на кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ. Здесь при его активном участии подготовлены молодые кадры советских ботаников. Молодые сотрудники и ученики К. Ю. защитили кандидатские диссертации и получили ученые степени и звания, а К. Ю. оставался все тем же скромным «рядовым ботаником». Он ничего не предпринимал, чтобы продвинуться по «официальной» лестнице науки. В 1957 г. сотрудники кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ решили обратиться в ВАК с просьбой допустить К. Ю. к защите диссертации. 28 января 1959 г. в актовом зале ТГУ состоялась защита кандидатской диссертации К. Ю. Эйхвальда на тему «Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы». Защита прошла настолько успешно, что диссертанту была присвоена ученая степень доктора биологических наук.

С 1960 г. К. Ю. Эйхвальд — профессор кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ. Он вел большую педагогическую работу, читал курсы «Местной флоры» и «Охраны природы», руководил лабораторными работами и практикумами студентов и т. д. К. Ю. неумоимо вел до последних дней своей жизни научную работу (его перу принадлежит свыше 140 печатных работ), обрабатывал самые сложные семейства для «Флоры ЭССР», составил рукопись «Анализ флоры Эстонии». Он является соавтором эстонских учебников по ботанике и по основам охраны природы. Много внимания К. Ю. уделял популяризации научных знаний, особенно в целях охраны и рационального использования природы.

К. Ю. был активным общественным деятелем. Он являлся членом Комиссии по охране природы АН ЭССР, членом четырех ученых советов. Много лет он работал председателем секции ботаники Общества естествоиспытателей Эстонской ССР, членом которого состоял с 1923 г. В 1960 г. К. Ю. был избран почетным членом этого общества.

Когда в 1970 г. профессор К. Ю. Эйхвальд ушел на пенсию, он несколько перестроил свою жизнь. Теперь уже он не брался за новые работы и проблемы. Но работал усердно, оформлял свои незаконченные труды, приводил в порядок гербарные сборы, библиотеку и различные (имеющие большое значение для тех, которые изучают историю ботаники в ТГУ) документы и т. д. Он много читал, особенно книги о путешествиях и экспедициях.

Свои последние дни К. Ю. Эйхвальд провел в Рыngu, в том же хуторке Микани, где он 87 лет тому назад родился. Он скончался 19 апреля 1976 г. и похоронен на кладбище в Рыngu.

Профессор К. Ю. Эйхвальд навсегда останется в истории эстонской ботанической науки. Его скромная, светлая личность,

его научные труды и сборы будут напоминать нам, его ученикам и продолжателям о полной труде жизни, целеустремленности и высочайшей профессиональной этичности.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Трасс Х. Х. Карл Юханович Эйхвальд (к 75-летию со дня рождения). — Ботанический журнал, 1964, 49, № 1, с. 146—148.  
Анонимос. Karl Eichwaldi juubel. — Eesti Loodus, 1959, 2, lk. 126.  
Анонимос. Kulla professor Karl Eichwaldile. — TRÜ, 1969, 21. II.  
Kukk, E. Prof. Karl Eichwald 85. — Edasi, 1974, 20. II.  
Trass, H. Pisut juubelijuttu. — Rahva Hää!, 1964, 20. II.  
Trass, H. Mesimurakad ja bioloogiadoktor. — Edasi, 1967, 22. VI.  
Trass, H. Professor Karl Eichwald. In memoriam. — Edasi, 1976, 22. IV.  
Trass, H. K. Eichwald. ENE, II, 1970, lk. 181.

### PROFESSOR KARL EICHWALD, HIS LIFE AND ACTIVITIES

H. Trass

#### Summary

Karl Eichwald was born on February 20, 1889 in Rõngu, Eastern Estonia. From 1930 he worked at the Laboratory of Plant Morphology and Ecology of Tartu University as main assistant of Professor Teodor Lippmaa. In 1959 he defended his doctoral thesis «Subgenus *Cylactis* Rafin. of the genus *Rubus*. A study of phylogeny of the boreal plant group». In 1960 K. Eichwald became a full professor.

Professor K. Eichwald's main scientific interests were connected with the study of phylogeny and systematics of genus *Rubus*, flora and phytogeography of Estonia, as well as conservation of the rare (endemic and relict) plant species. He also contributed to many parts (vol. I, II, III, X, etc.) of «Flora of the Estonian S.S.R.».

Professor Karl Eichwald died in 1976, in his birth place Rõngu.

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О КАРЛИКОВОЙ БОЛОТНОЙ ФОРМЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А. Ляэнелайд

История выделения болотных форм сосны обыкновенной начинается с прошлого века. Уже Ф. И. Рупрехт описал сосны, растущие на болоте, под названием *Pinus sylvestris* L. f. *sphagnicola* Rupr. (Сукачев, 1905). Кроме того, В. Н. Сукачев (1905) описал болотные формы сосны *P. sylv.* L. f. *Willkommi* и *P. sylv.* L. f. *Litwinowi*. В 1902 году К. Вебер отметил, что часто у болотных сосен верхушечный побег главной оси отмирает и на его месте возникает боковая ветвь. Часто главная ось вообще не прямая, а направлена под углом; в верхней части такой ствол бывает согнутым и далее продолжается почти горизонтально, причем нередко змеевидно или петлевидно изгибается. Нередко можно наблюдать, что вершина ствола, загибаясь, проникает опять в почву и из мха торчат лишь ветви (Weber, 1902, по Сукачеву, 1905). В данном описании излагались признаки новой, до тех пор не известной для науки формы сосны. Но Вебер не выделил ее отдельной формой.

В 1915 году Р. И. Аболин дал научное описание своеобразной болотной формы сосны, которую наименовали *Pinus sylvestris* L. f. *pumila* Abol. По Р. И. Аболину, основные ее признаки следующие (по Солоневич, 1959). Высота от корневой шейки 0,75—1,5 метра, главный ствол отсутствует, крону образуют многочисленные тонкие ветви, полупогребенные в торфе. Охвоение редкое, кустарник. Предельный возраст 60—70 лет. Следует отметить, что сосна формы пумила, описанная Р. И. Аболиным, отличается от описания Вебера отсутствием главного ствола. Опираясь в основном на описание Р. И. Аболина, В. Н. Сукачев в 1926 г. пишет о названной форме пумила: «Главный ствол почти совершенно отсутствует либо очень мал (10—30 см), почти у шейки начинается густо ветвиться» (Сукачев, 1926). Сукачев повторяет оценку предельного возраста Р. И. Аболина. По В. Н. Сукачеву форма пумила растет на сильно мокрых болотах с очень бедным торфом. Почти весь

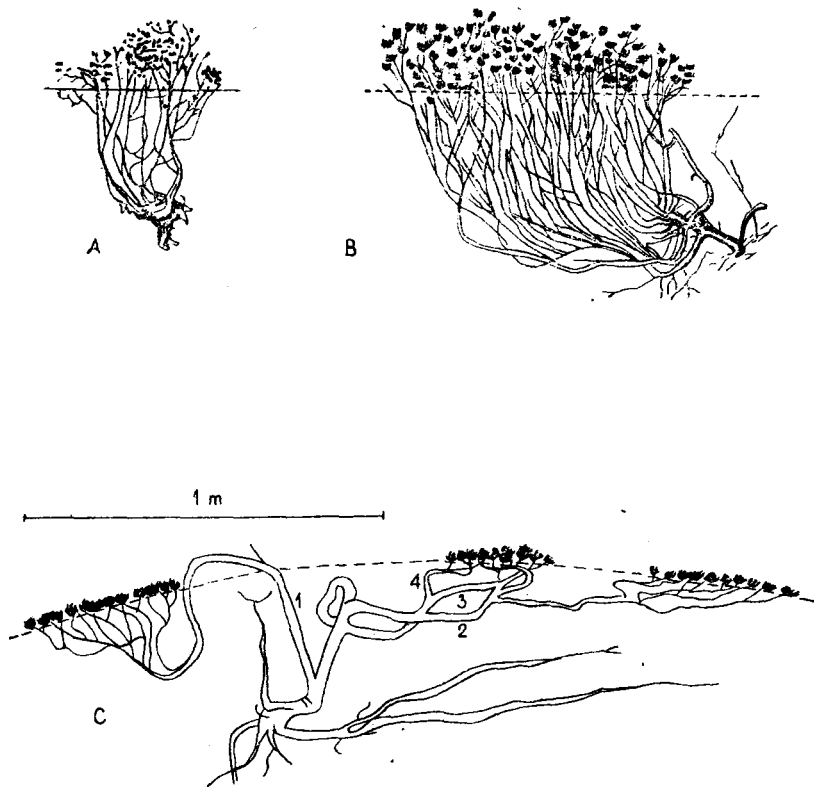
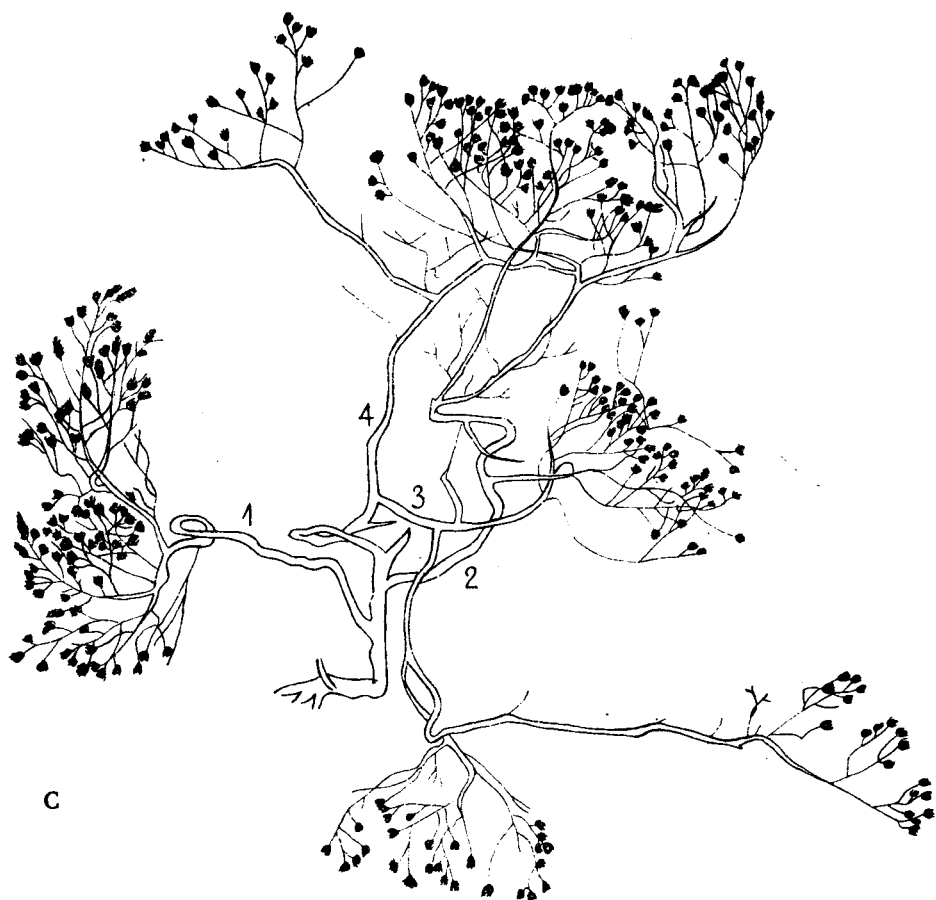


Рис. 1. Изображения сосны обыкновенной формы пумила в литературе: А — по Тюремнову 1949; В — по Парнову и Оршанскому 1966; С — сосна с болота Куресоо (Ляэнелайд, 1979). Прерывистая линия — поверхность болота.

На соседней странице та же сосна в плане.

стволок с ветвями погружен в торф, и над ковром сфагнома поднимаются лишь концы ветвей. Корневая шейка погружена в торф на 40—60 см от поверхности сфагнового ковра.

С тех пор в болотоведческой литературе появляются типовые изображения болотной сосны формы пумила, которые в двух неотличающихся по существу друг от друга вариантах начинают повторяться на страницах книг (Цинзерлинг, 1938; Тюремнов, 1949; Парнов, Оршанский, 1966 и др.) (рис. 1, А, В). Также повторяется в литературе указанный предельный возраст сосен формы пумила — 60—70 лет.



Но варьирование других болотных форм сосны в широких пределах и возможные взаимные переходы между ними (Солоневич, 1959; Roosaluuste, 1973) заставили нас изучить подобные явления и у формы пумила.

Недостаточность скопленных данных о форме пумила отчасти объясняется, вероятно, труднодоступностью представителей этой формы, поскольку форма пумила растет на очень мокрых участках верхового болота, часто в центральных частях болотного массива.

В центральной переувлажненной части сложного болотного массива Куресоо (состоит из 10 элементарных массивов) в Западной Эстонии найдены сосны почти полностью погруженные

в торф (Läänelaid, 1979, 1980). Из сфагновой кочки с пушицей (*Eriophorum vaginatum*) выросли верхушки ветвей, достигающие 5—10 см над уровнем сфагнового ковра. Диаметр кроны, судя по виднеющимся ветвям, около 2,5 метра. Вся остальная часть растений залегла в почву. По видимым признакам это были *Pinus sylvestris* L. f. *pumila* Abol. Мы решили проверить соответствие куресооских сосен классическому изображению формы пумила. Для этой цели была выкопана из торфа одна сосна и нарисована вместе с погребенными частями (рис. 1, В). Сосна эта имела наклонный почти полуметровый ствол. Диаметр ствола на корневой шейке составил 5 см. Нижняя часть ствола напоминала человеческое сидалище, от которого как ноги простирались в разные стороны главные корни. Большинство из них было искривлено у корневой шейки и направлено почти горизонтально или даже немного кверху. Корни, как и главные ветви, имели длинные неразветвленные части, проходящие искривлениями и петлями под поверхностью торфа. Одна главная ветвь, отрастающая от ствола около его основы, вышла на поверхность сфагнового покрова и на расстоянии примерно 30 см снова погрузилась в торф. В конечных частях все главные ветви в почве сильно разветвлялись, образуя густые метлевидные образования, похожие на «классическое» изображение целой сосны формы пумила. Но присутствие развитого ствола, хотя в торфе, напоминало описание К. Вебера, сделанное в начале нашего века на верховом болоте в дельте р. Немана (Weber, 1902, по Сукачеву, 1905).

У болотных сосен, погруженных в торф, установление точного возраста затруднено. На спиле около корневой шейки можно перечислением годовых колец обнаружить только приблизительный возраст дерева. Из-за развития придаточных корней выше корневой шейки последняя продвигается в течение жизни дерева (Комин, 1964) и найти ее нелегко. Различие возрастов, полученных перечислением годовых колец на корневой шейке и на расстоянии 25 см от нее, в среднем составило 10—15 лет (Шиятов, 1963). Кроме того, установлено, что пропущение отдельных годовых слоев в стволах расстилающихся форм древесных растений — явление вполне закономерное и объясняется недостатком пластических веществ (Колищук, 1974). В свете вышесказанного становится ясным, что установленный нами подсчетом годовых колец во стволе близ корневой шейки возраст сосны пумила 65 лет, можно считать только приближенным. Действительный возраст данной сосны, вероятно, выше 65 лет. Известно, что глубина погружения корневой шейки сосны в торф зависит от возраста дерева. По У. Вальку (1965) за 40—60 лет корневая шейка погружается на глубину 35—55 см, а за 100 лет — до 70 см. Глубже 70 см торфяного слоя корневая шейка живых сосен не погружалась.

На тонких ветвях были хорошо видны мутовки, которые позволили измерить линейный годичный прирост на 11 ветвях за последние 32 года. В разные годы прирост довольно одинаковый, составляя в среднем 3,5 см. Самым неблагоприятным для сосны пумила оказался 1956 год с линейным приростом ветвей 2,7 см; самым хорошим — 1963 год с приростом ветвей 4,1 см в длину.

Подобная форма болотной сосны обнаружена также на болоте Мянникъярве в болотной системе Эндла в центральной части Эстонской ССР. После выкапывания оказалось, что ствол и главные ветви, которые разветвлялись от ствола, также искривлены.

Немалыми размерами отличается сосна формы пумила, растущая на верховом болоте Нигула в грядово-озерковом комплексе (Нигулаский гос. заповедник, Юго-Западная Эстония). Ее ствол напоминает дужку, которая поднимается над поверхностью болота. В середине эта дужка почти горизонтальна. Нас интересовал возраст и развитие роста этого странного «памятника природы». Во избежание нарушения заповедного режима мы брали из ствола буровые образцы. Как известно, у хвойных в наклонных стволах и ветвях самые широкие годичные кольца находятся в нижней части пересечения (т. н. крепевая древесина), а самые узкие годичные кольца — в верхней части пересечения (т. н. тяговая древесина). Поэтому все образцы брались не сбоку, а сверху вниз перпендикулярно со стволом. Бурили насквозь до выхода бурава с другой стороны ствола. Таким образом получены буровые образцы, керны, в которых короткий радиус всегда верхний и длинный — нижний. Такие пробы взяты из горизонтального отрезка стволовой дужки трехкратно на расстоянии 10 см друг от друга. Сосна имеет две главные ветви, змеевидно поднимающиеся из торфа в разные стороны. На более толстой главной осевой ветви расположена своеобразная культя, которая переходит в вогнутый горизонтальный отрезок. Буровой образец взят из макушки культи вертикально вниз. Другой керн взят на расстоянии примерно 40 см дальше из седельчатой части ветви в вертикальном направлении. Последний образец — из второй по толщине главной оси, из наклонной ее части.

Длины образцов из стволовой дужки следующие (расположение произвольное): 91 мм, 82 мм и 74 мм. У всех образцов некоторые нижние слои древесины могли потеряться. Верхние радиусы равнялись 19 мм, 25 мм и 17 мм, нижние соответственно 72 мм, 57 мм и 57 мм. Найдем отношение нижнего радиуса к верхнему, или коэффициент крена по В. И. Турманиной (1968): 3,8; 2,3 и 3,4 соответственно. Приведенное соотношение указывает на сильную эксцентричность ствола (рис. 2). В обоих радиусах измерены ширины всех годичных колец. Для этого

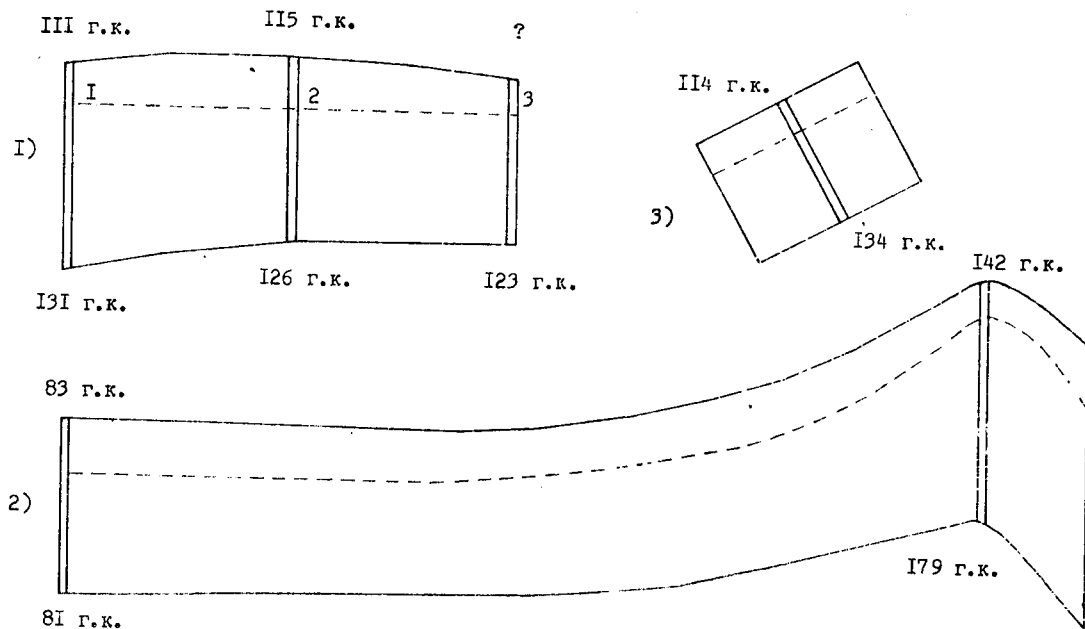


Рис. 2. Схемы продольных разрезов 1) дугообразного ствола (1, 2, 3 — № образцов), 2) первой главной ветви и 3) второй главной ветви. Прерывистая линия — сердцевина (ось) древесины. На рисунке указано количество измеренных годичных колец в каждом радиусе.

пользовались микроскопом МБС-1 с увеличением  $2\times 8$  или  $4\times 8$ . Число годовых колец в верхнем радиусе 1 образца равнялось 111, 2 образца — 115, а в 3 образце они оказались неизмеримыми из-за слишком узких неразличимых годовых слоев. В нижнем радиусе были подсчитаны следующие числа годовых колец: в 1 образце 131, в 2 образце 126 и в 3 образце 123. Несовпадение количества годовых колец в верхнем и нижнем радиусах обусловлено закономерным пропуском их в разных сторонах ствола. Особенно ощутимо это явление в более коротком радиусе. Само собой разумеется, что более правдоподобным при определении возраста было число колец в нижнем радиусе. Но известно, что конец бурового образца нередко отламывается и некоторые кольца отпадают. Кроме того, часто бурав не проходил сердцевину, и внутренние годовые кольца располагались в буровом керне под заметным наклоном и самые внутренние кольца не попадали в образец. Чтобы установить более правдоподобный возраст, была вычислена средняя ширина годового кольца для обоих радиусов при помощи суммы отдельных годовых колец. Далее по этой средней ширине годового кольца и общей длине данного радиуса, измеренной линейкой, нашли предполагаемое число средних годовых слоев на весь радиус. Таким способом поправленные оценки возраста для данных трех проб удачно совпадают даже в верхнем и нижнем радиусах (табл.). Можно сказать, что на расстоянии 20 см вдоль ствола числа годовых слоев не могут существенно различаться друг от друга. Таким образом, возраст дужковидного ствола данной сосны превышает 165 лет.

Аналогично проанализированы керны из культуры, из седельчатой части крупнейшей ветви и из второй главной ветви. Из них особого внимания заслуживает kern из культуры. На этом месте ветвь крайне эксцентрична: длина верхнего радиуса 14 мм и нижнего — 90 мм, коэффициент крена 6,4! При этом в верхнем радиусе подсчитывались 142 годовых кольца, в нижнем радиусе — 179. Это самое большое число годовых колец для всех проб.

С поправкой вышеизложенным способом возраст этой ветви составляет 183 года. Так как ствол не может быть моложе ветвей, возраст дужковидного ствола и всего дерева должен заметно превышать 183 года. Полученные меньшие числа годовых колец в стволе объясняют и еще раз подчеркивают закономерное пропускание годовых колец у деревьев в крайних условиях среды. Доказательством этому служит также 37-летнее различие между числами годовых слоев в верхнем и нижнем радиусах пробы из культуры.

Число годовых колец в седельчатой средней части первой главной оси равно 108, при этом можно предположить наличие пропусков многих годовых колец.

Т а б л и ц а

## Буровые образцы древесины сосны формы пумила, растущей на верховом болоте Нигула

Керн	Длина в мм		Сумма годовичных приростов мм		Измеренное число годовичных колец		Предполагаемое число годовичных колец по $\bar{x}$		Средняя ширина годовичного кольца мм	
	верхнего радиуса	нижнего радиуса	в верхнем радиусе	в нижнем радиусе	в верхнем радиусе	в нижнем радиусе	в верхнем радиусе	в нижнем радиусе	в верхнем радиусе	в нижнем радиусе
№ 1 } дуго-	19	72	14,6	63,7	111	131	144	148	0,132	0,486
№ 2 } вой	25	57	19,4	43,5	115	126	148	165	0,169	0,345
№ 3 } части	17	57	13,0	44,6	—	123	160	157	0,106	0,363
с отогнутой части главной ветви	14	90	13,6	88,0	142	179	146	183	0,096	0,492
с седельчатой части гл. ветви	22	58	13,8	43,5	83	81	133	108	0,166	0,536
с начала второй гл. ветви	15	45	12,7	42,4	114	134	135	142	0,111	0,316
Средняя									0,130	0,423

Возраст второй главной ветви по нижнему радиусу (с поправкой) — 142 года.

Средние ширины годичных колец в радиусах колеблются от 0,096 мм в верхнем радиусе культи до 0,536 мм в нижнем радиусе седельчатой части первой главной ветви. Можно сказать, что в верхнем радиусе средняя ширина годичного кольца составляет примерно одну десятую миллиметра, а в нижнем радиусе — около четырех десятых.

Вышеизложенное опровергает до сих пор высказываемое в учебниках мнение, что предельный возраст сосен формы пумила 60—70 лет. Он может достигать 180 лет и больше.

Обнаруженные нами сосны на верховых болотах Куресоо, Мянникъярве и Нигула отличаются от традиционного представления о сосне формы пумила с отсутствующим или же очень коротким стволом, метельчатой кроной и относительно молодым возрастом. По нашим наблюдениям, на болотах Западной, Юго-Западной и Центральной Эстонии встречаются сосны формы пумила, имеющие внутризалежный или надповерхностный искривленный ствол, сложную полупогребенную крону, состоящую иногда из нескольких частей. Предельный возраст этой формы свыше 180 лет. Возможно, что развитие такой экологической формы связано с маритимностью климата.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Колишук В. Г. Эколого-морфологические особенности и жизненные формы стелющихся растений. — В кн.: Проблемы ботаники, 12. Растительный мир высокогорий и его освоение. Л., 1974, с. 222—227.
- Комин Г. Е. Особенности методики анализа стволов деревьев, произрастающих в заболоченных насаждениях. — Бот. журн., 1964, 49, № 8, с. 1176—1180.
- Парнов Е. И., Оршанский Р. Б. Рассказ о торфе. М., 1966. — 254 с.
- Солоневич Н. Г. К вопросу об экологических формах сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). — Торфяные болота Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР, вып. 15, 1959, с. 139—146.
- Сукачев В. Н. О болотной сосне. — Лесной журнал, 1905, т. 35, № 3, с. 354—372.
- Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л., 1926. — 162 с.
- Турманина В. И. Анализ крена для индикации склоновых процессов. — В кн.: Материалы всесоюзного совещания — научной конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии (7—8 июня 1968 г.). Вильнюс, 1968, с. 139—143.
- Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.—Л., 1949. — 464 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот. — В кн.: Растительность СССР. Т. I. М.—Л., 1938, с. 355—428.
- Шиятов С. Г. К методике определения возраста деревьев, произрастающих на верхней границе леса. — Лесной журнал, 1963, № 3, с. 166—167.
- Läänelaid, A. *Pinus sylvestris* L. forma *pumila* Abol. Kuresoo rabal. — Rmt.: Kohanemine ja kohastumine eluslooduses. Noorte teadlaste ettekannete päeva teesid. Tartu, 1979, lk. 26—29.

- Läänelaid, A. Üle poole sajandi sambla rüpes. — Eesti Loodus, 1980, nr. 3, lk. 154—157 (рез. на русском и английском языках).  
 Roosaluuste, E. Rabamännid. — Eesti Loodus, 1973, nr. 3, lk. 164—170.  
 Valk, U. Turbasammalde mõju turba tüsenemisele ja puude kasvule rabas. — Metsanduslikud uurimused, 4. Tallinn, 1965, lk. 33—45.  
 Weber, C. Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstumal im Memeltal. Berlin, 1902. — 252 S.

## A STUNTED FORM OF SCOTCH PINE *PINUS SYLVESTRIS* L. f. *PUMILA* ABOL.

A. Läänelaid

Summary

Growth forms of *Pinus sylvestris* L. growing on raised bogs were described with great precision in the beginning of this century (Abolin, Sukachev). At present four main eco-morphological forms of bog pine are distinguished in the Soviet Union. Among these, *forma pumila* Abol, is the most interesting one. Early descriptions show it as a shrub, either quite trunkless, or having a very short trunk, growing almost entirely in the peat. These descriptions were repeated in many publications dealing with bogs and bog pines.

At Kuresoo Bog in the western part of the Estonian SSR a *pumila* pine was found and dug out. It had a 0.5 metre trunk and four long shoots under peat surface. Only tiny shoots with needles were growing over peat surface. The age of the pine, measured by growth rings at the basis of the trunk, was over 65 years. Average shoot growth was 3.5 cm per year.

