

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI

TOIMETISED

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ

ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS

812

**СТРУКТУРА, СОСТАВ И ДИНАМИКА
БОРЕАЛЬНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ
СООБЩЕСТВ**

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ACTA ET COMMENTATIONES UNIVERSITATIS TARTUENSIS
ALUSTATUD 1893. a. VIINIK 812 ВЫПУСК ОСНОВАНЫ в 1893 г.

**СТРУКТУРА, СОСТАВ И ДИНАМИКА
БОРЕАЛЬНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ
СООБЩЕСТВ**

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

ТАРТУ 1988

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

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

КРУПНЕЙШИЙ ЭСТОНСКИЙ ФЛОРИСТ И ЭТНОБОТАНИК ГУСТАВ ВИЛЬБАСТЕ (ВИЛЬБЕРГ) — СТО ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ (1885—1967)

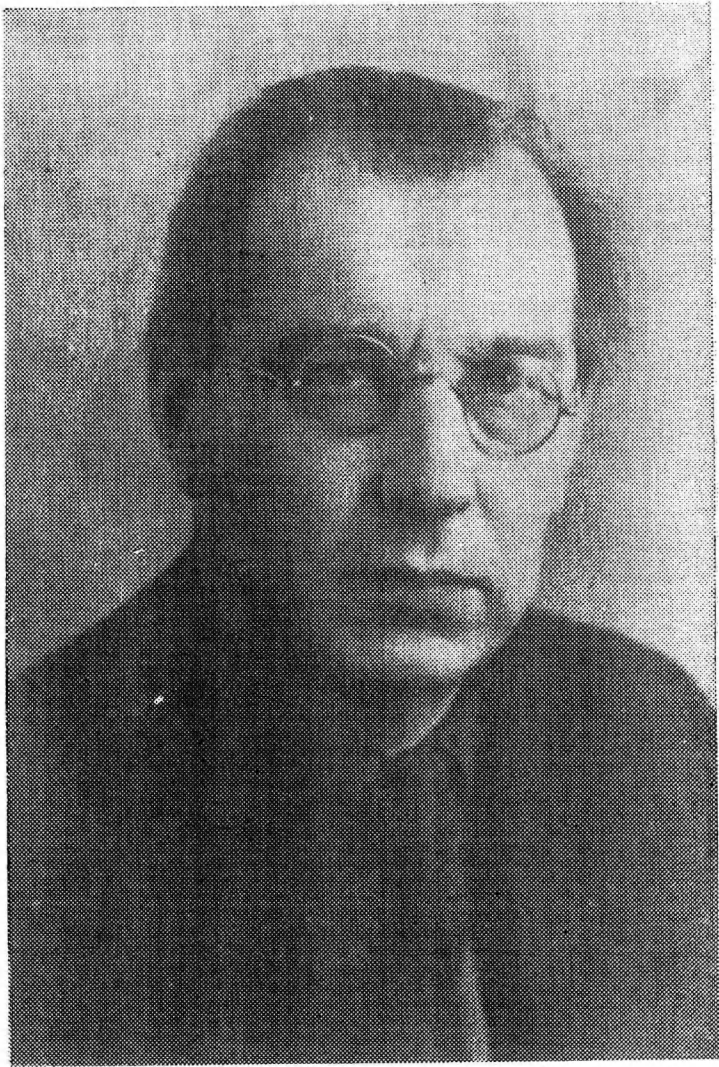
В. В. Мазинг

В 1985 году исполнилось 100 лет со дня рождения одного из крупнейших ботаников Эстонии Густава Йоханнесовича Вильбасте (до 1935 г. — Вильберг). Его жизнь и работы малоизвестны русским ботаникам, поэтому считаем необходимым привести ниже краткую биографию и характеристику важнейших направлений его научной и научно-популярной деятельности со списком основных печатных трудов по ботанике (общее количество статей, написанных им, превышает 1300!).