A similar pine was found and dug out at Männikjärve Bog in the Endla mire system, Central Estonia. This, too, had a distinctive trunk and a large number of thin twigs.

A *pumila* pine found in Nigula State Reserve deserves attention for its relatively old age. On the basis of six borer cores taken from different parts of the trunk, and the main shoots it has been established that the age of the pine exceeds 180 years. A great number of missing rings were also established in different radii.

Thus the *pumila* form of Scotch pine found at raised bogs in different parts of Estonia appears to have a short trunk, and its maximum age by far exceeds the 60—70 years known from the literature.

## ВОЗМОЖНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ХВОИ, ВЕТВЕЙ, СТВОЛА И КОРНЕЙ ЕЛИ И ОТНОШЕНИЯ ДЫХАНИЯ К АССИМИЛЯЦИИ В ТЕЧЕНИЕ ЖИЗНИ ДЕРЕВА

Я. Палуметс

В работах по лесоводству опубликовано немало таблиц хода роста древостоев. В большинстве случаев в них учитывается только биомасса стволовой древесины (запас). В целях более глубокого раскрытия процессов развития леса и решения некоторых научных и экономических задач (например, моделирование лесной экосистемы) необходимо знать в первую очередь распределение биомассы господствующего вида древесного яруса во времени и в пространстве, т. е. его прирост и динамику его распределения между разными частями дерева в течение его жизни, ходы изменения их долей в общем приросте. Соотношение разных частей растения — стебля, ветвей, листвы, корней и плодов — называют функциями роста. Функции роста являются видоспецифичными. Пропорции массы между частями растений зависят в некоторой степени от факторов среды, но в крайнем случае на начальных стадиях роста растения эта зависимость невелика (Тооминг, 1977).

Широта экологической амплитуды ели в отношении освещенности и почвенной влаги обуславливает изменчивость формы роста и тем самым изменчивость соотношений масс между частями дерева. На формирование соотношений масс могут влиять в большей или меньшей степени многие факторы среды — освещенность, обеспеченность водой, трофность местообитания, а также генетические особенности деревьев и т. д. (Hakkila, 1970; Cannell, 1974; Казимиров, Морозова, 1973; Лир и др., 1974; Бихеле и др., 1980). Литературных данных о зависимости соотношений масс разных частей ели от возраста пока еще мало. Высказано утверждение (Ватковский, 1976), что у старых елей распределение прироста является аллометрическим.

Для настоящей работы составлены кривые роста ствола, корней, ветвей, хвои и надземной части ели обыкновенной, *Picea*

*abies* (L.) Karst. Данные о 41 разновозрастном древостое приведены в большинстве на основе отечественной литературы. К ним добавлены результаты исследования автора, касающиеся молодых 0...6-летних елей. Функции роста опираются на данные 47 разновозрастных древостоев. В литературе плохо представлены молодые — до 10...15 лет и древостои в старшем возрасте — более 130 лет.

**Методика.** Однолетними считались елочки, проросшие в предыдущем году и имевшие во время учета один годичный прирост. Полевым считался возраст трехнедельных всходов в опыте прорастания. Для определения соотношений масс в каждом возрастном классе было взято не менее 30 растений. Материал собран в мае—июне 1981 года в Восточной Эстонии, на Вооремааской лесозоологической станции Института зоологии и ботаники АН ЭССР под руководством проф. Т. Фрея.

### Ход функций роста частей ели

В течение жизни ели соотношения массы его органов изменяются в значительной степени (рис. 1). Самые важные изме-

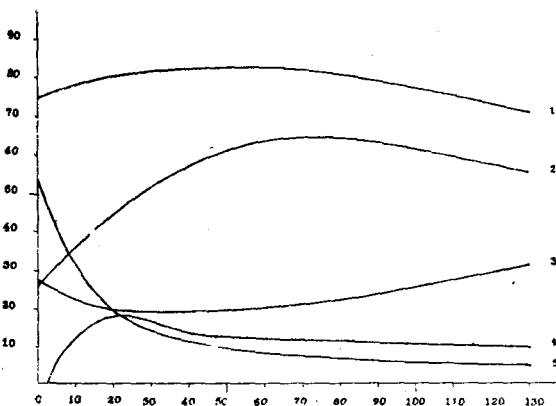


Рис. 1. Функции роста надземной части (1), ствола (2), корней (3), ветвей (4) и хвои ели.

нения происходят в первые 20...30 лет, когда подрост превращается в верхний ярус древостоя. Стратегия роста деревьев направлена на создание высокого ствола, который способен конкурировать в лесу за свет и пространство. Быстрый рост

становится возможным благодаря относительно большой фотосинтетической поверхности, которая характерна для ели в первые 15...20 лет жизни. У всходов ели и семядоли образуют господствующую долю массы — более 50%. Последующее быстрое уменьшение доли хвои длится до начала 30-х годов жизни и продолжается тогда в более медленных темпах. В ельниках старше 100 лет хвоя образует от общей массы 5%.

Первые ветви образуются у ели в возрасте 3...4 лет, раньше в культурах, в природе позже. Относительная масса ветвей максимальна в 20...30-ые годы. В этот период отношение длины кроны к высоте дерева максимальное. В дальнейшем доля ветвей равномерно снижается. У деревьев в возрасте старше ста лет ветви занимают 7...9% от общей биомассы.

В первой половине жизни ели доминирует в распределении прироста ствол, его относительный прирост больше, чем у других частей дерева. У всходов составляет стебель (гипокотиль) 25% общей массы. Увеличение относительной массы ствола до 30-х годов жизни быстрое, затем замедленное, длится до 80-х...90-х годов, достигая 60%, тогда начинается некоторое уменьшение. Скорость подъема удельного веса ствола и его максимальное значение зависят от условий местопроизрастания. Чем ближе они к оптимальным, тем быстрее растет масса ствола и тем большую долю образует она от общей массы. В более неблагоприятных условиях больше доли хвои, ветвей и корней (Köllli, 1971, Смирнов, 1971а, Казимиров, Морозова, 1973). В неблагоприятных условиях продуктивность понижается, а разница между брутто- и неттопродукцией (дыхание) повышается (Лир и др., 1974). Чтобы синтезировать то же количество ассимилятов, необходима более обширная поверхность листы и/или требуется больше времени. Повышенная масса хвои требует соответственно большей массы ветвей и из-за повышенной транспирации и более развитой корневой системы.

Доля корней у всходов ели составляет 25%. К 15-му году жизни она снижается до 18...20% и остается на том уровне до 70 годов. Затем следует повышение удельного веса корней, главным образом за счет хвои и ветвей, меньше — за счет ствола. Относительный прирост корней у более 70-летних елей выше, чем любой другой части. У 120...130-летних деревьев корни составляют до 30% от биомассы.

Кора ствола занимает в первые 7...8 лет 10% от общей массы; примерно к 20-му году доля коры снижается до 4...5% и в дальнейшем держится на этом уровне.

Кривые роста сосны приблизительно аналогичны, различаются только в конкретных цифрах. Самое заметное различие наблюдается в функциях роста корней. Повышение их доли у старых сосен отмечено лишь в одном из двух изученных древостоев (Казимиров и др., 1977).

## Отношение дыхания к ассимиляции

### Временной ход

Из изменения пропорции массы разных частей ели вытекает изменение абсолютных величин (в дальнейшем — объема) дыхания и ассимиляции и, следовательно, их отношения. Уменьшение доли хвои служит причиной уменьшения объема ассимиляции. При повышении массы неассимилирующих частей дерева повышаются расходы на дыхание. Отношение дыхания и ассимиляции ( $R/A$ ) повышается в течение жизни дерева и поэтому прирост снижается (вначале относительный, а позже и абсолютный).

Проследим отношение  $R/A$  деревьев высокого возраста, у которых величина этого показателя может приближаться к единице. У старых деревьев, которые испытывают нехватку ассимилятов, могут в крайнем случае возникать трудности при обеспечении уровня дыхания и необходимого прироста. Наряду с дыханием неизбежно по крайней мере сохранение площади листьев, так как средний возраст хвоинок 5...8 лет; следовательно, надо восстанавливать ежегодно осыпающуюся часть (1/5...1/8 от массы) хвои, т. е. приблизительно 1% от общей массы. Минимальный необходимый прирост корней и древесины, по-видимому, имеет меньшую величину.

На критическом рубеже  $R/A$  длительные неблагоприятные условия могут привести к гибели дерева.

### Факторы, влияющие на величину $R/A$ стареющих елей

Трудности с обеспечением водой надземной части растений служат причиной преимущественного роста корней. У елей крупных размеров обнаружен дефицит в обеспечении водой и минеральными элементами. В верхушечных ветвях 110...115-летних деревьев обыкновенный водный дефицит составляет 14,0...17,2% от содержания воды после насыщения. Даже после непродолжительных засух может в чернично-кисличном ельнике верхушечная хвоя осыпаться. В сфагново-черничном и чернично-осоково-сфагновом ельниках, которые отличаются более скромными таксационными данными, осыпание не обнаруживалось (Структура..., 1973). Водный дефицит ингибирует физиологические процессы, которые протекают без заметных нарушений лишь при сравнительно небольшом водном дефиците от 3...14% (Лир и др., 1974). Главной причиной нехватки воды является сопротивление водному току проводящей системы ствола, повышающееся с ростом высоты дерева (Структура..., 1973). Характерный ответ растений на водный дефицит — увеличение корневой системы. При нехватке воды рост надземных

частей растений тормозится больше, чем рост корней, находящихся в относительно более благоприятных условиях увлажнения. Увеличивается прирост, в первую очередь тонких, добывающих воду, физиологически активных, т. е. интенсивно дышащих корней.

У ели наблюдается увеличение доли корней в 50-ые...60-ые годы жизни, после 80...90 годов корни — единственная часть дерева с повышающейся функцией роста.

С увеличением возраста дерева растет его масса, главную часть которой образует древесина ствола, корней и ветвей. В дыхании участвует только живая древесина, доля которой от общей биомассы растет быстро в период быстрого роста ствола до 50-ых...60-ых годов. Таким образом, увеличивается объем дыхания живой древесины, как и активной части корневой системы.

В спелых древостоях снижается масса хвой. По Смирнову (1971а), уменьшение начинается в 70...80-летних древостоях. В противоположность этому процессу происходит увеличение средней продолжительности жизни хвоинок у более старых деревьев (Смирнов, 1968), которое позволяет дереву уменьшить массу хвои, требующей ежегодного восстановления. Старая хвоя все-таки не может полностью заменить молодую, так как ее фотосинтетическая активность ниже (Лир и др., 1974).

Таким образом, на повышение R/A главным образом влияет рост дыхания активной части корневой системы и уменьшение ассимиляции как следствие от уменьшения массы хвои.

### Расчеты R/A

В расчетах автор исходил из следующих предпосылок:

1. Средняя ассимиляционная активность хвои ели в вегетационный период  $2,2 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$  ( $\text{мг CO}_2$  на грамм сухого вещества за один час) (Лир и др., 1974).
2. Интенсивность дыхания хвои  $0,9 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$  при температуре  $15^\circ\text{C}$  (Лир и др., 1974).
3. Интенсивность дыхания ствола  $2,5 \cdot 10^{-3} \text{ л м}^{-2} \text{ мин}^{-1}$ , т. е.  $300 \text{ мг м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$  при температуре  $15^\circ\text{C}$  (О. Кулль, Институт зоологии и ботаники АН ЭССР).
4. В ельнике сложном в возрасте 90 лет площадь коры елей  $2,5 \text{ м}^2 \text{ м}^{-2}$  (К. Лыхмус, Институт зоологии и ботаники АН ЭССР).
5. Интенсивность дыхания активных корней как среднее вегетационного периода в ельнике-кисличнике  $0,7 \text{ мг г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$  (Структура..., 1973).
6. R/A рассчитано для промежутка времени с мая по сентябрь (включительно). К тому времени средняя температура воздуха в Вооремаа составляет приблизительно  $15^\circ\text{C}$  (Tooming, Arnold, 1977).

7. Интенсивность дыхания корней дана для активных корней, поэтому массу корней разделяли на мелкие (активные) и крупные (транспортные). За долю мелких корней взято 18,7% (Кылли, Кяхрик, 1970б). Крупные корни и ветви прибавлялись к массе ствола, так как они по своей физиологической активности близки к стволу.

В реальности все использованные здесь константы находятся в сложной зависимости от факторов среды и физиологического состояния дерева. Из-за неточности предпосылок невозможно точно отразить ход ассимиляций и дыхания. Эти результаты являются грубыми оценками реально существующих процессов.

### Возрастной ход R/A

Исследовался возрастной ход отношения дыхания к ассимиляции и доле ствола, корней и хвой от общего дыхания (рис. 2).

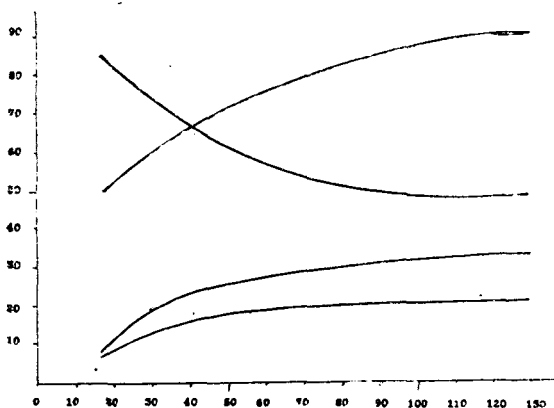


Рис. 2. Изменения отношения  $R/A$  (1) и  $R_{\text{хвоя}}/R$  (2),  $R_{\text{корни}}/R$  (3),  $R_{\text{древесина}}/R$  (4).

Получены следующие результаты:

1. Отношение дыхания к ассимиляции возрастает в течение жизни ели. Между 18 и 130 годами оно повышается в два раза.  $R/A$  старых деревьев приближается к единице. Это указывает на возможную правомерность гипотезы старения, приведенной выше.
2. Доля хвой в общем дыхании снижается и доли корней и древесины повышаются с повышением возраста ели. Изменения соответственно в 2; 2,3 и 3,5 раза.
3. Изменения относительной массы частей дерева не совпадают с изменениями их относительного дыхания между 18 и 130 годами.

Таблица 1

## Соотношения масс частей ели (%)

№ автор	Воз- раст	Хвоя	Ветви	Ствол	Кора	Надземн. часть	Корни
1	2	3	4	5	6	7	8
1. Палуметс	0	52,1		27,2		79,3	20,7
2. Палуметс	1	55,4		17,4		72,8	27,2
3. Палуметс	2	49,6		28,4		76,0	24,0
4. Палуметс	4	42,9	6,2	27,6	9,6	76,7	23,3
5. Палуметс	5	43,8	6,8	28,7	10,7	79,3	20,7
6. Палуметс	6	44,1	8,3	27,3	10,2	79,7	20,3
7. Ермолова, 1971	6	36,7		30,6		67,3	32,7
8. Ватковский, 1976	15	13	17	41	6,5	71	29
9. Ватковский, Гришина, 1971	15	44,1	9,5	30,4		84,0	16,0
10. Смирнов, 1971а	18	24,7	19,6	38,1		82,4	17,6
11. Дылис, Носова, 1977	20	22,3	19,3	39,5	5,1	81,1	18,9
12. Малиновский, Колищук, 1971	20	13,6	14,9	53,8	5,2	82,3	17,7
13. Смирнов, 1971а	21	15,9	16,1	51,2	4,9	83,0	17,0
14. Hägg, 1975	23					74,1	25,9
15. Смирнов, 1971а, б	26	14,3	18,6	50,9	5,0	83,8	16,2
16. Ватковский, 1976	30	10	10	58	5	78	22
17. Ватковский, Гришина, 1971	30	21,5	15,3	45,5		82,3	17,7
18. Дылис, Носова, 1977	35	7,1	5,3	63,6	6,1	81,0	19,0
19. Паршевников, 1962	35	5,7	10,3	61,8		77,8	22,2
20. Смирнов, 1971а	37	24,7	19,6	38,2		82,5	17,5
21. Казимиров, Морозова, 1973	37	16,3	17,5	47,3		81,1	18,9
22. Казимиров, Морозова, 1973	38	9,4	11,6	61,7		82,7	17,3
23. Казимиров, Морозова, 1973	39	12,1	13,3	57,2		82,6	17,4
24. Казимиров, Морозова, 1973	41	14,6	16,0	50,8		81,4	18,6
25. Казимиров, Морозова, 1973	42	15,3	16,5	49,4		81,2	18,8
26. Казимиров, Морозова, 1973	43	9,9	12,0	60,7		82,6	17,4
27. Казимиров, Морозова, 1973	45	14,7	15,5	51,8		82,0	18,0
28. Кылли, Кяхрик, 1970а	51	6,8	14,8	53,2	4,4	74,8	25,2
29. Prade, 1977	55	6,9	7,3	72,4		86,6	13,4
30. Смирнов, 1971а	58	9,2	14,2	49,0		72,4	27,6
31. Смирнов, 1971а	62	11,6	16,9	59,0		87,5	12,4
32. Смирнов, 1971а	75	4,6	9,8	67,5		81,9	18,1
33. Ватковский, 1976	80	4	9	62	5	75	25
34. Ватковский, Гришина, 1971	80	6,9	15,3	55,0		77,2	22,8

1	2	3	4	5	6	7	8
35. Кылли, Кяхрик, 1970а	84	6,5	13,3	53,9	4,0	73,7	26,3
36. Кылли, Кяхрик, 1970б	85	2,0	11,7	64,9	4,8	79,6	20,4
37. Смирнов, 1971а, б	85	6,7	11,8	63,4	5,1	81,9	18,1
38. Уткин, 1970	85	5,8	9,6	61,8		77,2	22,8
39. Дылис, Носова, 1977	93	5,5	6,7	63,8	6,2	76,0	24,0
40. Смирнов, 1971а	105	6,9	8,5	57,9		72,9	27,0
41. Смирнов, 1971б	105	6,0	7,3	52,9		66,2	33,8
42. Паршевников, 1962	110	5,3	8,1	58,7		72,1	27,9
43. Структура ..., 1973	110	4,7	8,2	60,3	4,2	73,2	26,8
44. Структура ..., 1973	115	5,4	8,8	54,3	3,8	68,7	31,3
45. Манаков, 1961	120	6,0	11,4	58,8		76,2	23,8
46. Руднева, 1966	125	4,5	14,1	59,8		78,4	21,6
47. Паршевников, 1962	130	5,8	7,3	53,8		66,9	33,1

	хвоя	ствол	корни
изменение удельного дыхания	-2	+2,3	+3,5
изменение удельной массы	-4	+1,3	+1,5

Знак «минус» отмечает уменьшение отношения, «плюс» — повышение. Массы ствола и корней рассчитаны здесь согласно предположению 7.

4. У старых деревьев изменяются значения удельного дыхания частей дерева меньше, чем у молодых, т. е. повышение объемов дыхания ствола и корней и понижение того же у хвои относительно невелики. Распределение прироста здесь или аллометричное или же прирост приближается к нулю.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспираций и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л., 1980. — 223 с.
- Ватковский О. С. Анализ формирования первичной продуктивности лесов. М., 1976, с. 86—97.
- Ватковский О. С., Гришина Л. А. Продуктивность ельников Валдая. — В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 31—33.
- Дылис Н. В., Носова Л. М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1977.
- Ермолова Л. С. Прирост различных частей искусственного возобновления ели и влияние на него некоторых травянистых сообществ. — В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 83—86.
- Казимиров Н. И. и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л., 1973. — 174 с.
- Кылли Р., Кяхрик Р. Фитомасса и ее прирост в лесах землянично-печеночникового типа. — В: Сборник научных трудов Эстонской сельскохозяйственной академии, 65. Тарту, 1970а, с. 69—91.
- Кылли Р., Кяхрик Р. Фитомасса и ее солевой состав в ельнике и сосняке кислочного типа произрастания леса. — В: Сборник научных трудов

Эстонской сельскохозяйственной академии, 65. Тарту, 19706, с. 253—261.

- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И.** Физиология древесных растений. М., 1974. — 423.
- Малиновский К. А., Колищук В. Г.** Биологическая продуктивность Карпатского елового леса. — В сб.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 119—124.
- Манаков К. Н.** Поглощение растительностью минеральных элементов и азота из почвы в лесах Кольского полуострова. — Почвоведение, 1961, 8.
- Паршевников А. Л.** Круговорот азота и зольных элементов в связи со смежной пород в лесах средней тайги. — Труды Института леса и древесины СО АН СССР, 52. М.—Л., 1962.
- Руднева Е. Н., Тонконогов В. Д., Дорохова К. Я.** Круговорот зольных элементов и азота в ельнике-зеленомошнике северной тайги бассейна реки Мезень. — Почвоведение, 1966, 3.
- Смирнов В. В.** Масса хвои в ельниках и процессы ее формирования. — Труды Института экологии растений и животных. Уральский филиал АН СССР, 62. 1968, с. 217—223.
- Смирнов В. В.** Первичная биологическая продуктивность еловых и производных от них фитоценозов Европейской части СССР. Автореферат. Минск, 1971а.
- Смирнов В. В.** Фитомасса в еловых древостоях. — В сб.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., 19716, с. 47—52.
- Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги.** / Ред. Климов А. Б. Л., 1973.
- Тоомиг Х. Г.** Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977.
- Уткин А. И.** Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР. — Лесоведение, 1970, 3, с. 58—89.
- Cannell, M. G. R.** Production of branches arfoliage by young trees of *Pinus contorta* and *Picea sitchensis*: provenance differences and their simulation. — *Journal of Applied Ecology*, 1974, 11, 3, p. 1091—1115.
- Hakkila, P.** Weight and composition of the large scots pine and Norway spruce trees. — *Metsantutkimuslaitokirja julk.*, 1970, 67, 6, p. 1—37.
- Hägg, S.** Bestämning av rotbiomassa pa provträäd av gran. — *Rapp. och uppsats. Inst. växtecol. och marklära. Shogshögsk.*, 1975, 19.
- Kölli, R.** Phytomass of underground parts in some forest ecosystems. — In: *Estonian Contributions to the IBP III*. Тарту, 1971, p. 19—28.
- Prade, J.** Biomasses forestieres et utilisation totale des arbres. — *Revue Forestiere Francaise*, 1977, 29, 5, p. 333—342.
- Tooming, H., Arold, I.** Characterization of the climate of the Vooremaa area. — In: *Spruce forest ecosystem structure and ecology I*. Тарту, 1977, p. 43—53.

## POSSIBLE TRENDS OF CHANGE IN RELATIVE MASSES OF NEEDLES, BRANCHES, STEM AND ROOTS OF SPRUCE AND IN THE RATIO OF RESPIRATION AND ASSIMILATION DURING TREE LIFE

J. Palumets

Summary

The growth function of needles, branches, stem and roots on the basis of literature and author's data from 0 to 130 years of tree's life are given. The respiration/assimilation ratios for the same parts of tree over the same period of time have been found.

## ЛИШАЙНИКИ ОСТРОВА АБРУКА

Т. Рандлане

Остров Абука расположен в Рижском заливе недалеко от южного берега острова Саарема (ЭССР, Кингисепский район) (см. схему). Площадь острова — 10,6 кв. км.

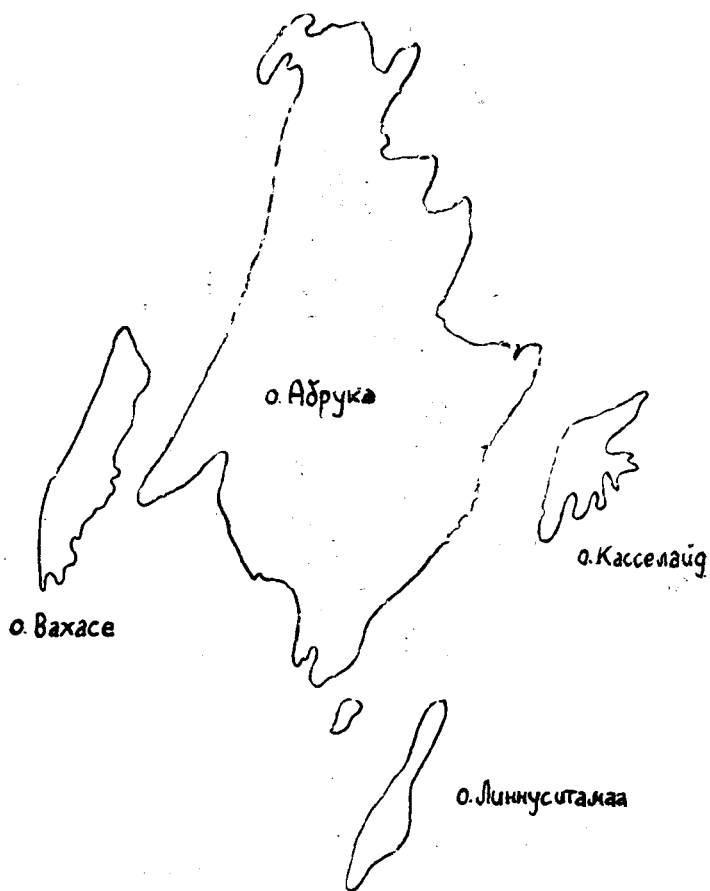
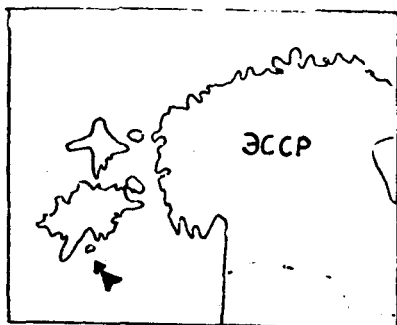
Растительность о. Абука довольно разнообразна: центральная часть его покрыта широколиственным лесом, который окружен лесолугами и лугами. В северной и северо-восточной частях острова встречаются заросли можжевельника.

Остров Абука ботанически сравнительно хорошо изучен. Уже в первой половине XIX в. (1824) о. Абука посетил профессор ботаники Тартуского университета А. Бунге. Данные о всех находках растений того времени опубликовал Ф. Шмидт (Schmidt, 1855).

В последующие годы многие ботаники, среди них К. Р. Купфер (K. R. Kupffer, 1900), К. Линкола (K. Linkola, 1924, 1928) и Б. Саарсоо (B. Saarsoo, 1934) изучали флору этого острова. Наибольшее значение в изучении растительного покрова острова имеют научные труды проф. Т. Липпмаа. Он работал на о. Абука в 1931, 1934 и 1937 г. и применил здесь впервые на практике свой метод синузий (Lippmaa, 1935). Экологические исследования опубликованы в его работе в 1940 г. (Lippmaa, 1940). В послевоенные годы неоднократно здесь работали ботаники Эстонии. С 1957 г. на острове снова установлен охранный режим. Ботанико-зоологический заказник о. Абука охватывает кварталы леса 193 и 196. В 1974 г. М. Кёстер (Köster, 1974) написала дипломную работу о лесной растительности острова и составила список высших растений, за исключением мхов (543 вида).

Лишенофлора острова, к сожалению, не так хорошо изучена, и в данной статье сделана попытка восполнить этот пробел.

Ниже приводится систематический список видов лишайников острова Абука и небольших островков Вахасе, Касселайд, Линнуситамаа, находящихся вблизи Абука. В список включены виды, встречающиеся на названной территории по данным



литературы (Nordin, 1972; Räsänen, 1931; Трасс, 1973), и виды, для которых имеются гербарные экземпляры в гербарии лишайников Эстонии при кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ или в гербарии при Институте ботаники Хельсинкского университета (сокращение X).

Список составлен по системе Пёльта (Poelt, 1973). В первую очередь дается основная синонимика. Для всех видов, собранных автором (в июне-июле 1979 г. и в июле 1980 г.), приводится местообитание и субъективная оценка встречаемости. Имена других коллекторов сокращены следующим образом: К. Л. — Карл Линкола (Karl Linkola, 1935), Х. Л. — Хилья Липпмаа (Hilja Lippmaa, 1934, 1937), Т. П. — Тайми Пийн (Taimi Piin, 1963), С. П. — Сильви Пярн (Silvi Pärn, 1959), В. Р. — Вели Рязянен (Veli Räsänen, 1929), Т. С. — Тийу Сийнмаа (Tiitu Siinamaa, 1958), Л. Т. — Линда Техвер (Linda Tehver, 1948), Х. Т. — Хелью Тинг (Helju Ting, 1963), Х. Тр. — Ханс Трасс (Hans Trass, 1964), Э. Х. — Эрнст Хейрен (Ernst Häyren, 1935).