Густав Йоханнесович родился 3 сентября 1885 г. в бедной деревенской семье в Северной Эстонии (с. Аавуканну, приход Куусалу). В семье было восьмеро детей, поэтому с малых лет приходилось самому зарабатывать на жизнь. Проработав 9 лет учителем в поселке Кехра, он переезжает в город Тарту (тогда Юрьев), чтобы получить полное среднее образование. Мобилизация в дни первой мировой войны, затем работа преподавателем и журналистом затянули получение аттестата зрелости до 1918 г. В это время он вольнослушателем посещает лекции в университете. С 1919 по 1926 г. Г. Й. числится студентом математико-естественно-исторического факультета Тартуского университета и в то же время подобно многим другим студентам работает преподавателем естествознания, а затем младшим ассистентом.

После окончания университета Г. Й. едет в Вену, где получает университетский диплом и через два года (1928) защищает диссертацию на степень доктора по ботанике. Являясь стипендиатом Тартуского университета, он много путешествует, изучает растительность не только родного края, но и соседних стран — Латвии, Финляндии и Швеции, а будучи в Австрии, выезжает в Италию и Югославию.

С 1931 по 1936 г. Г. Й. снова работает преподавателем естествознания в средней школе. В летние месяцы он собирает рас-



Эстонский ботаник Г. Вильбасте (1885—1967)

тения, изучает фольклор. В этот период он организывает работу в народных университетах, читает лекции, пишет статьи и рецензии. Его энергия неисчерпаема, вера в полезность начатой им просветительной деятельности беспредельна. На свои скромные сбережения он начинает издавать научно-популярный журнал «Loodusevaatleja» («Наблюдатель природы»). Несмотря на большие финансовые затруднения, он 9 лет издает свой журнал, сплотив за это время вокруг себя актив молодых энтузиастов исследователей природы (среди них геолог А. Луха — впоследствии академик, орнитолог Э. Кумари, член-корр. АН ЭССР и др.), краеведов и просто любителей природы. Он составляет первые на эстонском языке определители растений для школ, издает первые сводки по этноботанике.

Когда в 1936 г. в Эстонии создается государственная система охраны природы, Г. Й. переезжает в Таллин и, будучи республиканским инспектором по охране природы, отдается со свойственной ему энергией делу организации заповедников. После восстановления Советской власти в Эстонии в 1940 г. Г. Й., став инспектором охраны природы при Наркомпросе, быстро налаживает связь с Главным управлением по заповедникам СССР.

В трудные годы фашистской оккупации распалась налаженная система охраны природы. Удрученный Г. Й. переключается на лингвистику и фольклористику, увлекшие его и в последние десятилетия жизни. Им собран огромный материал (более 100 тысяч записей) по наречиям Северной Эстонии (в настоящее время этот материал хранится в качестве отдельного фонда в Тарту в Литературном музее им. Ф. Крейцвальда).

После освобождения Эстонии от немецкой оккупации Г. Й. отдает все свои силы восстановлению Музея природы в Таллине, где он работает заведующим ботаническим отделом до 1950 г. Став пенсионером, продолжает активно работать в области краеведения. Г. Й. скончался в Таллине 21 февраля 1967 г.

Г. Й. был почетным членом Общества естествоиспытателей и Общества родного языка при АН ЭССР (Тарту), членом-корреспондентом финского биологического общества «Ванамо», активным членом общества «Знание», а также редколлегий ряда журналов. Умение общаться с простыми людьми, дар рассказчика и легкое перо журналиста — все это способствовало огромной популярности Г. Й. среди народа, на просвещение которого он посвятил свою жизнь. С другой стороны, нельзя не отметить, что с научными кругами университета у Г. Й. сложились далеко не дружеские отношения, и в его резких критических статьях чувствуется как бы личная обида за неудавшуюся академическую карьеру. Даже в послевоенные годы Г. Й. мало сотрудничал с другими ботаниками и не принимал участия

в составлении «Флоры Эстонской ССР». Но для популяризации знаний о растениях Г. Й. сделал больше, чем кто-либо из представителей академической науки.

Из русских и советских ботаников Г. Й. знал Г. И. Танфильева, Н. И. Кузнецова, В. В. Алехина и переписывался с ними. Из зарубежных ботаников, своих учителей, он высоко ценил Р. Веттштейна, Г. Молиша, К. Линкола.

Оригинальные работы Г. Й. охватывают широкий диапазон знаний начиная с краеведения и кончая специальными вопросами флористики, геоботаники, лингвистики, этнографии. В настоящем обзоре рассматриваются только те труды, которые имеют прямое отношение к ботанике. Так как большинство работ написано на эстонском языке, то их заглавия даются в переводе на русский язык или же приводится заглавие резюме на иностранном языке.