Данные о местонахождениях и местообитаниях в случае, если вид собран только другими исследователями, не приводятся, так как не у всех экземпляров эти данные сохранились. Последним дается принадлежность вида к тому или другому географическому элементу по Трассу (1970). Приняты следующие сокращения названий элементов:

Аркт. — арктоальпийский	Монт. — монтанный
Бор. — бореальный	Мульти. — мультирегиональный
Гип. — гипоарктомонтанный	Нем. — неморальный
Гол. — голарктический	Субок. — субокеанический
Кс. — ксероконтинентальный	

#### Сем. *Opographaceae*

1. *Opographa lichenoides* Pers. — leg. К. Л., det. В. Р. Нем.
2. *O. pulicaris* (Hoffm.) Schrad. — leg. et det. В. Р. Нем.
3. *O. rufescens* Pers. (= *O. herpetica* Ach.) — в широколиственном лесу на высошем вязе, на комле. Иногда. Нем.
4. *O. viridis* Pers. — в широколиственном лесу, на ясени и вязе. Иногда. Нем.

#### Сем. *Pleosporaceae*

5. *Arthopyrenia punctiformis* (Pers.) Massal. — leg. et det. В. Р. Нем.
6. *Microthelia betulina* Lahm. ap. Körb. — в широколиственном лесу на березе. Редко. Новый вид для Эстонии. Общее распространение не выяснено.

Сем. *Verrucariaceae*

7. *Verrucaria maura* Wahlenb. — leg. et det. В. Р., на морском побережье на силикатных и известняковых камнях. Часто. Субок.

Сем. *Pyrenulaceae*

8. *Pyrenula coryli* Massal. — leg. et det. В. Р. Нем.

Сем. *Strigulaceae*

9. *Acrocordia alba* (Schrad.) B. de Lesd. — в широколиственном лесу, на вязе. Иногда. Нем.

Сем. *Caliciaceae*

10. *Calicium abietinum* Pers. — leg. et det. Т. П., X. Тр. Мульт.  
11. *C. quercinum* Pers. — leg. et det. X. Тр. В широколиственном лесу на ясени. Иногда. Нем.  
12. *C. sphaerocephalum* (L.) Ach. (= *C. salicinum* Pers.) — в широколиственном лесу, на вязе. Редко. Мульт.  
13. *C. viride* Pers. — leg. et det. X. Тр. В широколиственном лесу, на липе. Часто. Мульт.  
14. *Chaenotheca chrysocephala* (Turn.) Th. Fr. — leg. et det. X. Т., X. Тр. В широколиственном лесу, на вязе. Часто. Мульт.  
15. *C. schaereri* (De Not.) Zahlbr. — leg. et det. X. Тр. Бор.  
16. *C. stemonea* (Ach.) Zw. — leg. X. Тр., det. А.-Л. Сымермаа. Бор.  
17. *Coniocybe pallida* (Pers.) Fr. (= *C. nivea* Arn.) — leg. et det. В. Р. Нем.

Сем. *Graphidaceae*

18. *Graphis scripta* Ach. — в широколиственном лесу, на ясени и на высохших деревьях. Часто. Мульт.

Сем. *Melaspileaceae*

19. *Melaspilea gibberuloca* (Ach.) Zw. — leg. et det. В. Р. Нем.

Сем. *Gyalectaceae*

20. *Gyalecta ulmi* (Sw.) Zahlbr. — leg. et det. В. Р., Т. П. В широколиственном лесу, на вязе. Часто. Монт.

Сем. *Peltigeraceae*

21. *Peltigera canina* (L.) Willd. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л., Т. С. В широколиственном лесу и на кладбище на замшелых камнях и на земле. Часто. Мульт.
22. *P. collina* (Ach.) Schrad. [= *P. scutata* (Dicks.) Duby] — leg. et det. Т. С. Гип.
23. *P. horizontalis* (Huds.) Baumg. — на кладбище на замшелых камнях. Иногда. Мульт.
24. *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. — leg. et det. Х. Л., Т. С. Мульт.
25. *P. praetextata* (Flk.) Zopf. — leg. et det. Х. Л., Т. С. В широколиственном лесу, на комле вяза и на замшелых камнях. Часто. Мульт.
26. *P. rufescens* (Weiss.) Humb. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Х. Л. Мульт.
27. *P. spuria* (Ach.) DC. — leg. et det. Т. С. Мульт.

Сем. *Nephromiaceae*

28. *Nephroma laevigatum* var. *sublusitanicum* (Gyeln.) Dombr. — leg. et det. Х. Л. Субок.
29. *N. parile* (Ach.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л. Бор.

Сем. *Lobariaceae*

30. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — leg. et det. В. Р., Х. Л., Л. Т., Т. С., С. П., Х. Т. В широколиственном лесу, на липе и вязе. Иногда. Нем.

Сем. *Collemtaceae*

31. *Leptogium lichenoides* (L.) Zahlbr. — leg. Э. Х., det. В. Р. Гол.

Сем. *Lecideaceae*

32. *Bacidia incompta* (Borr.) Anzi — leg. et det. В. Р. Нем.
33. *B. rubella* (Hoffm.) Massal. [= *B. luteola* (Ach.) Mudd.] — leg. et det. В. Р. В широколиственном лесу, на ясени и вязе. Часто. Нем.
34. *B. sabuletorum* (Flk.) Lett. — приморское пастбище, на мхах, на камне и на земле. Редко. Мульт.
35. *Catillaria atropurpurea* (Schaer.) Th. Fr. — leg. et det. В. Р. (X). Бор.
36. *C. globulosa* (Flk.) Th. Fr. — в широколиственном лесу, на вязе. Иногда. Бор.
37. *C. graniformis* (Hag.) Vain. — leg. К. Л., det. В. Р. (X). Бор.

38. *C. griffithii* (Sm.) Malm. — в широколиственном лесу, на ясени. Иногда. Бор.
39. *C. lenticularis* (Ach.) Th. Fr. — leg. et det. В. Р. (X). Монт.
40. *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. — leg. et det. X. Тр. Гол.
41. *L. obscurella* (Sommerf.) Nyl. — leg. et det. В. Р. Бор.
42. *L. sulphurea* (Hoffm.) Wahlend. — leg. Т. П., det. X. Тр. на морском побережье, на гранитных валунах. Часто. Монт.
43. *L. tenebricosa* (Ach.) Nyl. — leg. X. Т., det. X. Тр. Бор.
44. *Lecidella elaeochroma* (Ach.) Hazcl. — leg. et det. В. Р., Т. П., X. Т., X. Тр. В широколиственном лесу на ольхе, липе, ясени, вязе. Очень часто. Мульт.
45. *Rhizocarpon concretum* (Ach.) Elenk. — leg. X. Л., det. X. Тр. Морское побережье, на гранитных камнях. Иногда. Мульт.
46. *R. geographicum* (L.) DC. — пастбище у моря, на гранитных камнях. Редко. Мульт.
47. *R. polycarpum* Th. Fr. — о. Вахасе, морское побережье, на маленьких камнях. Редко. Новый вид для Эстонии. Распространение не выяснено.
48. *R. reductum* Th. Fr. — о. Вахасе, морское побережье, на маленьких камнях. Редко. Бор.

Сем. *Lecanoraceae*

49. *Haematomma coccineum* (Dicks.) Körb. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Т. П., X. Т. Монт.
50. *H. elatinum* (Ach.) Massal. — leg. et det. Т. П. Монт.
51. *Lecania dimera* (Nyl.) Th. Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Бор.
52. *Lecanora allophana* (Ach.) Röhl. — (Räsänen, 1931). В широколиственном лесу, на ясени. Иногда. Нем.
53. *L. atra* (Huds.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., X. Л. Морское побережье, на гранитных валунах. Часто. Мульт.
54. *L. carpinea* (L.) Vain. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Нем.
55. *L. cateilea* (Ach.) Massal. — (Räsänen, 1931). Бор.
56. *L. chlarona* (Ach.) Nyl. — leg. et det. В. Р. Ольшаник, на ольхе. Иногда. Бор.
57. *L. chlarotera* Nyl. — о. Вахасе, на рябине. Редко. Нем.
58. *L. coilocarpa* (Ach.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Бор.
59. *L. crenulata* (Dicks.) Hook. — о. Вахасе, на камнях и цементе фундамента старого дома. Редко. Гол.
60. *L. dispersa* f. *atrynella* (Nyl.) Vain. — (Räsänen, 1931). Субок.

61. *L. distans* (Pers.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р.
62. *L. hageni* (Ach.) Ach. — (Räsänen, 1931). Гол.
63. *L. intumescens* (Rebent.) Rabenh. — (Räsänen, 1931). Нем.
64. *L. leptyroides* (Nyl.) Nilss. — ольшаник, на ольхе. Часто. Нем.
65. *L. pallida* (Schreb.) Rabenh. — (Räsänen, 1931). Нем.
66. *L. pulicaris* Ach. — на заборе. Редко. Гол.
67. *L. rugosella* Zahlbr. (= *L. rugosa* Nyl.) — leg. et det. X. Л. Гол.
68. *L. rupicola* (L.) Zahlbr. — (Räsänen, 1931). Мульт.
69. *L. subfusca* (L.) Ach. — leg. Э. X., det. В. Р. Нем.
70. *L. subrugosa* Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. В широколиственном лесу, на вязе. Иногда. Нем.
71. *L. umbrina* (Ehrh.) Massal. — (Räsänen, 1931). Мульт.
72. *L. varia* (Ehrh.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Мульт.
73. *Placolecyanora muralis* (Schreb.) Räs. — морское побережье, на гранитных валунах и камнях. Иногда. Мульт.

Сем. *Aspiciliaceae*

74. *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. — (Räsänen, 1931). Гол.

Сем. *Hypogymniaceae*

75. *Hypogymnia physodes* (L.) Räs. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., X. Л. В разных типах лесов, на березе, ольхе и можжевельнике. Мульт.
76. *H. tubulosa* (Schaer.) Nav. — (Räsänen, 1931). о. Вахасе, на можжевельнике и на гранитном валуне. Бор.
77. *Pseudevernia furfuraceae* (L.) Zopf. — ольшаник, на ольхе. Редко. Мульт.

Сем. *Parmeliaceae*

78. *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain. — о. Вахасе, на гранитном валуне. Редко. Бор.
79. *C. islandica* (L.) Ach. — о. Вахасе, заросли можжевельника, на земле. Мульт.
80. *C. pinastri* (Scop.) Röhl. — о. Вахасе, на ветках можжевельника. Редко. Бор.
81. *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. — (Räsänen, 1931). о. Вахасе, на ветках можжевельника. Иногда. Мульт.
82. *Parmelia conspersa* (Ehrh.) Ach. — leg. et det. X. Л., Т. С. На гранитных камнях. Часто. Мульт.
83. *P. exasperata* de Not. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. о. Вахасе, на рябине. Иногда. Нем.

84. *P. glabratula* ssp. *fuliginosa*. (Fr. ex Duby) Laund. — leg. et det. В. Р., Х. Л., Т. С., С. П. Морское побережье, на гранитных камнях. Часто. Гол.
85. *P. g. Lamu* ssp. *glabratula* [= *P. laetevirens* (Flot.) Rosend.] — leg. Э Х., det. В. Р. В широколиственном лесу на разных видах деревьев. Очень часто. Нем.
86. *P. isidiotyta* Nyl. — leg. et det. Х. Л., Т. С., С. П. Бор.
87. *P. laciniatula* (Flag.) Zahlbr. — leg. Т. С., det. Х. Тр. Нем.
88. *P. loxodes* Nyl. — морское побережье, на гранитных камнях. Часто. Распространение не выяснено.
89. *P. olivacea* (L.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Т. С. В разных типах лесов на ольхе и березе. Иногда. Бор.
90. *P. omphalodes* (L.) Ach. — leg. et det. Т. С. Аркт.
91. *P. prolixa* (Ach.) Carroll — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Х. Л., Т. С., С. П. Морское побережье, на гранитных камнях. Иногда. Кс.
92. *P. saxatilis* (L.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Т. С. На гранитных валунах. Часто. Мульт.
93. *P. sorediata* (Ach.) Th. Fr. — leg. et det. Т. С. Нем.
94. *P. subargentifera* Nyl. — в широколиственном лесу, на разных видах деревьев. Иногда. Бор.
95. *P. subaurifera* Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р.; Х. Л., Т. С. Бор.
96. *P. sulcata* Tayl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л. Ольшаник, на ольхе. Иногда. Мульт.
97. *P. tiliacea* (Hoffm.) Vain. — leg. et det. Т. С. Нем.
98. *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Ach. — в широколиственном лесу, на березе. Иногда. Бор.
99. *Platismatia glauca* (L.) Culb. et Culb. — ольшаник, на ольхе. Иногда. Мульт.

#### Сем. *Usneaceae*

100. *Bryoria chlybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw. — leg. et det. Х. Л., Х. Тр. Бор.
101. *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. — leg. et det. Х. Л. Бор.
102. *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. — в широколиственном лесу, на березе. Редко. Гол.
103. *Evernia prunastri* (L.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л. В разных типах лесов на широколиственных деревьях. Часто. Нем.
104. *Usnea hirta* (L.) Wigg. — (Räsänen, 1931). Ольшаник, на ольхе. Иногда. Бор.
105. *U. subfloridana* Stirt. [= *U. comosa* (Ach.) Vain.] — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Бор.

Сем. *Ramalinaceae*

106. *Ramalina calicaris* (L.) Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л. Нем.
107. *R. farinacea* (L.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л., Т. П., Х. Тр. В разных типах лесов на широколиственных деревьях. Часто. Нем.
108. *R. fastigiata* (Pers.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л., Х. Т. Ольшаник, на ольхе. Редко. Нем.
109. *R. fraxinea* (L.) Ach. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л., С. П. На разных лиственных деревьях. Часто. Нем.
110. *R. obtusata* (Arn.) Bitt. — leg. et det. В. Р. Гол.
111. *R. pollinaria* (Liljeb.) Ach. — leg. et det. В. Р. Мульт.
112. *R. polymorpha* (Ach.) — leg. et det. Х. Л., Т. П., Х. Тр. Пастбище около моря, на гранитных валунах. Иногда. Субок.
113. *R. sinensis* Jatta — leg. В. Р., det. Х. Магнуссон. Бор.
114. *R. subfarinacea* (Nyl. ex Cromb.) Nyl. [= *R. angustissima* (Anzi) Vain.] — leg. et det. Х. Л. Субок.
115. *R. thrausta* (Ach.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Бор.

Сем. *Stereocaulaceae*

116. *Stereocaulon tomentosum* Fr. — leg. et det. Х. Л. Бор.

Сем. *Cladoniaceae*

117. *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. — пастбище, на земле. Редко. Гол.
118. *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb. — leg. et det. Х. Л. о. Вахасе, заросли можжевельника, на земле. Редко. Мульт.
119. *C. portentosa* (Duf.) Zahlbr. (= *Cladonia impexa* Harm.) — leg. et det. Х. Л. Субок.
120. *C. rangiferina* (L.) Harm. — leg. et det. Х. Л., Л. Т. о. Вахасе, заросли можжевельника, на земле. Редко. Мульт.
121. *C. tenuis* (Flk.) Harm. — leg. et det. Х. Л. о. Вахасе, заросли можжевельника, на земле. Редко. Субок.
122. *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng. — пастбище около моря, на тонком слое земли на камне. Очень редко. Мульт.
123. *C. cenotea* (Ach.) Schaer. — leg. et det. Х. Л. В широколиственном лесу, на замшелом стволе березы. Редко. Гол.
124. *C. chlorophaea* (Flk.) Zopf. — leg. et det. Х. Л. На песке у моря. Иногда. Мульт.
125. *C. coniocraea* (Flk.) Spreng. -- leg. et det. Х. Л. В широколиственном лесу, на комле деревьев. Иногда. Мульт.
126. *C. digitata* (L.) Hoffm. — leg. et det. Х. Л., Л. Т. Мульт.

127. *C. fimbriata* (L.) Fr. — в широколиственном лесу на гниющем стволе. Иногда. Мульт.
128. *C. furcata* (Huds.) Schrad. — leg. et det. X. Л., Л. Т., X. Тр. Мульт.
129. *C. glauca* Flk. — leg. et det. Л. Т. Бор.
130. *C. pyxidata* (L.) Hoffm. — leg. et det. X. Л., Л. Т. Пастбище около моря, на земле. Иногда. Мульт.
131. *C. rangiformis* Hoffm. — пастбище около моря, на земле. Иногда. Кс.
132. *C. scabriuscula* (Del. in Duby) Nyl. — leg. et det. X. Л. Мульт.
133. *C. squamosa* (Scop.) Hoffm. — leg. et det. X. Л. Мульт.
134. *C. subulata* (L.) Wigg. — пастбище, на земле. Редко. Мульт.

#### Сем. *Umbilicariaceae*

135. *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. — leg. et det. X. Л. На гранитных камнях у моря. Часто. Гол.
136. *U. polyphylla* (L.) Baumg. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., X. Л. Пастбище около моря, на гранитных камнях. Иногда. Монт.

#### Сем. *Pertusariaceae*

137. *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arn. — leg. et det. Т. П. Гип.
138. *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Т. П. В разных типах лесов на ольхе, рябине и др. деревьях и на гранитном валуне о. Вахасе. Часто. Нем.
139. *P. coccodes* (Ach.) Nyl. — leg. et det. Т. П. Нем.
140. *P. discoidea* (Pers.) Malme — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Т. П. Нем.
141. *P. globulifera* (Turn.) Massal. — leg. et det. Т. П. Мульт.
142. *P. hemisphaerica* (Flk.) Erichs. — leg. et det. Т. П. В смешанном лесу на ели. Редко. Нем.
143. *P. henrici* (Harm.) Erichs. — в широколиственном лесу, на вязе. Очень редко. Новый вид для Эстонии. (det. Т. П. et Т. Рандлане). Нем.
144. *P. leioplaca* (Ach.) DC. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Т. П. Нем.
145. *P. leucostoma* (Bernh.) Massal. — leg. et det. Т. П. В широколиственном лесу, на клене и липе. Очень часто. Нем.
146. *P. pertusa* (L.) Tuck. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Т. П. В широколиственном лесу, на липе. Часто. Нем.
147. *P. pulvinata* Erichs. — leg. et det. Т. П. Нем.
148. *P. rupestris* (DC.) Schaer. — leg. et det. Т. П. Монт.

Сем. *Candelariaceae*

149. *Candelariella coralliza* (Nyl.) Magn. — leg. et det. Т. П. На морском берегу, на гранитных камнях. Часто. Гол.  
 150. *C. vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. — leg. et det. Х. Л., Х. Т. Мульт.

Сем. *Teloschistaceae*

151. *Caloplaca aurantiaca* (Light.) Th. Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. В широколиственном лесу, на осине и вязе. Часто. Мульт.  
 152. *C. cerina* (Ehrh.) Th. Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. В широколиственном лесу, на осине. Редко. Мульт.  
 153. *C. cerinella* (Nyl.) Flag. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Нем.  
 154. *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr. — о. Линнуситамаа, на берегу моря, на известняковых камнях. Редко. Мульт.  
 155. *C. lactea* (Massal.) Zahlbr. — о. Вахасе, на цементе и на известняковых камнях у моря. Редко. Гол.  
 156. *C. marina* (Wedd.) Zahlbr. — (Räsänen, 1931). Субок.  
 157. *C. scopularis* (Nyl.) Lett. — (Nordin, 1972; Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., leg. Х. Тр., det. И. Нордин. На берегу моря, на гранитных камнях. Иногда. Субок.  
 158. *C. vitellinula* (Nyl. Oliv. — (Räsänen, 1931). На берегу моря, на гранитных камнях. Редко. Мульт.  
 159. *Xanthoria aureola* (Ach.) Erichs. — (Трасс, 1973). Субок.  
 160. *X. candelaria* (L.) Th. Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Т. П., Х. Тр. На гранитных камнях. Часто. Мульт.  
 161. *X. isidioidea* (Beltr.) Trass — (Трасс, 1973). Leg. С. П., det. Х. Тр. Субок.  
 162. *X. parietina* (L.) Th. Fr. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Х. Л. На гранитных камнях. Часто. Мульт.  
 163. *X. polycarpa* (Ehrh.) Rieb. — на ветках разных деревьев. Часто. Гол.

Сем. *Physciaceae*

164. *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. Х. Тр. В широколиственном лесу, на ясени. Иногда. Нем.  
 165. *A. melanosticta* (Ach.) Trass — leg. Х. Л., det. Х. Тр. Субок.  
 166. *A. speciosa* (Wulf.) Massal. — leg. et det. Х. Л. Нем.  
 167. *Buellia alboatra* (Hoffm.) Branth. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Гол.  
 168. *B. disciformis* (Fr.) Mudd. — (Räsänen, 1931). В широколиственном лесу на разных деревьях. Часто. Мульт.  
 169. *B. griseovirens* (Turn. et Borr.) Almb. — leg. et det. Т. П. Бор.

170. *B. lauricassiae* (Feé) Müll. Arg. — в широколиственном лесу на липе. Очень редко. Мульт.
171. *B. margaritacea* (Sommerf.) Lyngé — (Räsänen, 1931). Бор.
172. *B. punctata* (Hoffm.) Massal. — о. Вахасе, на высохшем можжевельнике. Редко. Мульт.
173. *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg [= *Physcia sciastra* (Ach.) DR.] — пастбище около моря, на гранитных камнях. Иногда. Гол.
174. *Physcia aipolia* (Ach.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. Мульт.
175. *P. caesia* (Hoffm.) Hampe — leg. et det. С. П. На гранитных камнях и валунах около моря. Часто. Мульт.
176. *P. dubia* (Hoffm.) Lett. — leg. et det. X. Тр. Пастбище около моря. На гранитных камнях. Очень часто. Мульт.
177. *P. leptalea* (Ach.) DC. — (Räsänen, 1931). Нем.
178. *P. stellaris* (L.) Nyl. — (Räsänen, 1931). о. Вахасе, на рябине. Иногда. Мульт.
179. *P. subobscura* (Nyl.) Nyl. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., X. Тр., X. Л. Пастбище около моря и морское побережье, на гранитных камнях. Часто. Субок.
180. *P. tenella* (Scop.) Bitt. — (Räsänen, 1931). Ольшаник, на ольхе. Иногда. Нем.
181. *Physconia pulverulenta* (Schreb.) Poelt [= *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Hampe] — (Räsänen, 1931). Leg. et det. С. П. На вязе около дороги. Иногда. Нем.
182. *Rinodina demissa* (Flk.) Arn. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р. (X). Монт.
183. *R. pyrina* (Ach.) Arn. — (Räsänen, 1931). Нем.

#### Сем. *Phlyctidaceae*

184. *Phlyctis agelaea* (Ach.) Fw. — leg. et det. Т. П. В широколиственном лесу, на разных видах деревьев. Часто. Нем.
185. *P. argena* (Ach.) Fw. — (Räsänen, 1931). Leg. et det. В. Р., Т. П. В широколиственном лесу, на разных видах деревьев. Очень часто. Нем.

#### *Lichenes Imperfecti*

186. *Lepraria aeruginosa* (Wigg.) Sm. — в широколиственном лесу, на стволах деревьев. Иногда. Гол.
187. *L. candelaris* (L.) Fr. — в широколиственном лесу, на стволе липы. Редко. Гол.

В настоящем списке приводится 187 видов, из них три (*Microthelia betulina*, *Rhizocarpon polycarpum* и *Pertusaria henrici*) являются новыми для лихенофлоры Эстонии. 13 видов

включены в список только по данным литературы. Автор собрал и определил на о. Абука и близких ему островках 104 вида. В лишенофлоре названной территории представлено 28 семейств и 53 рода, причем родами, самыми богатыми видами, являются *Lecanora* (21), *Parmelia* (16), *Cladonia* (13), *Pertusaria* (11) и *Ramalina* (10). По географическим элементам распределяются виды о. Абука следующим образом [в скобках даны соответствующие цифры по лишенофлоре Эстонии в целом, по Трассу (Трасс, 1970)]:

1. Мультирегиональный	— 56 видов, т. е.	29,9%	(122; 18,0%)
2. Неморальный	— 49	26,2%	(94; 13,9%)
3. Бореальный	— 33	17,6%	(149; 22,0%)
4. Голарктический	— 20	10,7%	(76; 11,2%)
5. Субокеанический	— 13	6,9%	(33; 4,9%)
6. Монтанный	— 8	4,3%	(46; 6,7%)
7. Ксероконтинентальный	— 2	1,1%	(19; 2,8%)
8. Гипоарктомонтанный	— 2	1,1%	(45; 6,7%)
9. Арктоальпийский	— 1	0,5%	(41; 6,1%)
10. Субмедитерранский	— 0	0%	(11; 1,6%)
Виды с неопределенным ареалом	— 3	1,7%	(40; 5,9%)

Из вышеизложенного следует, что преобладающими элементами на о. Абука являются мультирегиональный и неморальный. Последний представлен здесь почти вдвое большим количеством видов, чем в среднем по Эстонии, факт, который вполне обоснован — больше половины территории острова покрыто широколиственным лесом. Редкость упомянутого типа растительности в настоящее время в Эстонии объясняется и тем, что на широколиственных деревьях растет немало эпифитных видов лишайников, местонахождение которых здесь является единственным для ЭССР (*Opegrapha viridis*, *Bacidia incompta*, *Pertusaria henrici* и др.).

Учитывая местные условия — полное отсутствие хвойных лесов — становится ясным незначительное количество бореальных видов лишайников. Больше чем в среднем в Эстонии встречаются здесь субокеанические виды, но такое явление характерно для всех эстонских островов. В Вилсандском государственном заповеднике, например, установлено 12 видов из субокеанического элемента, т. е. 8,8% из 136 видов из всей лишенофлоры этого острова (по неопубликованным данным автора). Значительно меньше видов насчитывают монтанный и ксероконтинентальный, а особенно гипоарктомонтанный и арктоальпийский элементы. Хотя гранитные камни и валуны, а также альвары на о. Абука и на соседних островках местами встречаются, можно полагать, что одной из причин бедности назван-

ных элементов является как раз отсутствие подходящих местобитаний.

Учитывая вышеупомянутое, следует отметить, что лишенофлора о. Абука — неповторима и достойна дальнейшего изучения. Возможно, что некоторые виды из тех 13-ти, которые включены в список только по данным литературы (главным образом найдены Рязянею в 1929 г.), к настоящему времени уже исчезли из флоры лишайников острова. Предположительно лишенофлора Абука состоит более чем из 200 видов. Те виды, местообитание которых находится в пределах заказника (кварталы 193 и 196), обеспечены в некоторой степени охранным режимом. Но учитывая богатство всей растительности о. Абука было бы целесообразно расширить охранный режим на весь остров, предложение которое было сделано уже почти десять лет назад (Köster, 1974).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Трасс Х. Х. Элементы и развитие лишенофлоры Эстонии. — Учен. зап. Тартуск. гос. ун-та, вып. 268. Тарту, 1970, с. 5—234.
- Трасс Х. Х. Род *Xanthoria* в лишенофлоре Эстонии. — *Floristilised märkmed* 1,5. Tallinn, 1973, lk. 284—288.
- Lippmaa, T. Une Analyse des forets de l'île Estonienne D'Abuka (Abro) sur la base des associations unistrates. — *Acta et Comm. Univ. Tartuensis* A. 28, 1. Tartu, 1935.
- Lippmaa, T. A Contribution to the Ecology of the Estonian Deciduous Forest. — *Annales Acad. Scient. Est.*, 1. Tartu, 1940.
- Nordin, I. *Caloplaca*, sect. *Gasparrinia* i Nordeuropa. Uppsala, 1972. — 184 p.
- Poelt, J. Classification. — In: *The Lichens*. New York, 1973, p. 599—623.
- Räsänen, V. *Die Flechten Estlands*. Helsinki, 1931. — 162 p.
- Schmidt, F. *Flora des silurischen Bodens von Ehstland, Nord-Livland und Oesel*. — *Archiv für die Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands*, II. Ser., 1, 3. Dorpat, 1855.