Флористика

В 20-е и 30-е гг. Г. Й. слыл одним из наиболее энергичных флористов Эстонии. Кроме большого количества флористических заметок особого внимания заслуживают его определители, вышедшие в нескольких изданиях (1922, 1925, 1936) и заложившие прочную основу определителям растений на эстонском языке. Если в первом издании Г. Й. следует в основном известному определителю Шмейля и Фитчена, то в последующих изданиях вносится все больше оригинального. В течение нескольких десятилетий определители Г. Й. заменяли «Флору» и сыграли огромную роль в распространении ботанических знаний.

Особое внимание Г. Й. уделял флоре городов, особенно адвентивным растениям (1923, 1931, 1958), истории зеленых насаждений (1965, 1966) и антропогенной растительности вообще (1925, 1937).

Г. Й. всегда интересовалась история флористических исследований. Им написан ряд биографических очерков (1922, 1924, 1931) и ему принадлежит первый обзор истории флористического исследования Эстонии (1929, 1939).

Его богатый гербарий (11 000 листов) хранится в Институте зоологии и ботаники АН ЭССР (Тарту, ул. Тийги, 61) и служит важнейшим источником данных о распространении растений в первой половине нашего века.

Геоботаника

Основные геоботанические работы Г. Й. посвящены изучению своеобразной для Северной Эстонии растительности альва-

ров — сухих лугов и пустошей на маломощных карбонатных почвах (1926, 1927). Эти работы начал он уже в 1918 г., но особенно развил после ознакомления с геоботаническими методами у проф. К. Линкола в Финляндии (1923). Определенное влияние оказало также знакомство с работами Г. Э. Дю Риэ в Швеции. Его докторская диссертация (1929) — первая работа по семенному возобновлению травянистых растений во всей Прибалтике.

Второй цикл геоботанических работ посвящен изучению островов Финского залива, в которых Г. И. также заложил прочную основу для дальнейшего изучения чрезвычайно динамичной растительности морского побережья (1933).

Г. И. — основоположник эстонской геоботаники. Он занялся проблемами классификации растительности, ставшими актуальными в 20-е гг. Им создана общая схема классификации растительности Эстонии, доведенная до уровня формаций (1930).

Хотя Г. И. всегда любил подчеркивать, что он флорист, а не геоботаник, его перу принадлежит целый ряд подробных описаний заповедных территорий (1929, 1937, 1940, 1974), а также главы растительности, написанные для географических обзоров отдельных уездов, издаваемых Комитетом краеведения Эстонского литературного общества (1925, 1934, 1937).

Этноботаника

Увлечение, которое никогда не оставляло Г. И. равнодушным — это сбор народных названий растений и способов использования растений в прошлом. Во многих методических указаниях, которые давались Г. И. краеведам, обращается особое внимание на необходимость быстрее сбора этноботанических данных, так как следующее поколение их уже не найдет. Это опасение полностью сбылось. К счастью, Г. И. оставил нам богатое наследие. Крупная монография «Народные названия растений» выйдет из печати в ближайшее время. С этой точки зрения он изучал также родственные языки и старые литературные источники (1934, 1957).

Из печатных работ Г. И. по этноботанике заслуживает особого внимания книга «Растения нашей родины в быту» (т. I, 1934; т. II, 1935), в которой дается полный обзор использования наиболее знакомых народу растений. Из более крупных статей следует назвать работу о красильных растениях (1939) и статью о растениях, использованных в прошлом для предсказания будущего (1937).

О применении растений в народной медицине вышел ряд кратких статей и, наконец, книга о лекарственных растениях

(1962, в соавторстве с О. Коок). Эта книга имеет большой успех: вышло уже третье издание (1973).

Однако основная часть собранного и систематизированного этноботанического материала еще ждет обработки. Как считают этнографы и филологи, сборы Г. Й. в этой области относятся к наиболее богатым в коллекциях эстонского фольклора.