#### РУКОПИСИ

- Köster, M., 1974. *Abuka saare floora ja metsavegetatsioon*. Diplomitöö. (Кафедра систематики растений и геоботаники ТГУ.)

### LICHENS OF THE ABRUKA ISLAND (ESTONIAN S.S.R.)

T. Randlane

Summary

The systematic list of lichens of the Abuka island consists of 187 species from 28 families. Three species — *Microthelia betulina*, *Rhizocarpon polycarpum* and *Pertusaria henrici* are new to

the lichen flora of Estonia. Results of geographical analysis indicate the dominance of multiregional (56 species, 29,9%) and nemoral (49 species, 26,2%) elements. The role of the suboceanical element is also greater than that of the average of Estonia, but montane, xerocontinental, hypo-arctic-montane and arctic-alpine elements are less numerous. The deviances from the average of Estonia are caused by the natural conditions of the island.

## О ДВУДОМНОСТИ, ПОЛОВОМ ДИМОРФИЗМЕ И СООТНОШЕНИИ ПОЛОВ У МОРОШКИ (*RUBUS CHAMAEMORUS* L.)

Ю. Рейер

В 1959 году вышла в свет монография Карла Эйхвальда «Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы», разрешающая многие теоретические вопросы филогенеза и ряд других проблем рода *Rubus* L. и теперь являющейся одним из классических трудов по рубологии. В той же работе, где рядом с полянкой (*Rubus arcticus* L.) анализируются и вопросы о возникновении морошки (*Rubus chamaemorus* L.) и ее формировании как вида К. Эйхвальд неоднократно утверждал, что этот вид представляет исключительный интерес среди видов рода. Морошка отличается своеобразной биологией и экологией и по морфологическим признакам сравнительно сильно отличается от других видов рода. Этот октоплоидный, неотенического происхождения вид является единственным двудомным среди более чем 400 видов рода *Rubus*. В настоящей работе при помощи оригинальных и литературных данных рассматриваются некоторые вопросы сексуальности морошки.

Материал собран на территории госзаповедников в Карелии и в Мурманской области и на охраняемых болотных массивах в Эстонии, т. е. в условиях, где влияние деятельности человека минимальное.

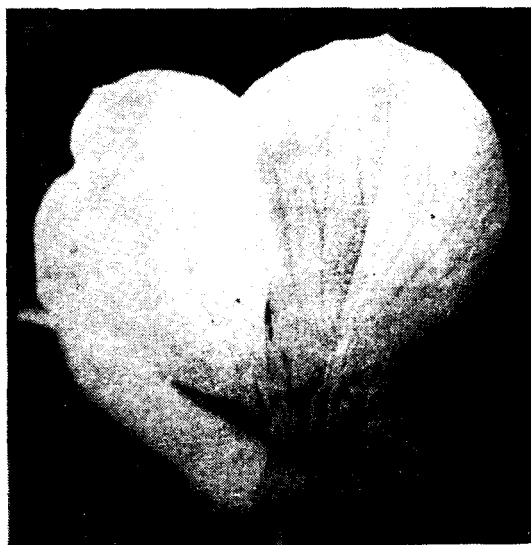
Морошка — растение двудомное, т. е. несущее на одной особи женские, на другой — мужские цветки. Среди цветковых растений, в отличие от животных, раздельнополовость встречается относительно редко. Доля двудомных видов во флорах умеренного пояса составляет в среднем 4% (Yampolsky, Yampolsky, 1922; Parsons, 1958; Сопп et al., 1980). Такова доля двудомных видов (около 50) и во флоре цветковых Эстонии.

Двудомность у морошки, как и у многих других двудомных растений, выражена нечетко. Однополые цветки явно преобладают, но часто в нормально развитых однополых цветках в виде рудиментов представлены органы противоположного пола

(рис. 1). Встречаются многочисленные переходные типы цветков, начиная с почти «пустых» цветков с рудиментными пестиками и/или тычинками (т. н. асексы) и кончая цветками, в ко-



А



Б

Рис. 1. Однополые цветки морозки с рудиментами органов противоположного пола (госзаповедник «Кивач»). А. Мужской цветок с рудиментальными пестиками в середине. Б. Женский цветок со стерильными тычинками.

торых внешне одинаково хорошо развиты как тычинки, так и пестики (гермафродиты; см. также Lid et al., 1961; Zeller, 1964; Mäkinen, Oikarinen, 1974). В большинстве случаев такие цветки обоеполюми не функционируют.

Нечеткое выражение однополовости у цветков может быть объяснено по-разному: 1. сравнительной эволюционной молодостью двудомности у этого вида (Эйхвальд, 1959); 2. фенотипический инверсией пола.

Генетический контроль определения пола у двудомных цветковых растений, как правило, относительно слабый, и фенотипическое выражение пола у них в значительной степени зависит от влияния внешней среды (Джапаридзе, 1963; Bawa, 1980). У некоторых двудомных видов растений инверсию пола удавалось получить экспериментально (Heslop-Harrison, 1957).

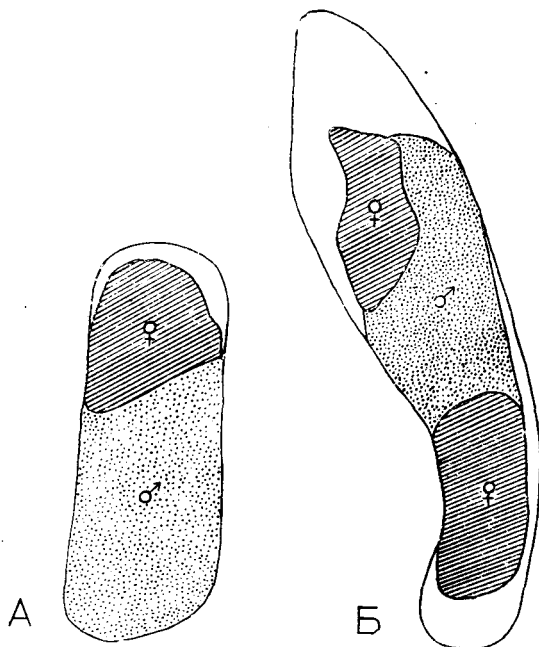


Рис. 2. Схемы двух небольших изолированных болот (госзаповедник «Кивач») с четко разграниченными однополыми популяциями морошки. Площадь мужской популяции на А ~0,6 га и составляет  $\frac{2}{3}$  от общей площади болота.

Полная фенотипическая инверсия пола (в отличие от частичной — появлении в цветках рудиментарных органов противоположного пола) у морошки, если вообще имеет место, то исключительно редко. В течение 6-летних (1976—1981 гг.) наблюдений в однополых популяциях (три болота с исключительно мужскими особями и два болота с несколькими боль-

шими, четко разграниченными друг от друга однополыми популяциями на территории госзаповедника «Кивач», рис. 2), ни одной особи противоположного пола обнаружить не удалось.

Таким образом, морошку можно считать четко двудомным видом; полиморфность цветков у него объясняется сравнительно молодой стадией вида и двудомности у этого вида.

Кроме четко выраженных различий в строении раздельнополых цветков, половой диморфизм у морошки обнаружен и в других признаках (Ozolīna, 1927; Resvoll, 1929 и др.), но ни в одном случае это в достаточной мере фактическим материалом не подтверждено. Исключение составляет лишь работа М. Розановой (1927). Ею установлено наличие половых различий в форме и в разрезанности листьев у морошки. Отношение ширины к длине у листьев женских особей меньше, чем у мужских, т. е. листья у женских особей более узкие и вытянутые. Очертания листьев у женских особей многоугольные; более длинная верхняя лопасть придает им вид большей разрезанности. Листья мужских особей почковидные, с тупыми лопастями (Розанова, 1927). Половые различия оказались существенными лишь у нижних, вполне сформированных листьев (Розанова, 1927).

Различия во форме листьев все же не могут служить критерием для различения мужских и женских особей морошки в вегетативном состоянии. Мы можем с требуемой достоверностью доказать различие индексов (отношение ширины листьев к их длине) у мужских и женских особей в пределах одного эко-топа, но, как показывают наши данные, в некоторых местах произрастания более вытянутыми являются листья мужских, а не женских особей (например,  $1,559 \pm 0,014$  для ♂♂ и  $1,385 \pm 0,012$  для ♀♀ в условиях открытого болота на территории госзаповедника «Кивач»; рис. 3).

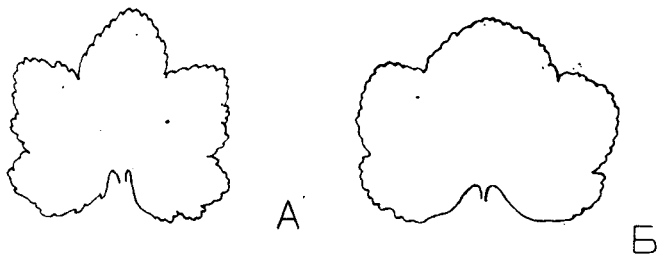


Рис. 3. Форма листа у особей мужского и женского пола морошки. А. форма листа, соответствующая, по М. Розановой (1927) мужской особи, но зарисованной с женской особи (госзаповедник «Кивач»). Б. Форма листа, соответствующая женской особи (Розанова, 1927), зарисованная с мужской особи (госзаповедник «Кивач»).

Половой диморфизм обнаружен у многих двудомных видов — *Cannabis sativa* L., *Mercurialis perennis* L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Rumex acetosa* L., *Laurus nobilis* L. и т. д. (см. Джапаридзе, 1963). Половой диморфизм у этих видов выражается в основном только в количественных признаках, напр., в общей надземной биомассе, высоте, «мощности» и в других трудноопределяемых признаках, которые легко поддаются изменениям под влиянием внешней среды. Мужские растения обычно больше женских, но известны и противоположные примеры (Джапаридзе, 1963).

Нам кажется, что половой диморфизм в морфологических признаках вегетативных органов у морошки все же существует, но его установление затруднено из-за вариабельности признаков в зависимости от условий среды.

Согласно гетерохромосомальной детерминации пола, соотношение полов в потомстве двудомников должно составлять 1:1. Это теоретическое соотношение в естественных условиях реализуется редко. Данных о соотношении полов у двудомных растений пока мало для обобщений. Встречаются виды с сильным преобладанием как женских, так и мужских особей (Cogens, 1928; Lloyd, Webb, 1973).

По литературным данным, соотношение полов у морошки сильно варьирует в зависимости от места произрастания, года и т. д., но склонено в пользу мужских особей: 13,7:1 (Lid et al., 1961), до 4:1 (Østgård, 1964), 8:1 (Юдина, Елина, 1975) и т. д. По данным автора, среднее соотношение полов у морошки 1,8:1 в Эстонии, 2,9:1 в Южной Карелии, 2,2:1 в Северной Карелии, 2,4:1 в Мурманской области и 3,2:1 на о. Харлов (табл. 1). Причины преобладания мужских особей могут быть разными.

1. Соотношение полов в пользу мужских особей является первичным. Первичное соотношение отражает действие внутреннего полоопределяющего механизма (Джапаридзе, 1963). Соотношение полов 1:1 отражает гетерохромосомальность определения пола. У морошки, как и у многих других двудомных растений, половые хромосомы не обнаружены, механизм определения пола не известен. Возможно, что соотношение полов в пользу мужских особей детерминировано генетически.

2. Соотношение полов в пользу мужских особей является вторичным. Вторичное соотношение полов — это соотношение мужских и женских особей в момент прорастания (Джапаридзе, 1963). Многие факторы могут влиять на выражение пола в фазе дифференцировки зародыша. Кроме того, условия среды могут избирательно благоприятствовать или же, наоборот, препятствовать прорастанию семян того или иного пола.

3. Соотношение полов в пользу мужских особей является третичным. Третичное соотношение полов показывает жизне-

Соотношение полов у морошки в разных географических пунктах и экотопах  
Sex ratios in cloudberry (*Rubus chamaemorus*) in different geographical localities and habitats

Районы исследования Geographical position	Пробная площадь (болото) Sample-area (peat-bog)	Место произрастания Habitat	Год Year	Число учетных единиц (м <sup>2</sup> ) Number of counting units (m <sup>2</sup> )	Среднее соотношение полов по пробной площади (♂ : ♀) Average sex ratio in sample-area (♂ : ♀)	
1	2	3	4	5	6	
Эстонская ССР Хаапсалуский р. Ныва  Estonian S.S.R. Haapsalu distr. Nõva	Суурсоо	Облесенная крайка олиготрофного болота Wooded ( <i>Pinus</i> ) margin of oligotrophic mire	1979	42	2,0:1	
			1980	—, —	1,4:1	
	Вяли Väli	—, —	среднее average			1,7:1
			1979 1980	50 —, —	1,5:1 0,9:1	
			среднее average			1,2:1
	среднее average				1,4:1	
	Пайдеский р-н Пийуметса Paide distr. Piiumetsa	Лийвассааре Liiwas-saare	—, —	1979 1980	45 —, —	1,2:1 1,2:1
среднее average						1,2:1
Йыгеваский р-н Тоома Jõgeva distr. Тоома		Мяникъярве Männik-järve	Грядово-озерковый комплекс олиготрофного болота oligotrophic mire with hummock-pool complex	1979 1980	50 —, —	2,4:1 2,2:1
	среднее average					2,3:1

1	2	3	4	5	6	
Пылваский р-н Мезьва Põlva distr. Meelva	Линнус-сааре Linnus-saare	—,—	1979 1980	50 —,—	1,6:1 1,2:1	
	среднее average		среднее average		1,4:1	
	среднее average				1,8:1	
	Мезьва Meelva	облесенная окрайка олиготрофного болота wooded margin of oligotrophic mire	1979 1980	40	3,7:1 2,4:1	
		среднее average			3,0:1	
среднее для Эстонии average for Estonia			1979 1980		2,1:1 1,5:1	
average for Estonia среднее для Эстонии					1,8:1	
Карельская АССР Кондопожский р-н Госзаповедник «Кивач» Karelian A.S.S.R. Kontupohja distr. State Nature Reserve «Kivatch»	Чудское	облесенная окрайка олиготрофного болота	1976	38	2,6:1	
			1977	—,—	2,8:1	
	II	заболоченный сосняк мезо- трофного типа wooded mire of mesotrophic type	среднее average			2,7:1
			1976 1977	39 —,—	2,9:1 3,1:1	
			среднее average			3,0:1
	среднее для Южной Карелии average for South Karelia			1976+ 1977		2,9:1

1	2	3	4	5	6
Кемьский р-н Шомба	Заповедная	олиготрофная гряда на болоте аара	1980	50	3,1:1
Kem distr. Shomba	Zapovednaya	oligotrophic hummocks of aara mire			
	Суходольная	облесенная окрайка олиготрофного болота	—,—	—,—	1,3:1
	Sucho-dolnaya	wooded margin of oligotrophic mire			
	среднее для Северной Карелии				2,2:1
	average for North Karelia				
среднее для Карелии average for Karelia					2,6:1
<b>Мурманская обл.</b>					
Мончегорский р-н.	Ельярв	заболоченный ельник олиго- трофного типа	1980	34	1,6:1
Лапландский госзаповедник	Yelyavr	wooded Picea mire of oligo- trophic type			
<b>Murmansk region</b>					
Monschegorsk distr.	Чуна	—,—	—,—	30	2,3:1
State Nature Reserve	Tchuna				
«Lapland»	среднее average				2,0:1
Северомор- ский р-н	о. Харлов	побережная тундра	1980	20	3,2:1
Кандалакский Госзаповедник	Harlov	coastal tundra			
Kandalakscha State Nature Reserve	isl.				
среднее для Мурманской области average for Murmansk region					2,4:1
Всеобщее среднее General average					2,1:1

способность особей каждого пола после их прорастания (Джапаридзе, 1963).

а) Условия среды могут благоприятствовать росту и развитию (созреванию) особей только одного пола, в то время как представители противоположного пола в тех же условиях депрессированы.

б) Различия в жизнеспособности и выживаемости особей мужского и женского пола могут быть обусловлены генетическими факторами. В конкуренции за существование особи одного пола могут иметь адаптивные преимущества. Распространено мнение, что у морошки мужские особи расселяются вегетативно быстрее женских, и последние должны в конкуренции отступать мужским клонам (Mäkinen, Oikarinen, 1974). Об этом свидетельствует и тот факт, что в болотах с четко разграниченными однополыми популяциями, площадь, занимаемая мужскими особями, значительно больше площади, занимаемой женскими особями (рис. 2).

в) Соотношение в пользу мужских особей может быть результатом межполовой конкуренции. Мужские особи получают преимущество, поскольку особи женского пола несут двойную нагрузку: урожай плодов текущего и зачатки цветков следующего года формируются одновременно.

4. Не исключена и возможность, что преобладание мужских особей вызвано фенотипическим переопределением пола в течение онтогенеза. У некоторых оркидных пол особи зависит от количества солнечной энергии, полученной растением (Gregg, 1975). Известны также случаи, когда пол особи изменяется с ее возрастом (Джапаридзе, 1963).

Следует отметить, что определение соотношения полов у морошки, как и у других вегетативно подвижных видов сложное, т. к. практически невозможно отличить особь от клона. Поэтому приведенные соотношения полов у морошки в действительности отражают соотношение мужских и женских цветущих побегов. Не исключено, что у морошки соотношение мужских и женских особей в действительности близко 1:1, и различия имеются лишь в обильности цветения мужских и женских растений в разных условиях. Можно даже предполагать, что мужские растения крупнее женских и поэтому образуют больше цветков (генеративных побегов).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Джапаридзе Л. И. Пол у растений I. Тбилиси, 1963. — 307 с.  
Розанова М. А. О половом диморфизме *Rubus chamaemorus*. — Тр. по прик. бот. ген. и сел., 1927, 19, 2, 315—324.  
Эйхвалд К. Подрод ежевик *Cylactis* Rafin. Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы. — Учен. зап. Тартуского гос. ун-та, вып. 81, Тарту, 1959, 1—284.

- Юдина В. Р., Елина Г. А. Дикорастущие лекарственные и ягодные растения Карельской АССР (проспект ВДНХ). М., 1975.
- Bawa, K. S. Evolution of Dioecy in Flowering Plants. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, 11, 15—39.
- Correns, C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — Handbuch der Vererbungswissenschaft. II. 1928.
- Conn, J. S., Wentworth, T. R., Blum, U. Patterns of Dioecism in the Flora of the Carolinas. — Am. Midl. Nat., 1980, 103, 310—315.
- Gregg, K. B. The Effect of Light Intensity on Sex Expression in Species of *Cynoches* and *Catasetum* (Orchidaceae). — Selbyana, 1975, 1, 101—113.
- Heslop-Harrison, J. The Experimental Modification of Sex Expression in Flowering Plants. — Biol. Rev., 1957, 32, 38—90.
- Lid, J., Lie, O., Løddesøl, A. Orienterende forsøk med dyrking av molter. — Medd. fra Norske myrselsk., 1961, 59, 1—26.
- Lloyd, D. G., Webb, C. J. Secondary Sex Characters in Seed Plants. — Bot. Rev., 1977, 43, 177—216.
- Mäkinen, Y., Oikarinen, H. Cultivation of Cloudberry in Fennoscandia. — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1974, 11, 90—102.
- Østgård, O. Molteundersøkelser i Nord-Norge. — Forsking og Forsøk i Landbruket, 1964, 15, 409—444.
- Ozolina, E. Tetramerie bei *Rubus chamaemorus* L. — Acta Horti Bot. Univ. Latv., 1927, 2, 1, 1—18.
- Parsons, P. A. Evolution of Sex in Flowering Plants of South Australia. — Nature, 1958, 181, 1673—1674.
- Resvoll, T. *Rubus chamaemorus* L. A Morphological-Biological Study — Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, 1929, 67, 55—129.
- Yampolsky, E., Yampolsky, H. Distribution of Sex Forms in the Phanerogamic Flora. — Bibl. Genet., 1922, 3, 1—62.
- Zeller, O. Entwicklungsmorphologische Studien an Blütenknospen von *Rubus chamaemorus* L. und *Rubus arcticus* L. in Finland. — Beitr. Phytologie, 1964, 1—18.

## ON DIOECY, SEXUAL DIMORPHISM AND SEX RATIOS IN THE CLOUDBERRY (*RUBUS CHAMAEMORUS*) L.

U. Reier

### Summary

The cloudberry is the only dioecious of about 400 species of the genus *Rubus* L.

In the structure of its flowers *Rubus chamaemorus* L. is not strictly dioecious. The rudiments of another sex are present in most of the normal unisexual flowers (Fig. 1) and all intermediates between externally normal bisexual and deficient unisexual flowers are found.

As for the sexual dimorphism in the leaf shape of the cloudberry, it seems entirely probable, though differences of the same character are greatly influenced by the environmental factors as well. Therefore, the vegetative dimorphism is unlikely to serve as a means of field identification of the female plants from the male ones.

The theoretical 1:1 ratio shows a strong tendency in favour of the male plants (see also Table 1). The relative frequencies vary in wide limits during subsequent years and in different habitats.

We consider the bigger number of males (or flowering male shoots) in the populations of the cloudberry to be the result of the competition between the two sexes, the male plants being more successful, maybe due to their genetical advantages, but more probably because of the unequal division of labour between the sexes, with the females having to bear a dual load (the floral buds for the next year are formed and the fruits of the current year are borne simultaneously).

## ВЛИЯНИЕ ОСУШЕНИЯ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КЛЮЧЕВОГО БОЛОТА ВИЙДУМЯЭСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Э. Роосалуэсте

Богатство и своеобразие растительности Вийдумяэского заповедника известно уже давно. Задача заповедного режима, введенного с 1958 г., сохранение условий произрастания редких растительных видов и сообществ. Большую ценность представляет собой растительный покров низинных болот, развивающийся в основном под склоном древнего анцилового уступа. Питаются эти болота богатыми карбонатами ключевыми водами, которые вытекают из подножья уступа. Благодаря обильному увлажнению ключевыми водами создан здесь своеобразный микроклимат с мягкой зимой и умеренно прохладным летом, который в течение тысяч лет предоставлял возможности существовать видам как арктического, так и средиземного происхождения. Общие сведения о климатических условиях в заповеднике в течение последних 15 лет даны У. Ратасом и А. Тарандом (Ratas, Tarand, 1981).

Самый большой интерес представляют здесь низинные болота, принадлежащие к типу ключевых болот. Преобладают болота схенусового подтипа, но встречаются и фрагменты ситникового подтипа. Типы местопроизрастания определены по А. Марвет (Marvet, 1970).

Основными редкими видами являются в первую очередь эндем острова Сааремаа погренок эзельский [*Rhinanthus osiliensis* (Ronn. et Saars.) Vassilcz.], жирянка альпийская (*Pinguicula alpina* L.), ситник подузловатый (*Juncus subnodulosus* Schrank), многие орхидные, в том числе кокушник ароматнейший [*Gymnadenia odoratissima* (Nathh.) Rich.]. Кроме того, растут здесь для Эстонии не очень редкие виды, но включенные в Красную книгу СССР, осока дэвелла (*Carex davalliana* Smith), меч-трава обыкновенная [*Cladium mariscus* (L.) Pohl], восковница обыкновенная (*Myrica gale* L.).

О необходимости охраны этих видов писали уже примерно 50 лет назад (Saarson, 1934). С созданием заповедника было



Осушительная канава, проложенная через ключевое болото в заповеднике Вийдумяэ.

взято под охрану большинство местопроизрастаний этих редких растений.

К сожалению, продолжается влияние на растительность ключевого болота некоторых отрицательных антропогенных факторов, в основном осушения. Главной причиной изменения гидрологического режима подсклонового болота является система осушительных канав, заложенная в основном вне территории заповедника (фото). Большинство канав было выкопано еще до создания заповедника в 1957 г. Дополнительная осушительная сеть была заложена в 1965 г. Вследствие осушительных работ исчезло озеро Сууриссоо и ухудшился гидрологический режим ключевого болота. Обоснование последнего явления дано гидрологами Х. Кинк и Т. Метсланг (Kink, Metslang, 1981). Грунтовая вода, питающая болото, фильтруется теперь быстрее и не в состоянии длительное время и в достаточном количестве снабжать болото.

Самые существенные изменения произошли в южной части заповедника, где осушительная канава, начиная прямо с подножья уступа, проходит на протяжении 1600 м через ключевое болото. В растительности, отрезанной от питательных родни-

ков, в течение около 25 лет произошли существенные изменения.

Для выяснения характера изменений растительности осушенной части по сравнению с неосушенной в августе 1981 г. проводились геоботанические исследования по обеим сторонам канавы. Через каждые 100 м был описан древесный и кустарниковый ярус и на площадках в 4 м<sup>2</sup> — травяно-кустарничковый ярус. Данные представлены в таблицах 1 и 2. Видно, что вдоль канавы на осушенной части почти непрерывно растет молодой лес, состоящий в основном из сосны и березы. На более высоких местах к ним прибавляются дуб, ель, осина. Средняя высота древостоя 10 м с сомкнутостью 0,4...0,9. Подрост деревьев незначительный. В кустарниковом ярусе господствует крушина ольховидная (*Frangula alnus* Mill.), высота ее достигает 3 м. Во многих местах растет и можжевельник (*Juniperus communis* L.), но в некоторых случаях он высыхает. В некоторых местах представлены и лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.) и виды ив (*Salix* spp.).

На другой стороне от канавы растительность резко отличается. Сделанные здесь 8 описаний показывают сообщества безлесные или только с некоторыми хиреющими деревьями. Лес растет только на протяжении первых 150 м с начала канавы, на склоне уступа и состоит из сосны, березы и одиночных елей. Лесные участки встречаются еще на более высоком месте в описании № 11, в описаниях № 12 и 14 представлен редкий древостой, состоящий из березы и сосны с некоторыми особями крушины и можжевельника. В травяно-кустарничковом ярусе в осушенной части встречается всего 38 видов, в неосушенной части — 46 видов. Среди них общих видов 21. По индексу сходства Жакара (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974):

$$IS_J = \frac{c}{A+B-c} \cdot 100,$$

где  $c$  — число общих видов,

$A$  — число видов в первом анализе,

$B$  — число видов во втором анализе.

$$IS_J = \frac{21}{38+46-21} \cdot 100 = 33,3\%.$$

Это различие выразится более резко, если исключить описания 1, 2, 3, 11, 12 и 14, которые и на стороне неосушенной части расположены на участках минеральной почвы. Тогда среди 45 наблюдаемых видов общих только 5, и коэффициент сходства



## Геоботанические описания неосушенной части

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<b>Древесный ярус</b>																
Состав	С	5С5Б	10С+Б+Е	С	—	—	—	—	—	—	10С+Д+Б	—	—	С+Б	—	—
Средняя высота м	7	12	12	1	—	—	—	—	—	—	10	—	—	9	—	—
Сомкнутость	0.1	0.6	0.4	0.1	—	—	—	—	—	—	0.8	—	—	0.1	—	—
<b>Кустарниковый ярус</b>																
Состав	К+М	К+М	М	М	—	—	—	—	—	—	К+М	К	—	К+М	К+М	К+М
Средняя высота м	4.0	2.0	2.0	0.4	—	—	—	—	—	—	1.0	1.0	—	2.0	1.0	1.0
<b>Травяной ярус</b>																
<i>Phragmites australis</i> (Cavan.) Trin. ex Steud	1	1	0.5	0.5	0.5	1	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	40	2	10	6	0.5	2	7	2	4	4	—	8	7	20	2	4
<i>Convallaria majalis</i> L.	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—
<i>Myrica gale</i> L.	5	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Equisetum palustre</i> L.	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Galium palustre</i> L.	0.5	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	—	25	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i> (L.) Avr.	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Galium boreale</i> L.	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
<i>Sesleria coerulea</i> (L.) Ard.	—	—	0.5	—	—	1	—	—	—	0.5	—	—	0.5	—	0.5	0.5
<i>Schoenus ferrugineus</i> L.	—	—	—	5	0.5	10	10	8	15	9	—	3	5	—	10	6
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch	—	—	—	1	—	—	0.5	1	3	1	25	4	1	3	0.5	1
<i>Succisa pratensis</i> Moench	—	—	—	1	—	—	0.5	—	0.5	0.5	—	—	1	—	0.5	0.5
<i>Toxifolia calyculata</i> (L.) Wahlenb.	—	—	—	0.5	—	—	0.5	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. panicea</i> L.	—	—	—	—	1	1	1	—	—	1	—	—	1	—	0.5	4
<i>Primula farinosa</i> L.	—	—	—	—	0.5	0.5	0.5	1	1	0.5	—	—	0.5	—	1	0.5
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Parnassia palustris</i> L.	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cirsium palustre</i> L.	—	—	—	—	—	0.5	—	0.5	0.5	0.5	—	—	0.5	—	—	0.5
<i>Cladium mariscus</i> (L.) Pohl	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	1	1	—	0.5	—
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juncus subnodulosus</i> Schrank	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Brown	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhinanthus osiliensis</i> (Ronn. et Saars.) Vassilez.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—
<i>Carex davalliana</i> Smith	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinguicula</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus saxatilis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—
<i>Carex</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Agrostis canina</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.5	—	—	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Plantago lanceolata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.5	—	—	—	—
<i>Geum urbanum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Angelica sylvestris</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Carex vaginata</i> Tausch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	0.5	—	—
<i>Prunella vulgaris</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Melica nutans</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—
<i>Scorzonera humilis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—

Замечания: С — сосна, Б — берёза, Е — ель, Д — дуб, О — осина, К — крушина, М — можжевельник, Л — лещина, Ка — калина, И — ива, Оч — эльха чёрная. Проективное покрытие травяных растений дано в %-х.

$$IS_J = \frac{5}{23+17-5} \cdot 100 = 14,3\%.$$

Сопоставление данных показывает, что разница между двумя рядами анализов существенная. В осушенной части встречаются многие охраняемые виды, в том числе погремок эзельский. В то же время растительность осушенной части не содержит видов, нуждающихся в особой охране.