Охрана природы

Охране природы Эстонии Г. Й. посвятил наибольшее число статей. Судя по газетным воззваниям, Г. Й. энергично взялся за сбор данных по памятникам природы в 1929 г. Уже в 1931 г. вышел первый обзор полученных от населения данных. Охрану природы Г. Й. понимал широко: он знакомил читателей не только с редкими и исчезающими видами растений и животных, но собирал и данные о вековых деревьях, замечательных парках, родниках, водопадах и вскоре пришел к пониманию необходимости охранять ландшафты в целом в заповедниках и заказниках.

Работа по охране природы сливается с энергичной деятельностью в области краеведения. О своих путешествиях, как правило, пеших он умел интересно рассказать, показывая красоту, казалось бы, самых обыкновенных мест и ярко описывая быт народа. В наше время его книги («Путешествуя по родине», 3 выпуска, 1923—1924) представляют большой интерес как исторические документы о природе и людях своего времени.

Г. Й. неоднократно писал об охраняемых растениях (1929, 1938, 1960, 1965).

Работа Г. Й. Вильбасте в области охраны природы оказала большое влияние на дальнейший прогресс в этом деле. Памятники природы, об охране которых он на местах хлопотал, охранялись населением даже в самые трудные годы войны и многие люди поныне еще помнят и уважают человека, который в свое время один для сохранения красоты и богатства родной природы сделал больше, чем впоследствии многие комиссии.

Г. Й. Вильбасте был большим тружеником и патриотом, его работа на благо народа оставила неизгладимый след.

СПИСОК ВАЖНЕЙШИХ БОТАНИЧЕСКИХ РАБОТ Г. Й. ВИЛЬБАСТЕ

1922 Prof. Dr. F. Bucholtzi 25-aastase õppetegevuse ja 50-aastase sünnipäeva puhul. (По поводу юбилея профессора Ф. Бухольца). — Loodus, 2: 359—363.

Hans Niir taimede kogjajana (X. Хийр как собиратель растений). — Там же, 6: 363—365.

- Tartu Ülikooli Botaanika aed (Ботанический сад Тартуского университета: Путеводитель). Tartu: 1—16.
- Eesti taimestik koolidele (Флора Эстонии для школ: Определитель). Tartu: 1—150.
- 1923 Meie kevadtaimed I (Наши весенние растения I). Tartu: 1—48.
- Taimesüsteemataika uurimismeetoditest (О методах систематики растений). — *Loodus*, 2: 215—223, 271—277.
- Inimese kaudne mõju taimede levitamisel (Косвенное влияние человека на распространение растений. — Там же, 2: 415—422, 477—484.
- Turu ülikooli taimeteaduslikust ekskursioonist Sortavalas 12.—19.VI 1923 (О ботанической экскурсии Туруского университета в Сортавала). — Там же, 2: 549—555.
- 1923 Missugused tuhkpuu (*Cotoneaster*) liigid esinevad Eestis? (Какие виды кизильника встречаются в Эстонии?). — Там же, 2: 746—747.
- 1924 Metsatüübid (Типы леса). — Там же, 3: 36—45, 103—107.
- Prof. Dr. Feodor Bucholtz (Некролог, с портретом). — Там же, 3: 274—276.
- Taimestik rändrahnudel (Растения на валунах). — Там же, 3: 569—575.
- Haguheinade (*Koeleria*) esinemisest Eesti flooras (О тонконогах во флоре Эстонии). — Там же, 3: 590—592.
- Einige Bemerkungen über neue Pflanzenarten in der Flora Eestis. — In: Sitzungsberichte der Naturforschergesellschaft bei der Universität Dorpat, 31, 3—4: 81—94.
- 1925 Eesti taimestik koolidele. II trükk (Флора Эстонии для школ. 2-е изд.): Определитель. Tartu, 1—259.
- Tartu. Taimkate (Тарту. Растительность). — В кн.: Eesti, I. Tartumaa. Tartu: 606—613.
- 1926 Eestin alvarikasvillisuudesta (Альварная растительность Эстонии). — *Luonnon Ystävä*, 6
- 1927 Loost ja lootaimkonnast Ida-Harjumaal. (Referat: Die Alvare und die Alvarvegetation in Ost-Harrien.). *Loodusuurijate Seltsi aruanded*, 34, 1: 1—140.
- 1929 Grundzüge der floristischen Erforschung Estlands. — Там же, 35, 3—4: 307—338.
- Erneuerung der Loodvegetation durch Keimlinge in Ost-Harrien. — *Acta et Commentationes Univ. Tartuensis*, A 18, 1: 1—116 (Диссертация).
- Kastre-Peravalla looduskaitse reservaaди taimkattest (О растительности резервата в Кастре-Перавалла). — Tartu Ülikooli Metsaosakonna toimetised, 15: 1—28.
- Taimegeograafia uurimus võtab hoogu (География растений