Во время существования заповедника канаву не ремонтировали и во многих местах она стала зарастать. Течение воды там медленное, дно илистое и зарастает тростником. В таких местах уровень канавы равен уровню болота и вытекание воды из болота малозаметное.

Из-за выше названных причин изменения гидрологического режима влияют на растительные сообщества отрицательно не только вблизи канавы, но и на всей территории, находящейся под уступом. Об этом свидетельствует проникновение видов-индикаторов осушения, особенно молинии голубой [*Molinia coerulea* (L.) Moench]. Появление последнего в сообществе низинных болот схенусового подтипа вследствие осушения установлено давно исследователями болот (Trass, 1955). На исследованном нами участке среднее проективное покрытие молинии составляло 5,7%, а у схенуса — 6,8%. Как видно, разница небольшая. Оба вида встречались во всех 34 описаниях. Кроме молинии о влиянии осушения свидетельствует и появление в сообществе сивца лугового (*Succisa pratensis* Moench) и вейника незамечаемого [*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb.]. Роль первого из них в сообществе довольно значительная — в 19 описаниях, со средним проективным покрытием 1,1%, вейник встречается единичными экземплярами.

Молиния изменяет существенно микрорельеф болота, так как образует кочки, часто высотой 0,3—0,4 м. Можно полагать, что при этом ухудшаются условия произрастания других болотных видов.

Для сравнения можно привести описания из новой части заповедника, которая находится вблизи водораздела и где отсутствует прямое влияние осушения. Там среднее проективное покрытие схенуса ржавого 12%, в то же время у молинии это не превышает 1%. Присутствуют такие типичные болотные виды как осока дэвелла (*Carex davalliana* Smith), росянка длиннолистная (*Drosera anglica* Huds.), белозор болотный (*Parnassia palustris* L.), первоцвет мучнистый (*Primula farinosa* L.), тофилдия чашечкоцветковая [*Tofieldia calyculata* (L.) Wahlemb.], восковница обыкновенная (*Myrica gale* L.), ятрышник руссова (*Orchis russowii* Klinge), бодяк болотный [*Cirsium palustre* (L.) Scop.], осока просяная (*Carex panicea* L.), дремлик болотный [*Epipactis palustris* (L.) Crantz] и др. Осушение

сопровождается и зарастанием болота березой, крушиной и ивой. Этот процесс тоже ускоряет исчезновение видов низинных болот.

Ясно, что осушительные каналы в соседстве заповедника приносят ущерб растительным сообществам низинных болот, находящихся под склоном уступа. Для устранения этого вредного влияния предусматривается регуляция гидрологического режима с помощью запруды воды в каналах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Kink, H., Metslang, T. Looduslik võrrelala. — Eesti Loodus, 1981, 5, lk. 294—299.
- Marvet, A. Eesti taimekoosluste määraja. — Abiks Loodusvaatlejale, 1970, lk. 61—62.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New-York—London—Sidney—Toronto, 1974. — 547 S.
- Ratas, U., Tarand, A. Kui palju on Viidumäel vihma ja Suurissoos sooja. — Eesti Loodus, 1981, 5, lk. 299—304.
- Saarson, B. Taimestikuliselt huvitavat Viidumäelt ja Lümända Suurissoolt. — Loodusvaatleja, 1934, 4—5, lk. 104—105, 142—144.
- Trass, H. Madalsoode taimkatte muutumisest kuivendamise mõjul. — LUS-i Aastaraamat, 1955, 48, lk. 132—140.

### INFLUENCE OF DRAINAGE ON THE VEGETATION OF SPRING FEN IN VIIDUMÄE NATURE RESERVE

E. Roosaluuste

Summary

Viidumäe Nature Reserve is rich in rare plant species and communities. Especially interesting vegetation spreads under the slope of ancient Ancylus-Lake. This spring fen type vegetation is fed by calciferous spring waters. In communities of *Schoenus* and *Juncus*-type grow such rare species as *Rhynanthus osilensis* (Ronn. et Saars.) Vassilcz., *Pinguicula alpina* L., *Juncus subnodulosus* Schrank, *Gymnadenia odoratissima* (Nathh.) Rich and other orchids. This vegetation is affected by the drainage of the area. The difference between drained and undrained vegetation is essential, Jaccard's similarity coefficient being 33,3%. Reconstruction of the network of drainage is being planned.

# SEASONAL VARIATIONS IN ALGAL GROWTH POTENTIAL IN LAKES VÖRTSJÄRV AND VALGUTA MUSTJÄRV

M. Toom, M. Leis

## Introduction

The problems of eutrophication have become more and more topical in recent years. It is difficult to find a water body unaffected by human activity. This was the reason why two Estonian lakes — eutrophic Vörtsjärv and dystrophic Valguta Mustjärv were taken under research. The aim of this paper is to describe the seasonal variations in nutrient level as well as to establish probable changes in trophical state of the lakes by the use of algal assay. We also tried to examine for possible correlations between content of P and N, the measures of indigenous phytoplankton and algal biomass produced in the laboratory assays.

The hydrochemical data presented here were obtained from the geobiochemical laboratory of the Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian SSR. The quantitative studies of phytoplankton were carried out by the research workers of the above mentioned institute R. Laugaste and P. Nõges.

This report summarizes the results from April 1977 to December 1981.

## Material and methods

The water samples, collected during 1977—1978 were filtered at once. In 1979 tests were carried out with water filtered at once as well as samples being pre-treated by autoclaving. In 1980 and 1981 only pre-treating was used. After this procedure water samples were always filtered. The idea of autoclaving consists in solubilizing organic matter. The samples were collected at monthly intervals. *Scenedesmus brasiliensis* Bohl. was used as the test organism. It was maintained in 10% Tamiya medium and transferred into fresh medium once a week. The tests were

carried out in 100 ml quantities. The initial cell concentration was  $0,5 \times 10^{-6}$  cells  $\text{ml}^{-1}$ . Incubation was at  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  at the continuous light level of 6000 lux. When the maximum yield was reached the growth experiment was stopped. It was determined by using the Goryayev chamber for counting cells. The maximum standing crop was expressed as dry weight. Each value is the mean of triplicate determination.

## Results

To demonstrate the hydrochemical data, the phytoplankton dynamics and the biomass produced in laboratory assays in the surface of Lake Vörtsjärv Fig. 1 and Fig. 2 are presented. In 1978 the bloom used to start somewhat earlier in comparison with 1977. Presumably the low temperature is not a limiting factor but the stopping of bloom is caused by insufficient content of biogens. The second peak of phytoplankton in November (temperature below  $+3^\circ\text{C}$ ) supports this statement (Fig. 1). This autumn maximum bloom is the response to the increasing amount of P and N. Which of those elements plays limiting role we can not definitely declare. One way to get an idea of the role of these elements as limiting nutrients, suggested by C. Forsberg et. al. (Forsberg et. al., 1978), is presented in Table 1.

Table 1

$\frac{\text{Total — N}}{\text{Total — P}}$	$\frac{\text{Inorganic — N}}{\text{Inorganic — P}}$	Limiting nutrient
<10	<5	N
10—17	5—12	N and/or P
>17	>12	P

At low ratios N is limiting nutrient, while at higher values P plays the dominant role. On the basis of our chemical data ratios of N to P are the following (Table 2):

Table 2

Time	$\text{NO}_3 \text{ — N mg l}^{-1}$	$\text{PO}_3 \text{ — P mg l}^{-1}$	N/P
Jan. 1977	0,6	0,002	300
Feb. 1977	0,2	0,002	100
Feb. 1978	1,0	0,050	20

The limiting role of P is obvious at least in winter period. The situation is analogical in May and in November when the con-

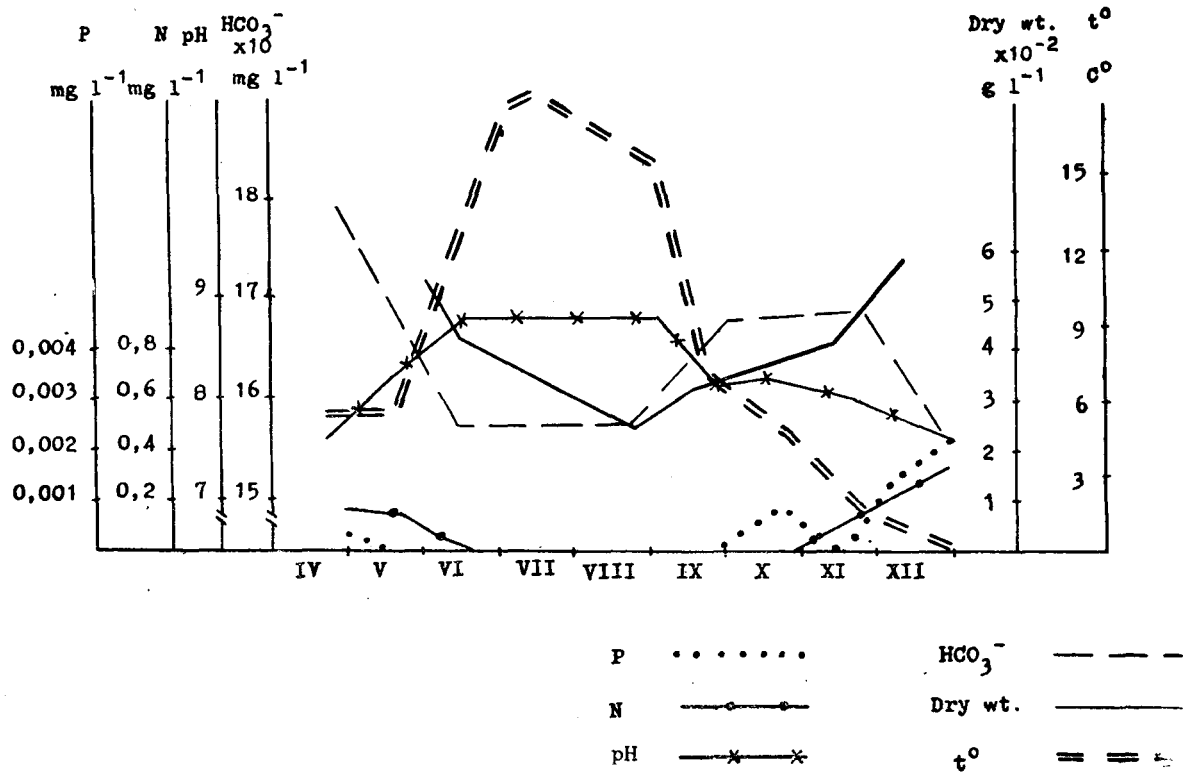


Fig. 1. Seasonal variations in hydrochemical data, measures of temperature and algal growth potential in surface water of Vörtsjärvi, 1977.

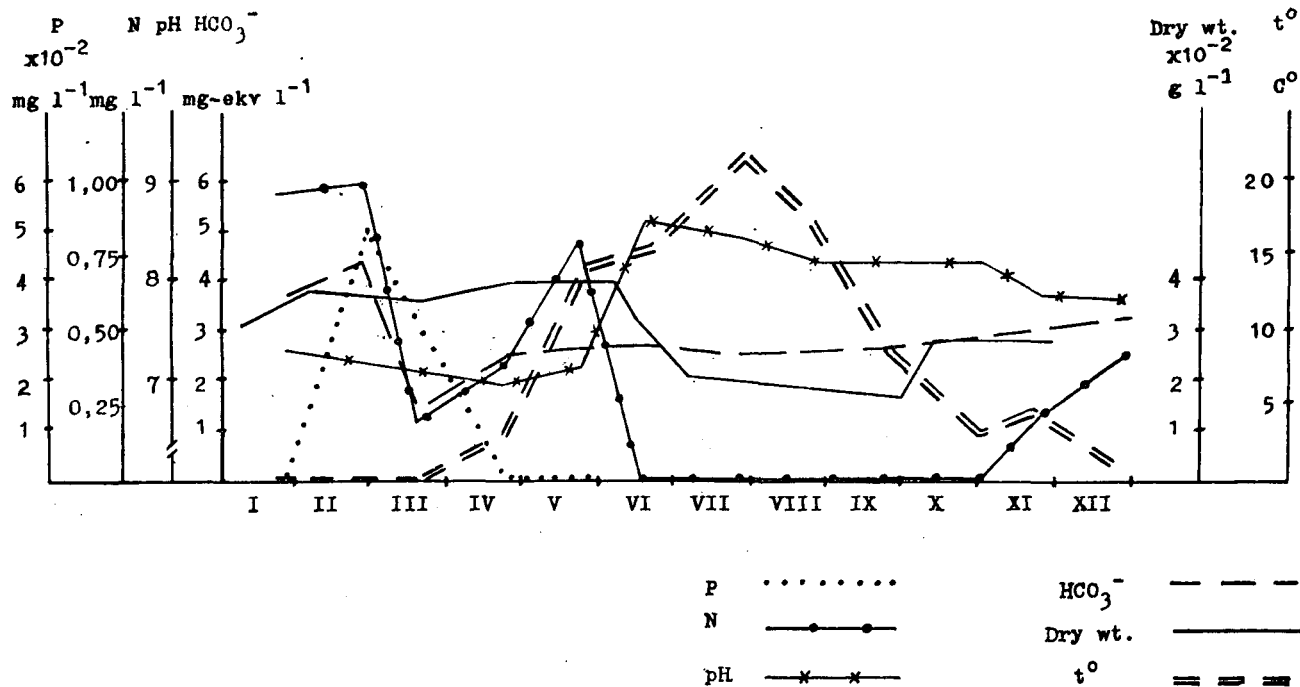


Fig. 2. Seasonal variations in hydrochemical data, measures of temperature and algal growth potential in surface water of Vörtsjärvi, 1978.

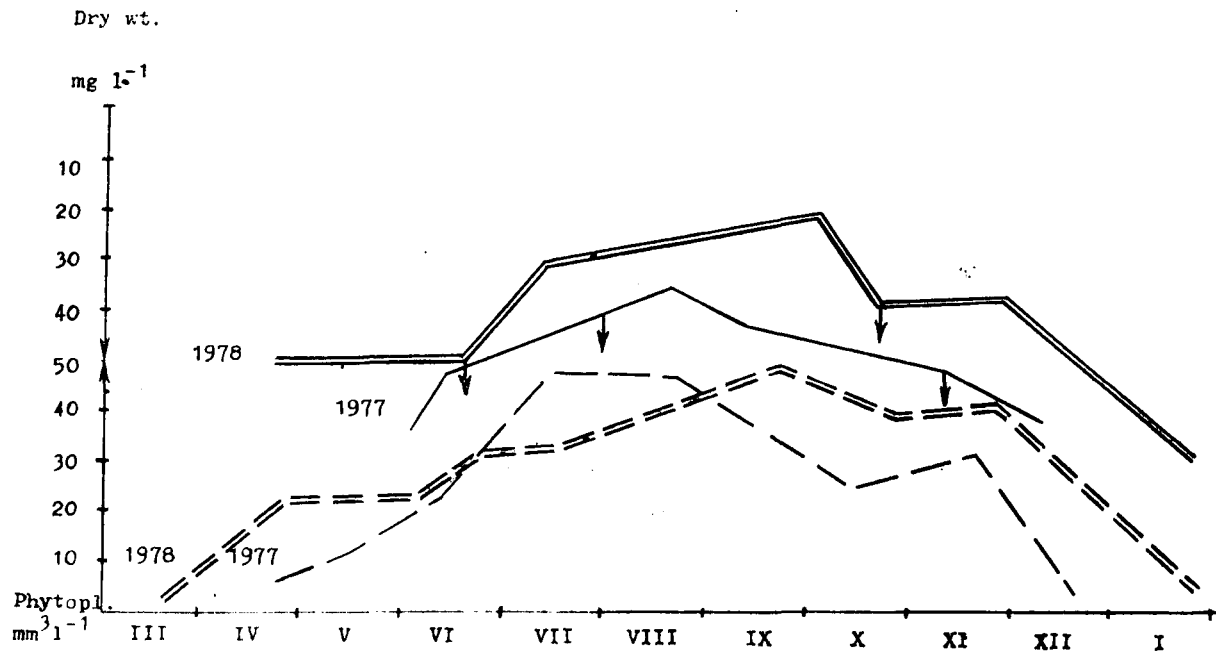


Fig. 3. Measures of indigenous phytoplankton (interrupted lines) and algal biomass produced in the laboratory assays (solid lines).

tent of P is practically zero, but the content of N is 0,2 mg l<sup>-1</sup>. Nevertheless, it is difficult to believe the amounts of P and N are zero during the whole summer period. The fact is more doubtful as the measures of biomass produced in the assays are comparatively high (Fig. 1, Fig. 2). Thus, the method of measuring P- and N-amounts demands further development.

Using non-autoclaved water samples the results obtained by algal test are closely connected with the dynamics of phytoplankton. Fig. 3 illustrates this inverse proportion. It appears that during the intensive vegetation period the value of biotest is somewhat lower than expected. The reason is that owing to the development of aquatic macrophytic growth an amount of dissolved nutrients will be removed from circulation. The effect was more noticeable in 1978. The arrows in Fig. 3 indicate these periods.

It should be pointed out that the amount of biomass obtained in winter (from December to February) is lower than in other seasons. The main reasons are: 1) the spring circulation of water-mass extracts a supplement amount of biogens from the bottom; 2) the rise in nutrient level is caused by the spring inflow rich in nutrients; 3) the lowest content of oxygen and insufficient light conditions in March give rise to a mass decease of phytoplankton which in turn leads to an increase in the fertility of the lake.

The study of seasonal variations in nutrient level enables us to compare the results obtained by algal tests in different times. It is beyond our power to investigate seasonally every lake. The samples are as a rule, collected in summer as it is the most suitable time for field works. By this time the production has reached its peak and the dissolved nutrients are partly or totally used up. Thus, the algal test made from the water body during the period of growth reflects the remaining nutrient conditions and may be inverse to the measures of trophic state. These circumstances prompted us an idea that it is possible to predict the maximum algal growth potential (usually in February or March) on the basis of biomass obtained in July-August. It is interesting to note that the ratio of crops obtained by algal assays in February and March to those obtained in July and August is really a constant. This is valid both in Lake Vörtsjärv and Valguta Mustjärv. The data are given in Table 3.

If pre-treating is used the constant will be 1,5 (except 1981 when it was somewhat higher, 1,6). On non-autoclaved waters the constant is 1,9. Taking into account the fact that Lake Vörtsjärv and Lake Valguta Mustjärv differ in their trophical status we can presume that this constant may be invariable for every lake. Knowing the value of biomass in July and August and this coefficient we can calculate the maximum algal growth potential

Table 3

Time		Biomass mg l <sup>-1</sup>							
		Vörtsjärv				Valguta Mustjärv			
		autoc.	$\frac{F+M}{J+A}$	non autoc.	$\frac{F+M}{J+A}$	autoc.	$\frac{F+M}{J+A}$	non autoc.	$\frac{F+M}{J+A}$
1978	Feb.	—		38		—		28	
	March	—		36	1,9	—		24	1,9
	July	—	—	21		—	—	16	
	Aug.	—		19		—		12	
1979	Feb.	56		49		63		44	
	March	66	1,5	49	1,9	58	1,5	49	1,9
	July	36		23		42		24	
	Aug.	48		29		41		24	
1980	Feb.	—		—		49		—	
	March	—		—	—	60	1,5	—	—
	July	—	—	—		37		—	
	Aug.	—		—		36		—	
1981	Feb.	—		—		48		—	
	March	—		—	—	66	1,6	—	—
	July	—	—	—		36		—	
	Aug.	—		—		35		—	

(in February—March). Anyway, the problem demands further research.

The seasonal variations in the nutrient level of Lake Valguta Mustjärv were examined from 1978 to 1981. A more detailed account is given of the year 1979 (Fig. 4). The curve of biomass produced in algal assays indicates that the content of biogens starts to rise in February. In this period the light conditions and content of oxygen are the most unsuitable for algae. The development of natural phytoplankton starts in March. This is reflected in a lower value of algal biomass obtained in the laboratory assays. The start of bloom is also easily noticeable from the hydrochemical data.

Biological activity in the lake reduces the algal growth potential during the whole vegetation period. The growth of natural phytoplankton will subside in November—December when the temperature falls below 5°C. From that time on the curve of algal assay starts to rise.

Concerning Lake Valguta Mustjärv the pattern of algal

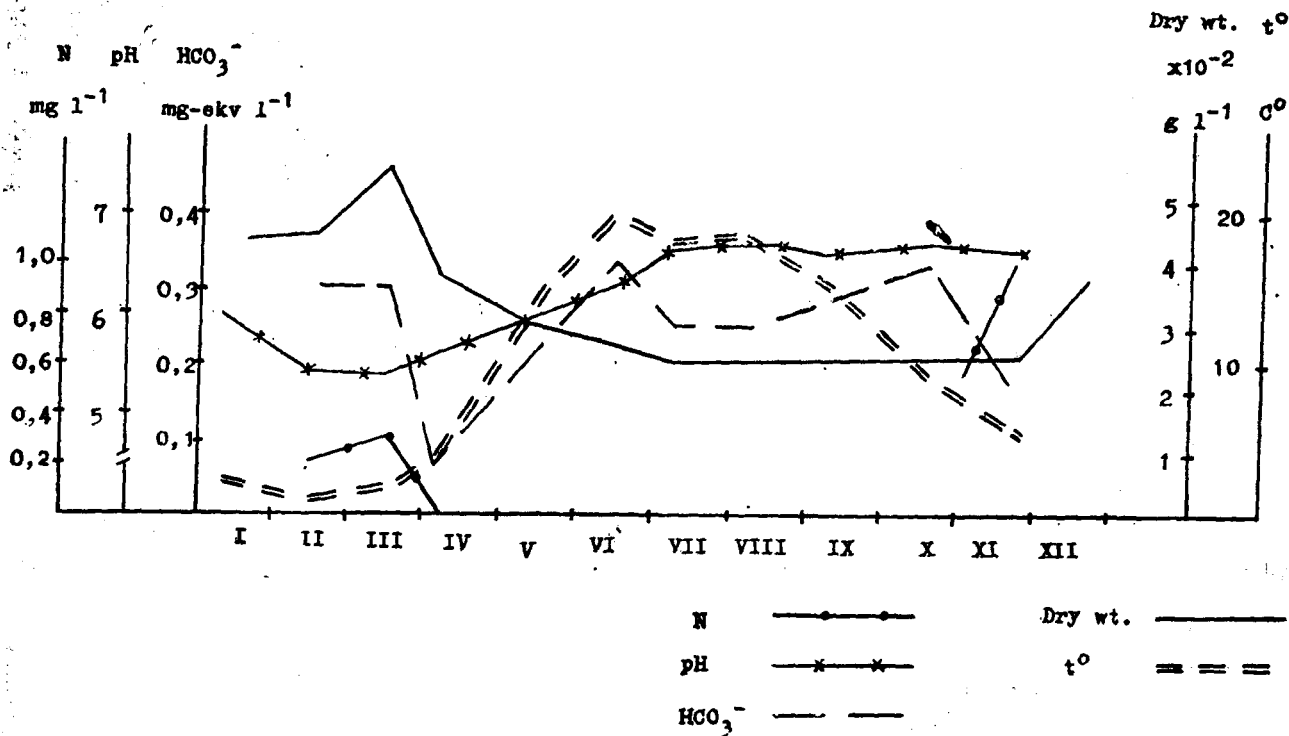


Fig. 4. Seasonal variations in hydrochemical data, measures of temperature and algal growth potential in surface water of Valguta Mustjärv, 1979.

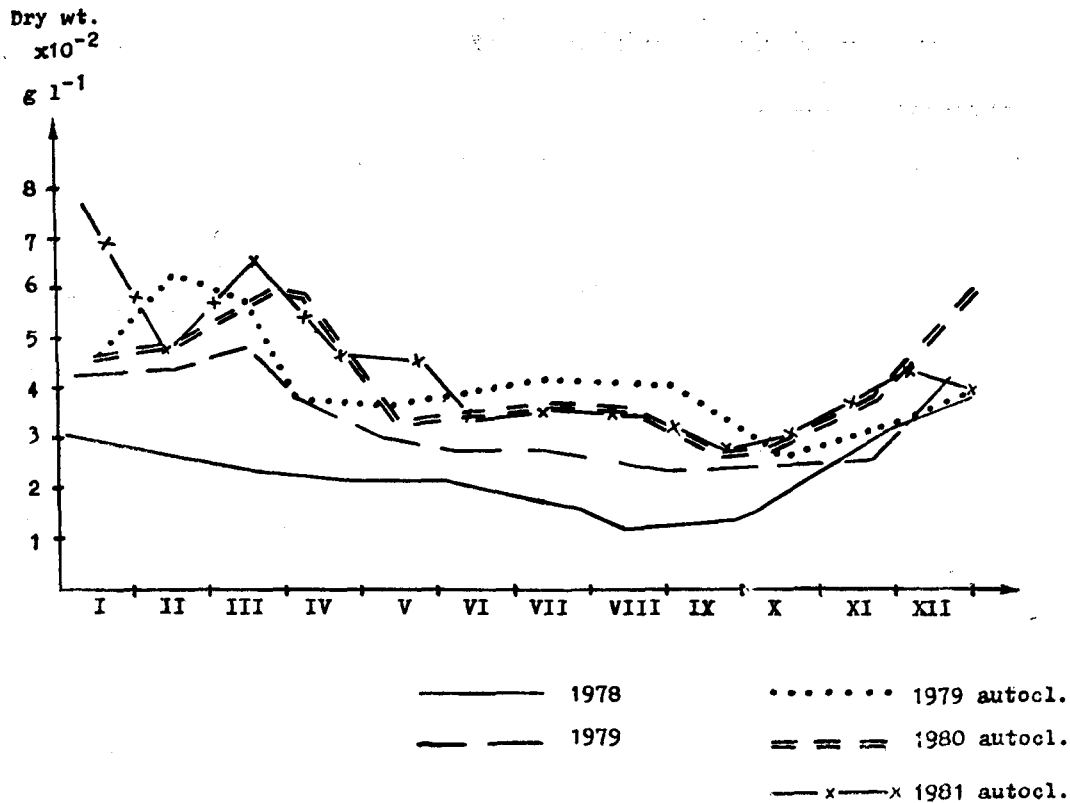


Fig. 5. Seasonal variations in algal growth potential in nonautoclaved and autoclaved waters. Valguta Mustjärv, 1978–1981.

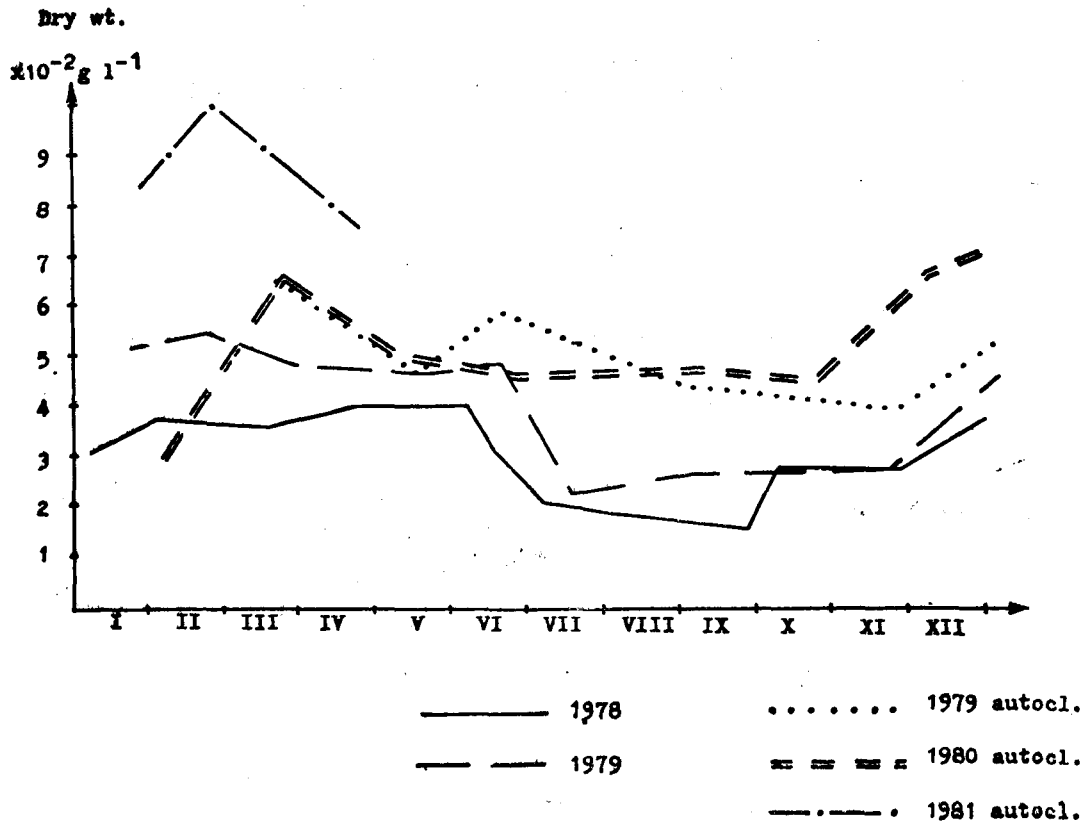


Fig. 6. Seasonal variations in algal growth potential in nonautoclaved and autoclaved waters. Vörtsjärvi, 1978 — April 1981.

growth obtained in non-autoclaved waters is comparatively similar over the years (Fig. 5). The state is analogical in Lake Vörtsjärv (Fig. 6). If autoclaving is used the yearly fluctuations will become more evident. As expected, the difference between algal crop produced in autoclaved and non-autoclaved waters is the highest in the period of vegetation. In Lake Valguta Mustjärv this difference is also large in February when autoclaving increases the measures of biomass for 31 per cent. Presumably this phenomenon was caused by an extraordinarily early bloom. Corresponding increase in summer was approx. 38 per cent.

In Lake Vörtsjärv the algal biomass increased 6–40 per cent on account of biogens made available by autoclaving. The gain was maximum in September (40%). According to published data (Saldick, Jadlocki, 1978) autoclaving solubilized 70–80% of P contained in *Selenastrum* but only 15–45% appeared as soluble reactive P. The increase in biomass is approximately on the same level in our experiments.

To establish the possible changes in the trophic level of both lakes yearly averages are presented (Table 4).

Table 4

Yearly averages of biomass obtained in algal test in Lake Vörtsjärv and Valguta Mustjärv (mg l<sup>-1</sup>).

Year	Vörtsjärv		Valguta Mustjärv	
	autocl.	non-autocl.	autocl.	non-autocl.
1978	—	31	—	22
1979	51	41	42	34
1980	—	—	42	—
1981	—*	—	44	—

\* We have data only to April.

The results are not alarming as the increase in biomass is insignificant. The increase in biomass from 1978 to 1979 in non-autoclaved waters is mainly caused by climatic factors (it was very rainy in 1978). But we must take into account that it is correct to compare the results obtained in water samples collected in winter periods while the influence of disturbing factors (weather conditions, vegetation in water body) are insignificant. The corresponding averages (from December to April) are following (mg l<sup>-1</sup>) (Table 5).

It appears from these data that the trophic level of both Lake Vörtsjärv and Lake Valguta Mustjärv have increased.

Table 5

Time	Vörtsjärv	Valguta Mustjärv
Dec. 1978 — Apr. 1979	49	47
Dec. 1979 — Apr. 1980	49	50
Dec. 1980 — Apr. 1981	81	57

### Conclusions.

1. Algal test is a suitable method for estimating the seasonal changes in the nutrient level of the lakes.
2. Inverse proportion between *Scenedesmus brasiliensis* maximum yield and indigenous phytoplankton standing crop in the 1977 and 1978 studies demonstrates indirectly the ability of algal assay to estimate the total indigenous standing crop in Lake Vörtsjärv.
3. To establish the fertility of a water body by an once conducted algal assay the most correct time is winter period. If the water samples are collected in summer the maximum standing crop will be known when we use corresponding coefficients — 1,5 (water samples non-autoclaved) and 1,9 (water samples autoclaved).
4. From 1977 to 1981 the nutrient level of both lakes Valguta Mustjärv and Vörtsjärv has increased.

### LITERATURE

- Forsberg, C., Ryding, S. O., Claesson, A., Forsberg, A. Water chemical analyses and/or algal assay? — Sewage effluent and polluted lake water studies. — Mitt. Internat. Verein. Limnol. No. 21, Stuttgart, 1978, p. 352—363.
- Saldick, J., Jadlocki, J. F. Jr. Solubilization of biologically available phosphorus by autoclaving *Selenastrum*. — Mitt. Internat. Verein. Limnol., No. 21, Stuttgart, 1978, p. 50—56.

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОТЕНЦИАЛЕ РОСТА ВОДОРОСЛЕЙ В ОЗЕРАХ ВЬРТСЪЯРВ И ВАЛГУТА МУСТЪЯРВ

М. Тоом, М. Лейс

### Резюме

Методом алыготеста исследована сезонная динамика биогенов двух озер — евтрофного озера Вьртсъярв и дистрофного — Валгута Мустъярв. В качестве тест-организма исполь-

зован штамм хлорококковых водорослей *Scenedesmus brasiliensis* Bohl. Обратное соотношение между биомассами, полученными в лабораторных опытах, и биомассами, подсчитанными в озере, показывает, что использованный тест-организм вполне пригоден для оценки валовой продукции фитопланктона в озере. Для оценки содержания биогенов в разных водоемах больше всего подходит вода, доставленная в зимние месяцы. Данные о воде в летние месяцы (июль, август) достоверны после умножения на соответствующие коэффициенты (1,5 для сырой воды и 1,9 для простерилизованной в автоклаве воды).

Результаты последних пяти лет (1977—1981) показывают, что содержание биогенов в обоих озерах постепенно повышается.

# ДИНАМИКА АЛЬВАРНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЭСТОНИИ

М. Цобель

## 1. Введение

Изучение растительности и экологии альваров началось в XVIII в. в Швеции (первые заметки известны у К. Линнея). С начала XIX в. известны первые описания их в Эстонии (Г. Герман). Альвары распространены только на ограниченной территории в Северной и Западной Эстонии, а также в Южной Швеции, в основном на острове Эланд и Готланд. Сходные, но не столь своеобразные по экологии сообщества кальцифильных лугов встречаются и в некоторых других странах Европы и Северной Америки (см. Vilberg, 1927a, Pettersson, 1965, Laasimer, 1973).

В данной статье рассматриваются проблемы динамики альварных экосистем, которыми первыми в Эстонии более обстоятельно занимались Липпмаа (Lippmaa, 1932, 1934) и Пастак (Pastak, 1935). Описываются первичные сукцессии на приморских участках, где земная поверхность постепенно поднимается из-под моря. Рассматривается и ход развития альварных растительных сообществ разного происхождения.

## 2. Общая характеристика альваров

Слово «альвар» — шведского происхождения. На эстонском языке альвары называются «loorealsed» или «lood». Этими словами обозначаются ландшафты на известняковых грунтах со своеобразной ксерофильной растительностью и маломощной почвой с тонким слоем гумуса. Научное определение этого понятия все же нуждается в уточнении. Так, Г. Вильберг (Vilberg (Vilbaste), 1927a, 1927b, 1935, 1939) писал, что альвары — своеобразные растительные сообщества, распространение которых связано с маломощными почвами на известняках. Существенным признаком альваров является отсутствие древесного яруса и вообще более развитой растительности. Своеобразный облик альваров в основном — результат долговременного влияния пастбы (обычно овец). Сходные определения, в которых

подчеркиваются связи с ордовиковыми и силурийскими известняковыми породами, отсутствие густой растительности и наличие влияния пастьбы, можно найти в следующих работах: Spohr (1925), Kaar (1957), Akkel (1967), Laasimer (1946, 1965, 1973, 1975, Лаасимер, 1964). Кроме этого, Эйларт (Eilart, 1963) обращает внимание на большое значение понтического и понтосарматического элементов во флоре альварной растительности. Шведские авторы используют в общем сходные определения (напр., Du Rietz, 1923, Albertson, 1950, Sjögren, 1971, Rosen, 1980) или ограничиваются коротким выражением «известняковая пустошь» (Pettersson, 1965, Rosen, Sjögren, 1973 и др.). В отличие от названных авторов эстонские исследователи Томсон (Thomson, 1922) и Лиллема (Lillema, 1946) определяют альвары как известняковые участки, «обнаженные» послеледниковыми трансгрессиями Балтийского моря и выделяют даже соответствующий тип почвы, который Лиллема назвал тоже альваром. В другой работе Лиллема (Lillema, 1958) говорит о единице географического и почвенного характера, которая носит и своеобразную растительность. Кару (Karu, 1959) определял альвары только по экологическим признакам (без ссылок на флору, внешний облик и использование). Экологическое определение использует и Лаасимер (Laasimer, 1979), это позволяет ей включить в понятие альваров и альварные леса.

Проблема определения понятия «альвар» тесно связана с вопросами их генезиса. При этом необходимо различать два вида динамики: во-первых, послеледниковое развитие растительного покрова, которое (исключая первые стадии) связано с изменениями климата, и, во-вторых, экологическую сукцессию. Хотя соответствующие масштабы времени (о них см. Александрова, 1964, Major, 1974, Masing, 1979) и причины изменения различны, на альварах такое разделение не всегда легко, так как благодаря слабой степени выветривания коренной породы первичные сукцессии происходят медленно. Вследствие этого разделение этих двух форм динамики возможно только при использовании соответствующей методики. При изучении климатических смен обычно используются палинологические методы. При изучении экологической сукцессии выводы о временной последовательности делаются на основе сравнения разных фаз, расположенных в разных местах, т. е. сравнивая участки различного сукцессионного возраста. В таком случае климатические процессы не препятствуют выявлению сукцессионного процесса. Следует отметить, что при исследовании динамики альваров многие авторы не различали названные процессы.

Ряд авторов подчеркивает огромное значение пастьбы в процессе происхождения альваров (Vilberg (Vilbaste), 1927a, 1927b, 1929, 1938a, 1938b, Lippmaa, 1940a, 1940b, Thomson, 1922, Kaar,

1957, Akkel, 1967, Sjögren, 1971, Laasimer, 1965, 1973, 1979; Лаасимер, 1964 и др.), но в некоторых статьях говорится и о первичных альварах. Уже Шпор (Spohr, 1925) отмечал, что некоторые типы альваров очевидно первоначально были безлесными. Аналогичная точка зрения приводится в работе Х. Кралль и др. (Kral, 1980). Т. Липпмаа (Lippmaa, 1935, 1940a) и Л. Лаасимер (Laasimer, 1946) допускают первичный характер приморских альваров, которые относительно недавно стали сушей. Изучая историю распространения понтических и понтосарматических видов, Я. Эйларт (Eilart, 1963, 1981) делает вывод о первичном характере альваров на монолитной коренной породе<sup>1</sup>, где эдафические, а также микроклиматические условия наиболее неблагоприятные. Т. Липпмаа (Lippmaa, 1934), Э. Пастак (Pastak, 1935) и Х.-Э. Ребассоо (Rebassoo, 1974, 1980) в своих работах показали первичное заселение кустарников на небольших известняковых островах.

Следовательно, понятие «альвар» может иметь следующие три различных значения:

- 1) альвар (в широком смысле) как комплекс своеобразных экологических условий, которые обуславливают своеобразный характер растительности;
- 2) альвар (в узком смысле) как полустественное растительное сообщество, которое возникло на известняковой коренной породе в условиях длительного воздействия человека;
- 3) альвар как первичное растительное сообщество на известняковом грунте.

Ниже термин «альвар» будет использован в первом значении. Однако, что касается генезиса альваров, то в двух последних случаях путь их происхождения уже указан в определении. В первом случае же однозначный ответ отсутствует, так как все зависит от конкретных экологических условий и местной истории. Такие же выводы делает и Кэнигсон (Königsson, 1968) при изучении истории Большого Альвара на острове Эланд.

Объем статьи не позволяет обстоятельно рассмотреть растительность и экологию альваров. Соответствующие описания приведены в указанных выше работах. Данные об элементах флоры альваров можно найти еще в работах Р. Стернера (Sterner, 1922) и Т. Липпмаа (Lippmaa, 1935). Характеристика альварных почв (рендзин) приведена у разных авторов (Lippmaa, 1940a, Lillema, 1938, 1946, 1958, Sepp, 1957, 1972, Kask, 1971, Rooma, 1976, Rooma, Sepp, 1972, 1979, Kaag, 1957, Reintam, 1962, 1981, Рейнтам, 1971, Китсе, Роома, 1974). Отметим лишь, что содержание гумуса, макро- (N, P, K, Ca) и микро-

---

<sup>1</sup> Таким альварам были даны разные названия — карст-альвар, степидный альвар, плитняковый альвар, типичный альвар (см. Lillema, 1958, Kaagu, 1959).

элементов в альварных почвах высокое, рН<sub>н.о</sub> около 7. В почве много известнякового щебня. Почвенный профиль примитивного характера (обычно состоит из двух горизонтов — А<sub>1</sub> (элювиальный) и D (коренная порода), редко В и С), повсеместно наблюдается временный дефицит влаги.

### 3. Некоторые теоретические вопросы

В динамике экосистем следует различать два основных процесса.

1) Развитие сообщества в направлении более устойчивого состояния; последнее соответствует действующим экологическим условиям. Классический термин Тэнсли (Tansley, 1920) — автогенная смена — хорошо передает сущность процесса.

2) Переход сообщества из одного устойчивого состояния в другое (это может происходить и до достижения конечного состояния). Так как используемые понятия — аллогенные смены (Tansley, 1920) или экзогенезис (Сукачев, 1964) включают и изменения, при которых система восстанавливает предыдущее состояние, нами был предложен термин «настраивание экосистемы» (Коппель, Цобель, 1980). Маргалев (Margalef, 1969) использовал тот же термин (adjustment of ecosystems), говоря о способности экосистемы принимать информацию от среды и изменяться вследствие этого; но в другой работе он (Margalef, 1972) прямо говорит все же о краткосрочных изменениях. Здесь может возникнуть старый вопрос о дискретности разных состояний, так как говорят о переходах между ними (на новом, современном уровне этот вопрос рассматривает С. Левин (Levin, 1978)), но в случае альваров положение понятное — переход в новое состояние связан с влиянием пастьбы. Если пастьба происходит равномерно в течение длительного периода, она не представляет собой нарушения, а образует, по словам И. Нобла и Р. Слатиера (Noble, Slatyer, 1980), часть условий нормальной среды. Итак, изменения нормальной среды (напр., начало пастьбы в нетронутом до сих пор или прекращение ее в пастбищном сообществе) обуславливают и определенные процессы в сообществе организмов, т. е. происходит настраивание. Многие т. н. дискретные модели экосистем (см. Мау, 1977) направляют на мысль, что в процессе настраивания существуют какие-то более дискретные пределы, хотя и их реальные значения, как отмечает Майлс (Miles, 1981), в большинстве случаев неизвестны. Исходя из модели Ной-Мейра (Noy-Meir, 1975) была предложена гипотеза о скачкообразном характере процесса генезиса/зарастания альваров (Zobel, 1979), но из-за отсутствия подобных конкретных примеров сообществ это еще не доказано.

#### 4. Материал и методика

При полевых работах мы применяли т. н. традиционные методы геоботаники. 655 геоботанических описаний (каждая площадь в 4 м<sup>2</sup>) были сделаны в разных альварных сообществах Западной Эстонии (как в материковой части, так и на островах). Из них в настоящей работе использовано 148. В травянистом ярусе определялось обилие и покрытие каждого вида на основе 9-балльной логарифмической шкалы (Maarel, 1979). Покрытия видов кустарникового и древесного ярусов оценивались в процентах. Учитывая важность корректного измерения показателей среды в работах геоботанического характера (см. напр. Maarel, Orloci, Pignatti, 1980), мы пытались найти интегральные, но легко измеряемые параметры. Климат в области исследования существенно не варьирует (см. Agrokliima..., 1976, Eesti NSV..., 1969), поэтому мы главное внимание обратили на эдафические и физиографические факторы. Соответствующие параметры были разделены на две группы.

1) Показатели биологического характера, которые отражают и результаты жизнедеятельности разных организмов — сюда относятся и разные почвенные показатели. Следовательно, они не представляют из себя входа «с точки зрения» целостной экосистемы. Так как содержание макро- и микроэлементов высокое (Lillema, 1958), мы измеряли только содержание углерода и азота соответственно по методам Тюрина и Кчьльдала (Kitse, Rooma, 1971), а также рН<sub>н.о.</sub> Учитывая трудности, связанные с измерением усвояемого растениями запаса питательных веществ и возможный антагонизм между некоторыми элементами (Corey, Schulte, 1973), содержание С и N скорее показывает общую направленность процессов, чем условия питания растений.

Использование эффективных показателей режимов влажности и аэрации — удельной поверхности и плотности сложения (Kitse, 1974, Kitse, 1978) применительно к альварным почвам не оказалось надежным из-за большого содержания крупнозема (камней) и гумуса. Но в общем хорошая аэрация и временный дефицит влаги очевидны всюду.

2) Такие показатели среды, которые имеют более «внешний» характер: свойства коренных пород; степень накопления фукуса на поднимающемся из моря субстрате (1 — нет накопления, 2 — среднее накопление, 3 — очень сильное накопление); степень пастбы (была использована 8-балльная шкала); высота над уровнем моря, т. е. возможный максимальный возраст наземной экосистемы.

В общем, альвары не являются удобным объектом для изучения влияния почв, так как свойства гумусного слоя не служат определяющими условиями для роста высших растений.

Очень большое влияние оказывают структура и химический состав коренной породы (а также расположение и количество камней в поверхностном слое) (Sepp, 1957, 1972, Roota, Sepp, 1979). К сожалению, хорошие количественные показатели для характеристики таких известняковых пород практически отсутствуют. Измерение традиционных показателей не всегда возможно даже в гумусном горизонте, где незначительный по количеству органический материал лежит прямо между камнями или щебнем. Но с другой стороны, динамическое состояние альваров и особенно поднятие грунта из моря со скоростью  $>2$  мм/год (Раукас, 1974, Валлер, Желнин, 1975) хорошо позволяет изучить разные формы динамики сообществ и экосистем.

#### 4. Результаты

##### 4.1. Первичные смены на естественных альварах

Нетронутые приморские сообщества мы нашли только на островке Салава, фрагментарно также на островке Весило. Были использованы и описания с островов Ханикатси и Кэссе, где встречается альварный лес. На первом растут широколист-

Таблица 1

Первичные смены на мало тронутых альварах  
(средние 2—4 определений)

о. Кэссе	Высота над уровнем моря (м)					
	0,5	1	1,2	1,5	2	3
С 5 см	0,9	0,4	0,2	27,6	21,4	18,7
20 см	—	—	—	0,5	8,0	4,3
Н 5 см	0,14	—	0,03	—	0,77	0,66
20 см	—	—	—	0,07	0,28	0,30
$pH_{H_2O}$	7,6	7,9	7,8	6,9	7,3	7,5
Р	9	18	8	15	18	12
К	—	—	—	1	2	1
ПК	—	—	—	0,5	0,5	0,5
ВК	—	—	—	1,2	0,5	0,5
Д	—	—	—	1	1	1
ПД	—	—	—	5	6	5
ВД	—	—	—	10	13	20

С — % углерода, N — % азота, Р — число травянистых видов на 4 м<sup>2</sup>, П — покрытие травянистого яруса в %, К — число кустарниковых видов на 100 м<sup>2</sup>, ПК — сомкнутость кустарникового яруса, ВК — высота кустарникового яруса, Д — число видов древесного яруса на 100 м<sup>2</sup>, ПД — сомкнутость древесного яруса, ВД — высота древесного яруса, Е — плотность сложения.

Таблица 2

Первичные смены на нетронутых альварах  
(объяснение символов см. табл. 1)

о. Салава	Высота над уровнем моря (м)								
	0,5	1	1,2	1,5	2	2,5	3	4	5
С	15,6	15,2	27,8	19,0	29,6	34,9	33,0	28,1	
N	—	2,64	2,34	1,53	2,60	2,01	2,21	1,50	
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	—	7,5	7,2	7,3	7,3	7,1	7,0	7,3	
P	10	19	24	18	28	18	22	19	
П	40	35	70	60	65	40	40	45	
К	—	2	4	3	5	7	8	8	
ПК	—	2	5	5	4	8	8	8	
ВК	—	1	0,7	1,2	3	2	2	2,7	
<b>о. Ханикатси</b>									
С	0,7	0,5	5,5	7,0	6,5		6,6	12,7	6,1
N	0,07	0,10	0,26	0,24	0,32		0,62	0,56	0,52
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,7	7,7	7,5	—	7,6		7,5	7,4	7,4
P	24	20	22	20	22		20	18	17
П	25	25	40	40	50		50	55	45
К	—	2	3	3	4		4	4	5
ПК	—	1	3	3	2,5		1	0,5	1
ВК	—	0,7	0,7	1,2	1,7		1	1,2	1,2
Д	—	1	1	3	4		5	3	4
ПД	—	0	7	5	7		7,5	8,5	8
ВД	—	0	4	6,5	7,5		10	12	14,5

венные породы, влияние человека там незначительное (Ratas, 1981). На Кэссе растет еловый лес, но действие человека там было умеренным. Динамика важнейших показателей приведена в таблицах (1, 2).

Возраст самого старого сообщества на Салава приблизительно 1500 лет (или немного меньше). На Ханикатси возраст растительного покрова выше, на Кэссе — ниже. Всюду коренные породы состоят из известняков, но на Ханикатси и Кэссе она смешана с мореной. Более устойчивая растительность обычно встречается выше 0,5 м, где влияние моря уже не так заметно.

На о. Салава можно различить четыре зоны или стадии в развитии экосистемы. В первой зоне, где влияние моря (льда) еще заметно, разбросанно растут *Erysimum hieracifolium*, *Rumex crispus*, *Atriplex hastata* и др. Применяя классификацию стратегий растений Дж. Грайма (Grime, 1979)<sup>1</sup> их можно назвать «рудералами». Немного выше, где субстрат богаче

<sup>1</sup> Дж. Грайм разделяет виды растений на три группы: конкуренты, рудералы и стресс-толераторы (или С-, R- и S-стратегисты). Первые приспособлены к плодородной устойчивой, вторые — к плодородной неустойчивой, третьи — к бесплодной устойчивой среде.

фукусом (разлагающиеся остатки можно найти до глубины 1 м), преобладают «конкуренты» (*Arrhenatherum elatius*, *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica*). В следующей зоне растительность уже более пышная; в составе ее более обильны *Achillea millefolium*, *Plantago lanceolata*, *Festuca rubra*, *Campanula persicifolia* и др. Среди кустарников самые обыкновенные *Juniperus communis* и *Ribes alpinum*. В последней зоне местами уже сомкнутый кустарниковый ярус (*Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*, *Viburnum opulus*, *Cornus sanguinea*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Ribes alpinum*). *Agrostis tenuis* и *Alliaria petiolata* встречаются только под кустарниками. Хотя и покрытие трав под кустарниками уменьшается, многие виды не обнаруживают явной корреляции с сукцессионным процессом, т. е. они обыкновенны на всех стадиях после начальной плодородной зоны (такие, например, *Fragaria vesca*, *Galium verum*, *Geum urbanum* и др.). На островах Ханикатси и Кэссе последовательность разных видов более очевидна, и соответствующие стадии различаются лучше. На первых стадиях растут типичные прибрежные виды (*Juncus gerardii*, *Atriplex* sp., *Triglochin maritimum*, *Erysimum hieracifolium*, *Sonchys arvensis*), немного выше появляются *Potentilla anserina*, *Plantago lanceolata*, *Potentilla reptans*, *Equisetum pratense*, *Festuca arundinacea* и др. На второй стадии растительность все еще носит разреженный характер, однако, встречаются и отдельные кустарники и деревья, но далее древесный ярус быстро становится более густым. В травянистом ярусе растут светолюбивые виды, например, *Rumex acetosa*, *Vicia cracca*, *Cirsium acaule*, *Sedum acre* на о. Кэссе, *Achillea millefolium*, *Lotus corniculatus*, *Anthyllis vulneraria*, *Inula salicina*, *Galium boreale* и др. на о. Ханикатси, *Linaria vulgaris*, *Galium verum* и *Galeopsis bifida* обильны на обоих островах. Когда древесный ярус смыкается, появляются лесные виды, например, *Hepatica nobilis*, *Crepis paludosa*, *Carex ornithopoda* на о. Кэссе, *Melampyrum sylvaticum*, *Convallaria maialis*, *Brachypodium sylvaticum* и др. на о. Ханикатси.

Последовательность появления различных видов или видовых групп в ходе первичной сукцессии, очевидно, связана с динамикой световых условий, т. е. со структурой верхних ярусов. При возникновении более густого древесного яруса микроусловия изменяются больше и светолюбивые виды не могут успешно расти и размножаться.

На о. Салава в начале сукцессии видовое разнообразие растет, достигает максимума на высотах 1, 3...2 м (наименьший показатель на высоте 1,5 м на одной площадке описания, где встретилось только 9 видов, в других было зарегистрировано 21 и 23 вида), а затем снижается. В густом кустарнике разнообразие поддерживается на уровне первых стадий — около

19 видов на 4 м<sup>2</sup>. Итак, разнообразие не изменяется линейно. На первых стадиях, где благодаря специфическим условиям преобладают «рудералы» и «конкуренты», разнообразие немного ниже, а затем, в условиях т. н. умеренного стресса (высокое содержание крупнозема и отсутствие влаги) остается высоким. Этому способствует и варьирование микроусловий при наличии кустарников с общим покрытием до 50%. При более высоком покрытии разнообразие травянистых видов немного снижается.

Ход показателей разнообразия в процессе смен являлся темой многих дискуссий. Различные авторы приводили противоречивые факты из исследований разных сообществ. Отметим лишь, что разнообразие нетронутых альваров выше там, где имеется умеренный дефицит какого-то ресурса и где микроусловия варьируют больше. Последнее связано со структурой высших ярусов, как отмечено, например, Р. Х. Уиттекером (Whittaker, 1975).

Учитывая динамику почвенных условий, можно заметить, что на альварах преобладают аккумулятивные процессы. Вследствие дефицита влаги и высокого содержания Са образуются устойчивые соединения с гумусовыми веществами (Рейнтам, 1971), и содержание гумуса достигает очень высокого уровня. Лиственный опад оказывает только слабое влияние на рН. Некоторое уменьшение содержания азота все же индицирует слабое обеднение трофических условий на последних стадиях сукцессии.

На о. Ханикатси видовое разнообразие после установления растительности постоянно падает, на о. Кэссе его динамика похожа на о. Салава. На о. Кэссе и Ханикатси накопление органического вещества не достигает такого же высокого уровня, как на о. Салава, но некоторые высокие показатели наблюдаются в подстилке. Слабое уменьшение рН на последних стадиях обусловлено влиянием опада. Следовательно, при наличии древесного яруса, а также при большем содержании моренного материала в породе аккумуляция не происходит с такой же интенсивностью, как в обратном случае, и стабилизация наступает уже на более низком уровне. Огромная роль свойств коренной породы при формировании альварных почв подчеркивается многими авторами (Рейнтам, 1971, Sepp, 1957, Rooma, 1976, Rooma, Sepp, 1979). В ходе почвообразования происходит выветривание известняков (или доломитов) и возникает вторичная глина; последняя соединяется с гумусовыми веществами. Далее процесс может идти в направлении выщелачивания Са из верхних слоев и интенсивного оглинения. Но если содержание терригенного материала низкое (и СаСО<sub>3</sub> соответственно высокое), уровень гумуса остается высоким. В т. н. классической сукцессионной теории, представителем которой в последнее время считают, напр., Р. Х. Уит-

текера, Э. Одума, Р. Маргалефа (см. Drury, Nisbet, 1973, Colinvaux, 1973), утверждает, что содержание гумуса растёт в ходе смен, но в действительности это, очевидно, зависит от характера коренной породы и растительности. Аккумуляции его препятствует низкое содержание  $\text{CaCO}_3$  и/или наличие большого количества кислого опада. Выщелачивание кальция во время смен наблюдается довольно часто, а динамика содержания азота показывает логистический характер (Gorham, Vitousek, Reiners, 1979). Соответствующие данные имеются и в публикациях Рандалла (Randall, 1978), Майлса и Янга (Miles, Young, 1980) и Работного (1980); Мейджер (Crocke, Major, 1955, Major, 1974) все же указывает на высшее содержание азота на средних стадиях сукцессии (там больше азотофиксирующих видов). Логистический ход содержания азота наблюдается на о. Ханикатси и о. Кэссе, а на о. Салава высокий начальный уровень и постепенное уменьшение объясняется, очевидно, высоким содержанием азота в отложениях фукуса и в навозе птиц.

Интересные закономерности выявляются в динамике жизненных форм. На о. Салава, где возраст самого старого сообщества около 1500 лет, до сих пор доминируют кустарники, а на о. Ханикатси, о. Кэссе (и островке Эаксе) деревья растут на субстрате, который поднялся из моря приблизительно 600 лет тому назад, и пояс кустарников почти отсутствует. Очевидно, дело в том, что густой кустарниковый покров препятствует вторжению деревьев, но если это все же происходит, деревья распространяются на всю площадь сообщества. Кустарники подавляются деревьями, которые часто встречаются в виде «стелющихся» форм. Относительная устойчивость некоторых средних стадий сукцессий отмечена и Ниерингом и Годвином (Niering, Goodwin, 1974) и Майлсом (Miles, 1979, 1981); Драри и Нисбет (Drury, Nisbet, 1973) предполагают, что для дальнейшего развития необходимо какое-то внешнее влияние. Присутствие деревьев в изучаемых сообществах, очевидно, связано с какими-то случайными событиями (напр., нарушениями растительности). В отношении о. Кэссе и о. Эаксе имеются и конкретные данные о влиянии человека, но причина может быть и «внутреннего» характера (влияние птиц, насекомых и т. д.). На о. Эаксе в густом кустарнике уже растут единичные широколиственные деревья.

Описанный процесс, в случае которого деревья расширяются на весь кустарниковый ярус, мы будем называть «экспансионной сукцессией».

#### **4.2. Первичные смены под влиянием постоянной пастбы**

Описания сделаны в Пуйзе (Западная Эстония) и на островах Вилсанди, Муху и Вормси. Коренные породы состоят здесь

из известняков (о. Вилсанди, о. Вормси, Пуйзе), в Пуйзе и особенно на о. Вормси они смешаны с мореной. На о. Муху порода состоит из мергелистого известняка.

Динамика важнейших показателей приведена в таблицах (3, 4).

Таблица 3

Первичные смены под влиянием постоянной пастбы  
(объяснение символов см. табл. 1)

о. Вилсанди	Высота над уровнем моря (м)					
	0,5	1	1,5	2	2,2	2,5
С			17,2	25,2	27,2	24,6
N			1,89	2,35	2,37	2,38
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>			—	7,0	7,0	7,2
P			14	23	28	27
П			50	75	70	65
К			—	3	5	5
ПК			—	5	6	6
ВК			—	1,5	1,5	1,7
<b>Пуйзе</b>						
С	0,7	4,3	3,4	9,1	9,7	11,3
N	—	0,40	0,50	0,96	1,14	1,00
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	—	7,7	7,5	7,5	7,5	7,2
P	6	16	23	21	28	17
П	25	80	65	50	65	75
К	—	—	1	1	1	1
ПК	—	—	1	1	1	1
ВК	—	—	0,3	0,5	0,5	0,5

В видовом составе встречаются виды, которые растут только на первых стадиях (например, *Potentilla erecta* в Пуйзе, *Rumex crispus*, на о. Вилсанди, *Rhinanthus minor* на о. Муху, *Centaureium littolare* на о. Вормси и др.). На следующих стадиях явная последовательность видов (или групп видов) отсутствует, у большинства из них не выявляются корреляции с сукцессионным возрастом. Особенно заметно это на о. Муху, где число более обыкновенных видов 43, а 19 из них (*Medicago lupulina*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra*, *Festuca ovina* имеют высшие показатели покрытия и обилия) постоянно и 17 видов более разбросанно встречаются на всех стадиях. Некоторые количественные изменения все же наблюдаются, напр., *Astragalus danicus* имеет более высокое обилие на первых стадиях. Здесь надо учесть, что влияние моря не очень значительное, т. е. нарушение на первых стадиях и накопление фукуса слабое, в связи с чем «рудералы» и «конкуренты» слабо представлены.

Первичные смены под влиянием постоянной пастбы  
(объяснение символов см. табл. 1)

о. Вормси	Высота над уровнем моря (м)						
	0,5	1	1,5	2	3	4	5
С	9,0	9,1	6,6	6,9			
N	0,78	1,02	0,74	0,77			
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	6,4	7,0	7,3	7,1			
E	0,5	0,7	1,0	0,6			
P	12	24	29	29			
K	—	1	1	1			
ПК	—	0,5	1	1			
ВК	—	0,5	1,2	1,2			
<b>о. Муху</b>							
С	6,4	11,7	4,3	3,6	5,0	4,0	4,7
N	0,47	0,47	0,32	0,46	0,33	0,40	0,53
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,6	7,8	7,8	7,9	8,0	7,9	7,8
E	0,8	0,8	1,1	1,1	1,1	1,0	1,1
П	85	80	70	70	80	70	80
P	28	32	29	28	35	28	30
K	—	6	6	5	5	5	5
ПК	—	1	2	2	1	2	1
ВК	—	1,5	1,7	2	3	2	1,7

Сравнение альварных экосистем на о. Салава и о. Вилсанди (коренные породы одинаковые) показывают принципиальное различие между нетронутыми и пастбищными альварами. На о. Салава более обыкновенные виды (например, *Plantago lanceolata*, *Veronica chamaedrys*, *Campanula persicifolia* и др.) обычны на стадиях, где кустарниковый ярус более разрезан, а на последних стадиях они встречаются редко или вообще отсутствуют. На о. Вилсанди, напротив, многие виды (в их числе и три названных) закрепляются после первых стадий и затем постоянно участвуют в составе сообщества. Эти различия, очевидно, связаны со структурой кустарникового яруса. На пастбищных альварах структура остается полуоткрытой и световые условия существенно не различаются между разными сукцессионными стадиями, вследствие чего отсутствует и явная последовательность видов.

На первый взгляд кажется, что показатели видового разнообразия растут в ходе смен, исключая о. Муху. Но более детальный анализ приводит к другому заключению. Исключая высоты около 0,5 м, где влияние моря еще значительное, эта тенденция уже менее очевидна. Учитывая, что на о. Вилсанди обилие щебня препятствует росту растений, напрашивается

иной вывод: после установления пионерных видов (за счет наличия семян это происходит довольно быстро) видовое разнообразие устанавливается на достигнутом уровне.

В динамике содержания углерода на различных участках можно заметить различия. На о. Вилсанди, где распространена типичная маломощная рендзина, происходит интенсивный дерновый процесс. Содержание органического вещества быстро растет на первых стадиях, а затем остается постоянным. В Пуйзе на более выветренной породе наблюдается постепенный рост углерода. В обоих случаях кустарниковый ярус разбросан, следовательно, и количество опада незначительное. На о. Вормси на последних стадиях содержание гумуса в почве уменьшается. Здесь, видимо, влияет высокое содержание молены в породе и отсутствие сильного избытка кальция. Следовательно, здесь происходит умеренное оглинение и слабое выщелачивание вторичной глины. Высокие показатели С (в %) на самых первых стадиях, по всей вероятности, обусловлены отложением смешанного фукусом мелкозема.

На о. Муху интенсивность аккумулятивных процессов ниже, чем на о. Вилсанди и в Пуйзе. Возможной причиной являются сильно выветренные породы, где условия для зарождения разных биологических процессов благоприятные, последние вызывают оглинение и выщелачивание глинистых минералов.

В общем содержание азота следует динамике углерода и достигает на о. Вилсанди самого высокого уровня, рН не изменяется строго направленно.

На о. Муху и о. Вормси, где в почве меньше крупнозема, была определена и плотность сложения. В процессе сукцессии наблюдается слабое увеличение (одно исключение все же имеется) этого показателя, что объясняется влиянием пастбы и постепенным разложением органического вещества с рыхлой структурой.

Общий характер первичных смен на пастбищных альварах в большинстве случаев определяется отсутствием густых верхних ярусов, вследствие чего возможен рост светолюбивых видов. Накоплению гумуса благоприятствует засушливость открытых участков и низкое количество кислого опада.

### 4.3. Смены на оставленных<sup>1</sup> альварах

Описания сделаны в Пуйзе и Пийвароотси и на островах Сааремаа (Карала, Ээриксааре) и Кэссе (таблицы 5, 6). В двух местах (Карала и Пийвароотси), где накопление фукуса

<sup>1</sup> Оставленными мы здесь называем такие альвары, которые в свое время использовались в качестве пастбищ, но в настоящее время подвержены естественным процессам развития без вмешательства со стороны человека.

Таблица 5

**Смены на оставленных альварах  
(объяснение символов см. табл. 1)**

Пуйзе	Высота над уровнем моря (м)							
	0,5	1	1,2	1,5	1,7	2	2,5	3
С	0,8	0,8		2,9	6,8		12,5	13,0
N	0,13	0,13		0,20	0,39		0,79	0,77
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,6	7,6		7,7	7,7		7,6	7,7
P	8	23		23	27		26	25
П	30	75		65	60		80	80
К	—	—		1	1		1	1
ПК	—	—		0,1	2		1	0,5
ВК	—	—		0,7	1		0,5	0,7
<b>о. Кэссе</b>								
С	5,0	4,9	13,2			18,4	11,0	
N	0,42	0,57	0,96			1,50	1,02	
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,7	7,6	7,6			7,5	7,7	
P	23	15	34			35	35	
П	70	65	70			65	65	
К	—	—	1			3	1	
ПК	—	—	0,1			2	2	
ВК	—	—	0,5			1,5	1,2	

Таблица 6

**Смены на оставленных альварах  
(объяснение символов см. табл. 1)**

Ээриксааре, о. Сааремаа	Высота над уровнем моря (м)							
	0,5	1	1,2	1,5	1,7	2	2,5	
С	0,7	1,8		4,0			2,8	
N	0,12	0,20		0,45			0,28	
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,8	7,9		7,9			8,0	
E	1,4	0,9		0,9			0,8	
P	18	27		32			29	
П	60	80		75			75	
К	1	2		1			2	
ПК	—	5		2			5	
ВК	—	0,7		0,7			0,7	
Д	—	1		1			1	
ПД	—	1		2			2	
ВД	—	2		3			3	

сильное, положение рассматривается отдельно (таблица 7). В изученных сообществах два процесса — первичная сукцессия и настраивание (зарастание) происходят одновременно. После самых первых стадий в Пуйзе, на о. Кэссе и в Ээриксааре замена

Смены на альварах, где инициальный субстрат богат органикой (фукусом) (объяснение символов см. табл. 1)

Карала о. Сааремаа	Высота над уровнем моря (м)			
	0,5	1	1,2	1,5
С	11,8	7,3	7,3	9,0
N	0,90	0,69	0,66	0,88
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,7	7,5	7,4	7,6
P	16	30	28	35
П	95	95	95	85
К	—	1	4	3
ПК	—	1	1	4
ВК	—	1	1,5	1,5
Пийваротси				
С	21,7	20,9		13,6
N	2,16	1,0		0,89
pH <sub>H<sub>2</sub>O</sub>	7,0	7,0		6,9
E	0,3	0,3		0,4
P	12	29		33
П	100	95		90
К	—	—		1
ПК	—	—		1

травянистых видов не показывает существенной связи с сукцессионным возрастом. Прямое сравнение с пастбищным альваром было возможно в Пуйзе. На первых стадиях распространяется низкая режженная растительность, *Potentilla anserina* доминирует в обоих случаях, но на следующих стадиях появляются некоторые различия. В оставленном после длительной пастбы сообществе на отложениях фукуса наблюдается роскошная растительность, где характерными видами являются *Valeriana officinalis*, *Elytrigia repens*, *Vicia gracca* и др. В большинстве случаев эти виды не встречаются в более поздних стадиях. В пастбищном сообществе растительность остается низкорослой и состоит из видов (например, *Medicago lupulina*, *Lotus corniculatus*, *Festuca rubra*, *Achillea millefolium*), которые встречаются и на последующих стадиях. Можжевельник растет разреженно в обоих сообществах. Как видно, благодаря отложению фукуса на малых высотах в оставленных сообществах условия более благоприятны и позволяют расти С-стратегистам, тогда как в пастбищных сообществах они подавлены. На следующих стадиях различия между сообществами незначительны и носят только количественный характер.

Первые стадии лучше выражены и на о. Кэссе, а в Ээрик-сааре, где накопление фукуса слабое, смены более случайного

характера. Видовое разнообразие устанавливается после закрепления первичных видов, и тогда достигнутый уровень подерживается. Покрывание кустарниками обычно нигде не превышает 50%. Несмотря на факт, что отсутствие пастбы местами вызвало умеренное повышение встречаемости некоторых видов (например, *Brachypodium pinnatum*) в условиях дефицита влаги ни один из них не способен доминировать. В ходе сукцессии содержание углерода постепенно растет, однако, на о. Кэссе и в Эриксааре на последних стадиях наблюдается уменьшение С. Динамика азота такого же характера, только в Пуйзе рост его более постепенный по сравнению с углеродом.

Результаты наших исследований показывают, что в течение 20—40 лет, т. е. после прекращения пастбы дерновый процесс не прекращается и накопление гумуса продолжается. В Эриксааре процент С остается низким, что связано с более высоким содержанием морены и глины в породе — оглинение идет там более интенсивно.

В изменении рН ясной направленности нет. Более густые кустарниковый и древесный ярусы появились на о. Эриксааре, а в других местах можжевельников (и деревьев) пока еще мало, хотя подрост, как правило, многочисленный.

Сравнение двух сообществ в Пуйзе показало, что на оставленном альваре разнообразие выше. Факт уменьшения разнообразия при сильной пастбе отмечается в некоторых работах (Itow, 1963, Harper, 1977, Miles, Welch, Chapman, 1978); конкретные механизмы, конечно, различны. Вестхоф и Сикора (Westhoff, Sykora, 1979) изучали первичные смены в постоянных пастбищных и оставленных сообществах. Более медленный рост разнообразия и низкое содержание гумуса были отмечены в первом случае. В Пуйзе последнее не наблюдается, С и N характеризуются в пастбищных сообществах высокими показателями. Высший уровень питательных веществ и постоянная пастба, очевидно, являются факторами, которые обуславливают вегетативное размножение некоторых видов (*Medicago lupulina*, *Briza media*, *Trifolium repens*, *Festuca rubra*) и, следовательно, понижают разнообразие. Но в общем различие от оставленного альвара небольшое. Более резкие изменения, очевидно, связаны с появлением густого кустарникового или древесного ярусов. Вероятно, в этом случае процесс зарастания приобретает самоусиливающийся характер — большое число кустарников и деревьев дает больше самосева и сильнее изменяет микросреду.

Два пробных участка (Пийвароотси и Карала, таблица 7) имеют более специфический характер благодаря богатому накоплению фукуса. В Пийвароотси наблюдается очевидное понижение содержания питательных веществ в ходе смен. В Карала направленность процесса не так очевидна. В обоих случаях

наблюдается рост видового разнообразия; это хорошо совпадает со взглядами Грайма (Grime, 1979), показавшего обратную связь между разнообразием и содержанием питательных веществ в почве. На малых высотах, где острый дефицит влаги отсутствует и содержание питательных веществ высокое (например, содержание азота 2,16%!), встречаются многие С-стратегисты (*Arrhenatherum elatius*, *Anthriscus sylvestris*, *Festuca arundinacea*, *Tanacetum vulgare*, *Urtica dioica*, *Galeopsis bifida* и др.). В Пийвароотси покрытие последнего вида иногда достигает 80%. Постепенно эти виды заменяются другими, типичными для альварных лугов (*Sesleria caerulea* доминирует в Пийвароотси, а *Molinia caerulea* и *Briza media* в Карала).

Плотность сложения почвы показывает слабый рост в ходе сукцессии, но остается здесь невысоким; динамика рН имеет неясный характер.

## 5. Заключение

В сукцессионной теории растительных сообществ эмпирические результаты часто рассматриваются как принципы более общего характера. Но если при дальнейших исследованиях получают противоречивые данные, возникают некоторые теоретические затруднения (примером служит динамика видового разнообразия). Поэтому нами рассмотрены лишь процессы, которые, очевидно, определяют направленность изменений изучаемых параметров. При этом мы использовали идеи Дж. Грайма (Grime, 1979) и Л. Рейнтама (1971) как теоретическую основу.

1. В последнее время некоторые авторы не соглашаются с точками зрения т. н. классической теории, по которой (Clements, 1928, в современном изложении, например, MacArthur, Connell, 1966, Одум, 1975) причиной смен является изменение микросреды предыдущими видами, создающими более благоприятные условия для последующих видов. Критика, в которой подчеркивается случайный и даже кажущийся характер сукцессионного процесса, более остро выражена в работе Друри и Нисбета (Drury, Nisbet, 1973; о сравнении разных моделей см. в работе Connell, Slatyer, 1977). На альварах обязательная последовательность (групп) видов не является правилом, а зависит от начальных условий и доминирующих жизненных форм. Когда появляется густой кустарниковый или/и древесный ярус, изменение световых условий вызывает и замену травянистых видов. На пастбищных альварах этого не происходит; после того, как прямое влияние моря становится незначительным, большинство видов способно успешно закрепиться, расти и размножаться. Аналогичные явления встречаются и в других

сообществах с открытой структурой (см. Whittaker, 1975, Whittaker, Levin, 1977).

Когда первоначальный субстрат особенно богат питательными веществами, последовательное выпадение их обуславливает и смену видового состава.

2. Видовое разнообразие зависит от следующих факторов.

а) **Содержание питательных веществ** первоначального субстрата. Более высокое содержание позволяет доминировать одному какому-либо виду (или видам) и уменьшает разнообразие.

б) **Структура высших ярусов.** Под густым пологом разнообразие ниже, на открытых участках выше; оно достигает максимума в разреженном кустарнике.

в) **Устойчивость экологических условий.** При непостоянном (случайном) влиянии моря разнообразие низкое. Общее положительное влияние на разнообразие оказывают и умеренный дефицит влаги и субстрат, богатый кальцием (см. Grime, 1979).

3. В альварных почвах преобладают аккумулятивные процессы. Их интенсивность зависит от характера породы (слабо выветренные породы и малое содержание в них морены оказывают способствующее влияние) и растительности (относительная влажность и обильный опад под густым пологом противодействуют аккумуляции). Благодаря избытку кальция признаки оподзаливания отсутствуют, хотя на последних стадиях иногда наблюдается слабое выщелачивание.

4. Имеются признаки, свидетельствующие, что в ходе первичных смен альваров некоторые средние стадии (кустарниковые) могут быть довольно устойчивыми. Деревья, вероятно, появляются вследствие какого-то случайного нарушения (внешнего или внутреннего характера)<sup>1</sup> и тогда распространяются на всю территорию кустарникового сообщества. Этот процесс назван «экспансионной сукцессией».

5. На оставленных альварах первые стадии растительности зависят больше от содержания питательных веществ первоначального субстрата, чем на альварах, постоянно подверженных пастбищу. Влияние прекращения пастбища на видовое разнообразие имеет различное значение в зависимости от конкретных комбинаций разных коренных пород и истории использования.

6. На изучаемой территории кустарниковые и лесные сообщества имеют более первичный характер, распространение альваров с открытой структурой связано с влиянием человека. Но нельзя не отметить, что альвары на монолитной коренной породе нами не рассматривались, так как на прибрежных участках подобных пробных участков не удалось найти.

---

<sup>1</sup> На островах влияние колоннально гнездящихся птиц может иметь большое значение (Lippmaa, 1934, Rebassoo, 1974, 1975).

## ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д.** Динамика растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника III. — М.: Наука, 1964, с. 300—447.
- Валлнер Л. А., Желнин Т. А.** Новая карта изобаз территории ЭССР. — В кн.: Современное движение территории Прибалтики. Тарту, 1975, с. 48—57.
- Китсе Э.** Взаимосвязи между дифференциальной порозностью, удельной поверхностью и механическим составом почв. — В: Сборник научных трудов ЭСХА, 92, Тарту, 1974, с. 22—31.
- Китсе Э., Роома И.** Емкость поглощения и удельная поверхность рендзин Эстонской ССР. — В: Сборник научных трудов ЭСХА, 92, Тарту, 1974, с. 33—41.
- Коппель А., Цобель М.** Основные понятия динамики и стабильности природных комплексов. — В кн.: Комплексное изучение и рациональное использование природных ресурсов. — Калинин: Наука, 1980, с. 26—27.
- Лаасимер Л.** Альвары острова Сааремаа. — В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, 1964, с. 238—240.
- Одум Ю.** Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Работнов Т. А.** Азот в наземных биогеоценозах. — В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. — М.: Наука, 1980, с. 69—90.
- Рейнтам Л.** Почвообразование на моренах и двучленных породах Эстонии. — В: Сборник научных трудов ЭСХА, 75, Тарту, 1971, с. 3—77.
- Раукас А.** Плейстоценовые отложения Эстонской ССР. — Таллин: Валгус, 1978. — 310 с.
- Сукачев В. Н.** Динамика лесных биогеоценозов. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964, с. 458—486.
- Akkel, R.** Eesti lage- ja põõsasloodude taimkattest. — LUS aastaraamat, 58. — Tln.: Valgus, 1967, lk. 70—92.
- Albertson, N.** Das Grosse Südliche Alvar der Insel Öland. — Svensk Bot. Tidskrift, 1950, 44, p. 269—331.
- Clements, P. E.** Plant Succession and Indicators. New York, H. Wilson Comp., 1928. — 453 p.
- Colinvaux, P. A.** Introduction to ecology. New York, J. Wiley, 1973. — 621 p.
- Connell, J. H., Slatyer, R. O.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — Am. Nat., 1977, 111, p. 1119—1144.
- Corey, R. B., Schulte, E. E.** Factors affecting the availability of nutrients to plants. — In: Soil testing and plant analysis. Madison, Soil. Sc. Soc. Am. Inc., 1973, p. 23—33.
- Crocker, R. L., Major, J.** Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. — J. Ecol., 43, 1955, p. 427—448.
- Drury, W. H., Nisbet, I.** Succession. — J. Arnold. Arboretum, 54, 1973, p. 331—368.
- Du Rietz, G. E.** Gotländische Vegetationsstudien. — Svenska Växtbiologiska Sällskapet Handlingar II, Uppsala, 1925 (no Lillema, 1958).
- Eesti NSV** agrokliima ressursid. — Tln.: Valgus, 1976. — 142 lk.
- Eesti NSV** kliimaatlas. Tln., 1969. — 209 lk.
- Eichwald, K.** Taimkate. — Koguteos Eesti, VI. Saaremaa. — Tartu: EKS kirjastus, 1934, lk. 40—75.
- Eilart, J.** Pontiline ja pontosarmaatiline element Eesti flooras. Tartu, 1963. — 264 lk.
- Eilart, J.** Loopealsed — Lahemaa ainulaadseim kooslus. Lahemaa uurimused I. — Tln.: Valgus, 1981, lk. 53—57.
- Gorham, E., Vitousek, P. M., Reiners, W. A.** The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1979, 10, p. 53—84.

- Grime, J.** Plant strategies and vegetation processes. — Chichester, J. Wiley, 1979. — 222 p.
- Harper, J. L.** The role of predation in vegetational diversity. — Brookhaven Symp. in Biol., 1969, 22, p. 48—61.
- Harper, J. L.** Population biology of plants. — London: Acad. Press, 1977. — 778 p.
- Itow, S.** Grassland vegetation in uplands of Western Houshu, Japan. II, Succession and grazing indicators. — Jap. J. Bot., 1963, 18, p. 133—167.
- Kaar, E.** Saaremaa loolade metsastamise tingimused ja võimalused. — Loolade metsastamise ja loometsade majandamise küsimusi. Tartu, 1957, lk. 8—29.
- Karu, A.** Loodude mõistest ja majanduslikust kasutamisest Eestis. — LUS aastaraamat, 1959, 51, lk. 7—22.
- Kask, R.** Eesti NSV automorfsete muldade keemilisest koostisest. — EMMTUI tead. tööde kogumik, 1971, 22, lk. 27—51.
- Kitse, E.** Mullavesi. — Tln.: Valgus, 1978. — 141 lk.
- Kitse, E., Rooma, I.** Mullateaduse laboratoorne praktikum. Tartu, 1971. — 132 lk.
- Krall, H. jt.** Eesti NSV looduslike rohumaade tüübid ja tähtsamad taimekooslused. Tln., 1980, 88 lk.
- Königsson, L.-K.** The holocene history of the Great Alvar of Öland. — Acta Phytog. Suec., 1968, 55, 172 p.
- Laasimer, L.** Loometsa ökoloogiast. — TRU toimetised, bioloogilised teadused 2. Tartu, 1946, 83 lk.
- Laasimer, L.** Eesti NSV taimkate. — Tln.: Valgus, 1965. — 397 lk.
- Laasimer, L.** Loopealsed siit- ja sealtpoolt Läänemerd. — Eesti Loodus, 1973, 11, lk. 683—687.
- Laasimer, L.** Eesti lood ja loometsad, nende kaitse. — Eesti loodusharulduste kaitseks. — Tln.: Valgus, 1975, lk. 90—101.
- Laasimer, L.** Loometsade ja loodude taimkatte dünaamikast. — XII Eesti loodusuurijate päeva ettekannete kokkuvõtted, 1979, lk. 13—19.
- Levin, S. A.** Pattern formation in ecological communities. — In: Spatial pattern in plankton communities (ed. J. Steele), 1978, p. 433—465.
- Lillema, A.** Mullastik. — Koguteos Eesti, VIII, Läänemaa I. — Tartu: EKS kirjastus, 1938, lk. 20—26.
- Lillema, A.** Lühike mullaerimite kirjeldus Eesti NSV mullastiku kaardi juurde. — Tartu: RK Tead. Kirj., 1946. — 59 lk.
- Lillema, A.** Eesti NSV mullastik. — Tln.: ERK, 1958. — 199 lk.
- Lippmaa, T.** Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands. — Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tart., 1932, 2, 3—4, 253 p.
- Lippmaa, T.** Vegetatsiooni geneesist maapinna tõusu tõttu merest kerkivatel saartel Saaremaa looderannikul. — LUS aruanded, 1934, XLI, 3—4, lk. 3—38.
- Lippmaa, T.** Eesti geobotaanika põhijooni. — Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tart., 1935, 4, 3—4, lk. 1—151.
- Lippmaa, T.** (a) A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest. — Ann. Acad. Sc. Est., 1940, I, p. 30—85.
- Lippmaa, T.** (b) Loometsa ökoloogiast. — 4. Eesti loodusuurijate päeva ettekannete kokkuvõtted. Tartu, 1940, lk. 17—21.
- Maarel, E. van der.** Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. — Vegetatio, 1979, 39, p. 97—114.
- Maarel, E. van der, Oriöci, L., Pignatti, S.** Data-processing in phytosociology, retrospect and anticipation. — Vegetatio, 1976, 32, p. 65—72.
- MacArthur, R. H., Connell, J. H.** The biology of populations. — New York: J. Wiley, 1966. — 200 p.
- Major, J.** Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. — In: Handbook of Veg. Sc., VIII. Vegetation dynamics (ed. R. Knapp). — The Hague: Dr. Junk Publ., 1974, p. 7—18.

- Margalef, R.** Diversity and stability: a practical proposal and model of inter-dependence. — In: Brookhaven Symp., 1969, 22, p. 25—37.
- Margalef, R.** Homage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit of diversity. — In: Growth by intussusception (ed. E. S. Deevey). — Hanaden: Archon Books, 1972, p. 213—235.
- Masing, V.** Botaanika III. — Tln.: Valgus, 1979. — 414 lk.
- May, R. M.** Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. — *Nature*, 1977, 269, p. 471—477.
- Miles, J.** Vegetation dynamics. — London: Chapman and Hall, 1979. — 80 p.
- Miles, J.** Problems in heathland and grassland dynamics. — *Vegetation*, 1981, 46, p. 61—74.
- Miles, J., Welch, D., Chapman, S. B.** Vegetation and management in the uplands. In: Upland land use in England and Wales, Countryside Comm., 1978, Publ. N 111, p. 77—95.
- Miles, J., Joung, W. F.** The effects on heathland and moorland soils in Scotland and Northern England following colonization by birch. — *Bull. Ecol.*, 1980, 11, 17 p.
- Niering, W. A., Goodwin, R. H.** Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting succession on rights — of — way and pastureland. — *Ecology*, 1974, 55, p. 784—795.
- Noble, I. R., Statyer, R. O.** The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. — *Vegetatio*, 1980, 43, p. 5—21.
- Noy-Meir, I.** Stability of grazing systems: an application of predator — prey graphs. — *J. Ecol.*, 1975, 63, p. 459—481.
- Pastak, E.** Harilau taimkate. — LUS aruanded, 1935, 42, 1—2, lk. 70—113.
- Pettersson, B.** Gotland and Öland. Two limestone islands compared. — *Acta Phytogeogr. Suec.*, 1965, 50, p. 131—140.
- Randall, R. E.** Theories and techniques in vegetation analysis. — Oxford: Oxf. Univ. Press, 1978. — 61 p.
- Ratas, U.** Pilk laidude arengulokku. — *Eesti Loodus*, 1981, 10, lk. 633—641.
- Rebassoo, H.-E.** Matsalu riikliku looduskaitseala laidude taimkattest seoses laidude vanusega. — EGS aastaraamat, 1974, lk. 122—133.
- Rebassoo, H.-E.** Vilsandi riikliku looduskaitseala taimkattest. — ENSV riiklike looduskaitsealade tead. tööd, II. — Tln.: Valgus, 1975, lk. 53—75.
- Rebassoo, H.-E.** Vilsandi riikliku looduskaitseala taimkatte geneesist. — Vilsandi RL 70. aastapäeva teesid. — Tln., 1980, lk. 23—25.
- Reintam, L.** (koostaja). Mullateadus. — Tln.: ERK, 1962. — 407 lk.
- Reintam, L.** On the genesis of rendzinas under the human installations from the first millenium B. C. — In: Anthropogeneous changes in the plant cover of estonia. Tartu, 1981, p. 126—134.
- Rooma, I.** Paepealsed mullad Eestis. — ELUS aastaraamat, 1976, 64, lk. 65—78.
- Rooma, I., Sepp, R.** Alvar soils (limestone rendzinas) in the Estonian S.S.R. — In: Estonia. Geographical Studies. Tln., 1972, p. 55—60.
- Rooma, I., Sepp, R.** Loomuldadest. — XII Eesti loodusuurijate päev. Tln., 1979, lk. 9—13.
- Rosén, E.** Application of permanent sample plote for conservation of vegetation on the alvar heath of Öland. — *Phytocoenosis*, 1978, 7, p. 317—332.
- Rosén, E.** Plant cover regeneration in a mechanically disturbed limestone heath on Öland, Sweden. — *Acta Phytog. Suec.*, 1980, 68, p. 123—130.
- Rosén, E., Sjögren, E.** Sheep grazing and changes of vegetation on the limestone heath of Öland. — *ZOON Suppl.*, 1973, 1, p. 137—151.
- Sepp, R.** Loomuldade metsakasvatustilikest omadustest. — Looalade metsastamise ja loometsade majandamise küsimusi. Tartu, 1957, lk. 36—48.
- Sepp, R.** Loometsamuldade niiskusoludest. — *Metsanduslikud uurimused*, 1972, IX, lk. 181—203.
- Sjögren, E.** The influence of sheep grazing on limestone heath on the Baltic

- island of Öland. — In: *The scientific management of animal and plant communities for conservation* (ed. E. Duffey, A. S. Watt). — London: Blackwell Sc. Publ., 1971, p. 487—495.
- Spohr, E.** Eesti taimkatte lühike ülevaade. Eesti loodus. Haridusmin. kirj., 1925, Tartu, lk. 150—170.
- Sternér, R.** The continental element in the flora of South Sweden. — Stockholm: Centralt., 1922. — 444 p.
- Zobel, M.** Seadistumine — ökosüsteemide kohanemine. Kohanemine ja kohastumine eluslooduses. Tartu, 1979, lk. 7—13.
- Tansley, A. G.** The classification of vegetation and the concept of development. — *J. Ecol.*, 1920, 8, p. 118—149.
- Thomson, P.** Taimogeograafilised vaatlused hillis-jääaegse meretransgressiooni alal Lõuna-Harjumaal. — *Loodus*, 1922, 1, lk. 134—144.
- Thomson, P.** Zur Frage der regionaler Verbreitung und Entstehung der Gehölzwiesen und Alvertüften in Nord-Estland. — *LUS aruanded*, 1933, 31, 3—4, p. 45—53.
- Vilberg, G.** Loost ja lootaimkonnast Ida-Harjumaal. — *LUS aruanded*, 1927, 34, lk. 11—139.
- Vilberg, G.** Loo-moodustised Eestis. — *Agronoomia*, 1, 1927, lk. 13—20.
- Vilberg, G.** Eesti taimetühistonnad. I. Formatsioonid. — *LUS aruanded*, 1929, 36, 3—4, lk. 89—126.
- Vilbaste, G.** Lood ehk loopealsed Ida-Harjumaal. — *Loodusvaatleja*, 1935, 6, lk. 145—149.
- Vilbaste, G.** Lood ehk loopealsed Ida-Harjumaal. — *Loodusvaatleja*, 1936, 7, lk. 78—81.
- Vilbaste, G.** (a) Loopealsete metsastamisest. — *Eesti Mets*, 1938, 18, lk. 143—145.
- Vilbaste, G.** (b) Taimkate. — *Koguteos Eesti, VIII. Läänemaa*. Tartu: EKS kirjastus, 1938, lk. 47—67.
- Westhoff, V., Sykora, K. V.** A study of the influence of desalination on the *Juncetum gerardii*. — *Acta Bot. Neer.*, 1979, 28, p. 505—512.
- Whittaker, R. H.** *Communities and ecosystems*. — New York: Macmillan Publ., 1975. — 385 p.
- Whittaker, R. H., Levin, S. A.** The role of mosaic phenomena in natural communities. — *Theor. Pop. Biol.*, 1977, 12, p. 117—139.

## DYNAMICS OF ALVAR ECOSYSTEMS IN ESTONIA

M. Zobel

### Summary

A review is given about the meanings of the term «alvar». Three different meanings are distinguished: 1. Alvar as a complex of ecological conditions (limestone areas with a very thin soil-layer), due to which the vegetation is of original nature. 2. Alvar as a semi-natural community, which is formed due to long-time activity of man on limestone areas. 3. Alvar as a virgin community on limestone areas. Here the first meaning is used.

The course of primary succession on the substrate, permanently rising from the sea, is described. The behaviour of species composition and diversity correlates with the dynamics of higher layers. The replacement of species during the succession is better

observable in alvars, where grazing has not taken place and dense shrub- and/or tree-layer exists. There are some references that during primary succession some middle stages («primary alvarshrubs») are more stable and can persist for a long time. In alvars, where the (semi-)open structure exists, the replacement of species is watched only during the very early stages, where the deposition of seaweeds makes substrate rich of nitrogen. In open communities diversity increases in the course of establishment and then holds a constant level. When the initial substrate is very rich of nutrients, the continuous increase of diversity is obvious. When the shrub- and/or tree-layer appears, diversity of herb layer usually decreases.

The changes, caused by the stop of grazing, are described too. Alvars, where the grazing has been stopped 20...40 y. ago, differ from permanently grazed alvars, when the young tree-layer has appeared. In other cases considerable differences do not exist.

In alvar ecosystems an intensive humus-accumulation takes place. Lower values of humus- and nitrogen-content are watched under the tree canopy and in places, where the bedrock is more weathered.

## О РАЗВИТИИ НАСТОЯЩЕГО ДОМОВОГО ГРИБА И ЗАЩИТЕ ДЕРЕВЯННЫХ ПАМЯТНИКОВ КУЛЬТУРЫ

М. Вяли

Грибы принимают активное участие в процессах гумификации остатков, особенно в лесу. Среди дереворазрушающих грибов имеются, как известно, и такие, которые разлагают только мертвую древесину и встречаются в постройках, это — домовые грибы.

Самый опасный среди них настоящий домовый гриб *Serpula lacrymans* (Fr.) S. F. Gray. Этот гриб разлагает преимущественно деревянные части нижних этажей и подвалов: полы, стены до высоты около 1 м. Гниль распространяется в древесине очень быстро и для полного сгниения пола или бревна требуется только один год, а иногда и меньше.

Ущерб от настоящего домового гриба двойной:

1) непосредственный — если гриб развивается в зданиях и его мицелий разлагает древесину;

2) косвенный — если у гриба при развитии в благоприятных условиях развиваются плодовые тела, на которых образуются в массовом количестве базидиоспоры, новые источники заражения.

Для прорастания и дальнейшего заражения древесины гриб требует определенных условий — прежде всего большой влажности древесины и окружающего воздуха. Такие условия он находит в помещениях, где эксплуатационные или строительные ошибки вызывают накопление влаги, и поэтому относительная влажность окружающего воздуха и древесины выше нормы.

Опыты Финдлея (Findlay, 1937) доказали, что в зданиях, которые построены по нормам и где хорошая вентиляция, настоящий домовый гриб не может развиваться даже при повторном заражении. Но в таких постройках, где относительная влажность воздуха 90—95% и влажность древесины выше 20%, загнивание древесины быстро расширяется (Findlay, 1937).

Присутствие настоящего домового гриба в помещениях сна-

чала почти незаметно. Его можно наблюдать в такой стадии разрушения древесины, когда появляются мицелиальные подушки, на которых быстро (через 3—4 дня) развиваются плодовые тела. В наших условиях у настоящего домового гриба развиваются плодовые тела обычно с июля по октябрь (в благоприятных условиях даже круглый год). Одно плодовое тело образует в течение 30—60 дней массовое количество базидиоспор. На мощном мицелии развиваются плодовые тела подряд или одновременно, которые срастаясь образуют огромные спорулирующие поверхности. Так, например, в Тарту в 1972 г. было обнаружено плодовое тело площадью 8,5 м<sup>2</sup>. Такое плодовое тело выделяло споры почти в течение 4 месяцев.

Для установления количества спор, выделяемых домовым грибом, нами проводились количественные исследования. По данным исследований 1972 г. (Väli, 1973) было определено количество спор, которое выделяло плодовое тело с одного квадратного сантиметра: максимальное количество вечером в 21—22 часа — 47 875 спор/в час и днем в 11—12 часов минимальное количество 2125 спор/в час. Исходя из этого гриб продуцирует суточно в среднем  $6,0 \cdot 10^5$  спор/см<sup>2</sup>. Многие из этих спор оседают на месте, большое количество уносится воздушным течением.

В микробной аэрозольной кинетике различаются в зависимости от размеров частиц три фазы (Тец, 1958):

1) крупноядерная фаза — диаметр частиц выше 0,1 мм, малоустойчивая дисперсия (скорость движения в воздухе выше 0,3 м/сек);

2) мелкоядерная фаза — диаметр частиц меньше 0,1 мм (скорость движения в воздухе до 0,3 м/сек);

3) фаза «бактериальной пыли» — диаметр частиц 1—100 мк и скорость движения в воздухе 0,3 м/сек — 0,3 м/мин. Эти частицы легко уносятся воздушными течениями и постепенно вновь оседают, если воздух не движется.

Споры настоящего домового гриба размерами 8—12/4,5—6 мк образуют фазу «бактериальной пыли».

Анализами воздуха, проведенными в Тарту в 1973 г. прибором Кротова, выяснено количество спор в комнатном воздухе, зараженном домовым грибом, и на двери, открытой на улицу. Общее число воздушных спор *Serpula lacrymans* представляется в таблице.

Приведенные данные показывают, что каждое здание, зараженное настоящим домовым грибом, служит потенциальным источником заражения окружающей среды и поэтому представляет опасность каждому деревянному дому.

Разрушения от настоящего домового гриба особенно опасны для старых помещений, которые находятся под охраной как этнографические памятники. Реконструкция таких зданий часто

Таблица 1

Число спор *Serpula lacrymans* на 1 м<sup>3</sup> воздуха  
в зараженном доме над уровнем земли

время \ место	Количество спор 1 м <sup>3</sup> воздуха			примечание
	комната	коридор	открытая дверь	
7 сент. 9 <sup>00</sup>	0,4 · 10 <sup>6</sup>	0,6 · 10 <sup>6</sup>	0,03 · 10 <sup>6</sup>	~8 <sup>00</sup> проветривание ~20 мин
8 сент. 9 <sup>00</sup>	2,0 · 10 <sup>6</sup>	6,2 · 10 <sup>6</sup>	0,5 · 10 <sup>6</sup>	перед опытом не проветрено

сложна или почти невыполнима. Поэтому на таких объектах особенно важно выяснить и ликвидировать очаги настоящего домового гриба.

В Лаксмааском национальном парке много деревянных помещений, имеющих большую историческую, культурную и этнографическую ценность. В 1977 г. в одном жилом доме в Оязэрсе были обнаружены повреждения домового гриба, который сильно разлагал полы кладовой и кухни.

Плодовые тела росли даже на стене до высоты 0,5 м. Так растет гриб только в самых благоприятных ему условиях. Повреждения оказались обильными и для их устранения был проведен ремонт, в ходе которого настлали новый пол. В 1980 г. снова появились повреждения в том же помещении. Такие повторные заражения характерны для настоящего домового гриба, если не изменяются условия его роста.

Из каждой споры и грифа, которые остаются в помещении, могут снова развиваться мицелии, разлагающие влажную древесину.

Такое положение наблюдалось и в Оязэрсе, где в доме с толстыми каменными стенами не была восстановлена вентиляция под полом, и нерегулярное отопление послужило причиной образования благоприятного режима влажности для развития гриба.

При борьбе с домовыми грибами прежде всего следует позаботиться о создании условий, которые вообще не допускали бы их развития. Для этого необходимо использовать такую конструкцию зданий, которая благоприятствует наилучшей вентиляции и высыханию древесины и не допускает поступления извне как почвенной, так и атмосферной влаги. Это особенно важно, если при строительстве используется здоровая, но сырая древесина.

Вновь выстроенное или отремонтированное здание следует осматривать дважды в год в течение двух лет после ремонта — весной и осенью.

Исходя из вышесказанного, необходимо в национальном парке на охраняемых объектах выяснить все очаги заражения домовым грибом и во время ремонта следить за правильным выполнением строительных работ.

Это, во-первых, уменьшает денежные затраты, необходимые при недостаточной дезинфекции и неправильных конструктивных решениях постройки; и, во-вторых, гарантирует сохранность и долговечность охраняемых объектов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Тец В. И. Санитарная микробиология. Л., 1958. — 433 с.
2. Findlay, W. P. Dry rot Investigations in an Experimental House. — Forest Products Research Records, 1937, 14 (Mycology Series N 1), p. 1—14.
3. Väli, M. Majaseen ja inimene. — Eesti NSV Teaduste Akadeemia juures asuva Loodusuurijate Seltsi aastaraamat, 63. Tln., 1975, lk. 67—70.

### DRY ROT FUNGUS DAMAGE AND PROTECTION OF WOODEN MONUMENTS OF CULTURE

M. Väli

#### Summary

In the number of the fungi growing on wooden parts of houses dry rot fungus *Serpula lacrymans* is a particularly dangerous species.

Our investigations have shown that the house rot fungus can develop through the year, but ordinarily intensive growth of the mycelium begins in the end of April. At the beginning of May fruit-bodies develop on the fungus. Then begins the sporulation process, which continues, as a rule, until October. Sporulation proceeds as a continuous process. Observations carried out in Tartu on July 28—29, 1972, have shown, that the maximum number of spores — 47,875 spores per  $\text{cm}^2$  — separated in the evening (9—10 p. m.). The minimum number of spores — 2,125 spores per  $\text{cm}^2$  — was recorded at noon. The quantity of detached spores is very big. A great number of the spores go flying many of them are carried out the room by air currents. An attempt was made to determine the number of spores in flat. Analyses were carried out using Krotov's apparatus (taken on the 8th of Sept. 9 a. m. 1973 in Tartu).

1  $\text{m}^3$  of the air in the room adjoining the damaged one contain

2,0·10<sup>6</sup> spores, in the entrance hall, 6,2·10<sup>6</sup> spores, and at the open door, 0,5·10<sup>6</sup> spores.

Our investigations have shown that every damaged house is a hotbed of infection.

In the Lahemaa National Park there are a large number of wooden buildings, which are of great historical, cultural, ethnographic and architectural value. It was found that the dry rot fungus has caused a great deal of damage in one dwelling-house in Ojaäärse. For that reason wooden cultural monuments need special control and protection in Lahemaa National Park.

**ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ РАБОТЫ КАФЕДРЫ  
СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ И ГЕБОТАНИКИ ТГУ  
В 1979—1981 гг.**

**К. Аавиксоо**

В 1979—1981 гг. члены кафедры систематики растений и геоботаники проводили полевые работы в Эстонской ССР и принимали участие в 11 экспедициях за пределы нашей республики. Полевые работы проводились большей частью в западных и северных районах нашей республики (см. карта 1).

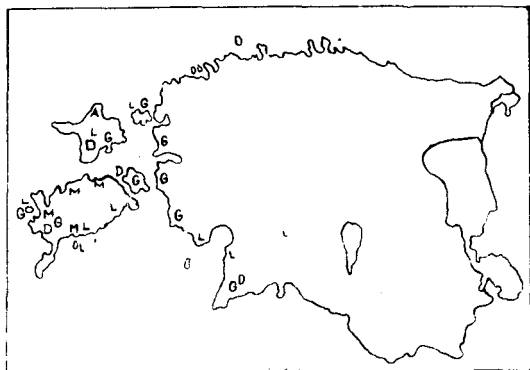


Рис. 1. Экспедиционные работы в Эстонской ССР.

Проф. Х. Трасс и ст. научн. сотр. созданной в 1979 г. исследовательской группы изучения антропогенной динамики экосистем (ИГИАДЭ) А. Роосма собрали в 1979 и 1980 г. лишенологические (на карте отмечена буквой L) и альгологические (A) материалы (более 300 образцов) (Кингисеппский, Хийумааский, Пярнуский, Хаапсалуский и Вильяндиский районы). В 1979, 1980 и 1982 году мл. научн. сотр. ИГИАДЭ Т. Ранд-

лане собрала в Кингисеппском и Хаапсалуском районах лишенологический материал (всего 800 образцов). В 1979 г. ассист. А. Ляэнелайд собрал дендрохронологический материал (D) на болотах Сааремаа и Хийумаа и в заповеднике Нигула (Пярнуский район). Геоботанические анализы (G) в связи с изучением антропогенных изменений растительного покрова заповедников проводились в 1979—1981 гг. аспирантом Э. Роосалусте (заповедники Вийдумяэ, Нигула и Вилсанди). Инж. М. Вяли собирала в 1980 году микологические образцы (M)

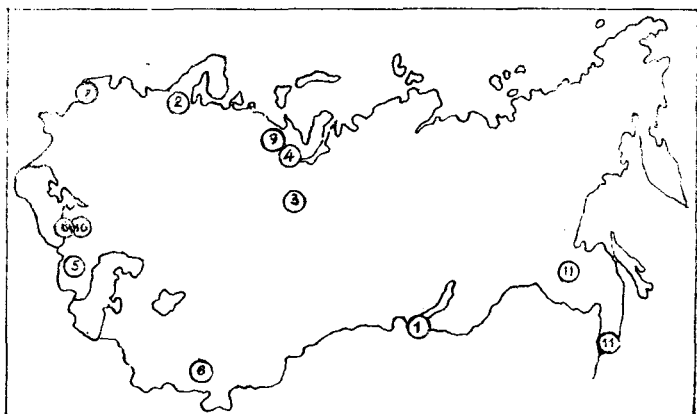


Рис. 2. Экспедиционные работы в СССР.

для учебных коллекций (60 образцов). Инж. М. Цобелем проведены в 1980 и 1981 году геоботанические исследования на альварах Кингисеппского, Хийумааского, Харьюского, Хаапсалуского и Пярнуского районов; также взяты почвенные образцы (400 шт.).

В других республиках проводились работы в следующих местах (нижеследующие номера соответствуют номерам на карте).

1. Иркутская область и Бурятская АССР (1979, 1980, 1981). В 1979 г. проф. Х. Трасс вместе с инж. А. Роосма и студентами К. Цобель, А. Пярн, М.-М. Миггур, К. Лоолайд и Р. Леволл собрал около 1500 образцов лишайников, аэрофильных и почвенных водорослей с хребта Хамар-Дабан в окрестностях города Байкальска и проводил биоиндикационные работы для выявления загрязненности воздуха от дыма целлюлозного комбината, находящегося на берегу озера. В 1980 году в экспедиции кроме руководителя экспедиции проф. Х. Трасса участвовали еще научные сотрудники ИГИАДЭ А. Роосма и Т. Рандлане

и 5 студентов (К. Цобель, А. Пярн, М.-М. Миггур, Р. Леволл, М. Лая). Они собрали 1300 образцов лишайников и водорослей. В 1981 году под руководством проф. Х. Трасса участвовали в экспедиции ст. научн. сотр. А. Роосма и студенты К. Цобель, А. Пярн, Т. Михкелев и Р. Леволл. Было собрано более 600 образцов лишайников и водорослей.

2. Ленинградская область. Свирский заповедник (1979). Проф. В. Мазинг участвовал в геоботанической экспедиции БИН АН СССР.

3. Тюменская область. Заповедник Малая Сосьва (1979). Проф. В. Мазинг проводил маршрутные геоботанические исследования.

4. Полярный Урал (1979). Доц. Э. Кукк и инж. М. Тоом руководили полевой практикой 13 студентов. Было собрано более 500 листов гербария высших растений.

5. Закавказье (1980). Проф. Х. Трасс побывал в Северо-Осетинской АССР, где у подножья Казбека собрал 500 образцов лишайников.

6. В окрестностях Шахристана и на северном склоне Туркестанского хребта в 1980 г. проф. В. Мазинг собрал дендрохронологический материал по арче.

7. Болота Калининградской области и дельты Немана в Литовской ССР изучались проф. В. Мазингом в 1980 году в составе экспедиции БИН АН СССР.

8. В окрестностях Поти (Грузинская ССР) в 1980 г. проф. В. Мазинг собрал флористический и геоботанический материал.

9. Коми АССР (1980). Ассист. А. Ляэнелайд собрал в Сивомаскинском районе дендрохронологический материал.

10. Курская область и Адыгейская АО (1980). Ассист. А. Ляэнелайд и ст. лаб. М. Лейс руководили полевой практикой 14 студентов в Центральночерноземном гос. заповеднике и на учебной базе Кубанского гос. ун-та «Камышанова поляна». Они изучали растительный покров окрестностей базы и высокогорья. В 1981 году доц. Я. Тоом, ст. лаб. М. Лейс и инж. М. Тоом руководили полевой практикой 13 студентов в тех же местах, изучали высшие растения и познакомились с горной флорой.

11. Хабаровский край, хребет Баджал (1981). Мл. научн. сотр. ИГИАДЭ Т. Рандлане участвовала в экспедиции Тихоокеанского института биоорганической химии (ТИБОХ) с целью сбора лишенологических материалов. Было собрано 800 образцов.

**EXPEDITIONAL FIELD WORK OF THE DEPARTMENT  
OF PLANT TAXONOMY AND ECOLOGY OF TARTU  
STATE UNIVERSITY IN 1979—1981**

**K. Aaviksoo**

**S u m m a r y**

A survey of the expeditional work of the Department in the years 1979—1981 is given. Expeditions have mainly been made to western parts of Estonia, particularly to West-Estonian islands and islets. The destinations of these expeditions are given in Map 1, where A — algological, D — dendrochronological, G — geobotanical, L — lichenological, M — mycological expeditions. Map 2 shows expeditions to places outside Estonia (numbers referring to their occurrence in the text).

## ОГЛАВЛЕНИЕ CONTENTS

Предисловие . . . . .	3
Preface . . . . .	3

### I Персоналия. Personalia

X. X. Трасс. Жизнь и творчество профессора К. Ю. Эйхвальда (1889—1976) . . . . .	4
H. Trass. Life and Activities of Professor K. Eichwald (1889—1976). Summary . . . . .	8

### II Статьи. Articles

A. И. Ляэнелайд. Новые данные о карликовой болотной форме сосны обыкновенной ( <i>Pinus sylvestris</i> L. f. <i>pumila</i> Abol.) . . . . .	9
A. Läänelaid. New Data about Dwarf Form of Scotch Pine ( <i>Pinus sylvestris</i> L. f. <i>pumila</i> Abol.). Summary . . . . .	18
Я. К. Палуметс. Возможные тенденции изменения массы хвои, ветвей, ствола и корней ели и отношения дыхания к ассимиляции в течение жизни дерева . . . . .	19
J. Palumets. The Possible Trends of Change of Relative Masses of Needles, Branches, Stems and Roots of Spruce and of the Ratio of Respiration and Assimilation During the Tree Life. Summary . . . . .	27
Т. В. Рандлане. Лишайники острова Абрука . . . . .	28
T. Randlane. Lichens of the Island Abruka (Estonian S.S.R.) Summary . . . . .	41
Ю. Л. Рейер. О двудомности, половом диморфизме и соотношении полов у морошки ( <i>Rubus chamaemorus</i> L.) . . . . .	43
U. Reier. On Dioecy, Sexual Dimorphism and Sex Ratio in Cloudberry ( <i>Rubus chamaemorus</i> L.). Summary . . . . .	52
Э. И. Роосалусте. Влияние осушения на растительность ключевого болота Вийдумяэского заповедника . . . . .	54
E. Roosaluuste. Influence of Drainage on the Vegetation of Spring Fen in Viidumäe Nature Reserve. Summary . . . . .	58
М. Тоом, М. Лейс. Сезонная вариация в алгальном ростовом потенциале озер Вортсъярв и Валгута Мустъярв . . . . .	59
M. T. Toom и M. Э. Лейс. Сезонные изменения в потенциале роста водорослей в озерах Вьртсъярв и Валгута Мустъярв. Резюме . . . . .	70
М. Р. Цобель. Динамика альварных экосистем в Эстонии . . . . .	72
M. R. Zobel. Dynamics of Alvar Ecosystems in Estonia. Summary . . . . .	93
М. П. Вяли. О развитии настоящего домашнего гриба и защите деревянных памятников культуры . . . . .	95
M. Väli. The Dry Rot Fungus Damages and Protection of Cultural Monuments. Summary . . . . .	98

### III. Хроника. Chronicle

К. Д. Аавиксоо. Экспедиционные работы кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ в 1979—1981 гг. . . . .	100
K. Aaviksoo. Expeditional Field Work of the Department of Plant Taxonomy and Plant Ecology in 1979—1981. Summary . . . . .	103