- развивается). — Postimees, 243, 8. IX 1929 (По поводу встречи финских и балтийских фитогеографов).
- 1930 Eesti taimeühiskonnad I. Formatsioonid (Die Pflanzengesellschaften in Eesti, I. Formationen.). — Loodusuurijate Seltsi aruanded, 36, 3—4:89—126.
Taimkatte muutumisest raiestikkudel (Über die Veränderung der Pflanzendecke auf den Kahlschlägen). — Eesti Metsanduse Aastaraamat, 4:121—139.
Uusi ja haruldasemaid taimi Eesti flooras (Новые и редкие растения во флоре Эстонии). — Loodusevaatleja, 1, 1: 25—27.
- 1930 Välismaalased Eesti taimkatet uurimas (Иностранцы-исследователи растительности Эстонии). — Там же, 1, 2: 59—66.
Läbi Alutaguse rabade (Через болота Алутагузе). — Там же, 1, 4: 108—113.
- 1931 Eesti loodusmälestusmärke (Памятники природы Эстонии). — Eesti looduskaitse osakonna toimetised, 8: 1—48.
Huvitavamaid tulnukaid Eesti taimkattes (Интереснейшие пришельцы в растительности Эстонии). — Loodusevaatleja, 2, 1: 1—5.
Jooni Pühajärve ümbruse taimkattest (Некоторые черты растительности окрестностей Пюхаярве). — Там же, 2, 5: 155—159.
Looduskaitsest metsades (Über Naturschutz im Walde). — Eesti Metsanduse Aastaraamat, 5:92—109.
J. H. Rosenplänter taimeteadlasena (И. Х. Розенплентер как ботаник). — Olion, 5/6: 227—228.
- 1932 Metsaolud ja metsatülid Eestis orduajal (Die forstlichen Verhältnisse und Waldstreitigkeiten in Eesti in der Ordenzeit). — Eesti Metsanduse Aastaraamat, 6:7—32.
- 1932 Fr. R. Kreutzwaldi taimeteaduslikke harrastusi (Ботанические интересы Фр. Р. Крейцвальда). — Loodusevaatleja, 3, 5: 129—133.
Teadusliku keele soetamisest loodusteaduste alal (О развитии научного языка в области естествознания). — Там же, 3, 6: 161—166.
Taimed arstirohuna aegade kestel (Растения как лекарства в сквозь века). — Kodu ja Maailm, : 15—18.
- 1933 Nurmenuku nimesid Eestis (Названия первоцвета в Эстонии). — Eesti Kirjandus, 6: 275—280.
Eestikeelsetest taimenimedest ja nende tekkimisvõimalusist (Об эстонских названиях растений и возможностях их возникновения). — Там же, 7: 339—347.
Kodumaa tähtsamad herbaariumid (Важнейшие гербарии родного края). — Loodusevaatleja, 4, 2: 53—55.

- Vaatlusi kooli lähedases metsas (Наблюдения в лесу
вблизи школы). — Там же, 4, 4: 111—114; 4, 5: 145—147.
- Rõhja-Eesti saarte taimkattest (О растительности островов
Северной Эстонии). — Loodusuurijate Seltsi aruanded,
39, 1—2: 131—168; 39, 3—4: 231—304.
- 1934 Ruhnu. Taimkate. Loomad (Рухну. Растительность. Фауна.)
— В кн.: Eesti, 6. Saaremaa: 741—748.
- Kultuurtaimi 300 aasta eest (Культурные растения 300 лет
тому назад). — Loodusevaatleja, 5, 1: 12—14.
- Kadakate kaitseks (В защиту можжевельников). — Eesti
Mets, 1: 33—34.
- Meie kodumaa taimi rahva käsitluses, I (Растения нашей
страны в быту, I). Tartu: 1—128.
- 1935 Meie kodumaa taimi rahva käsitluses, II (Растения нашей
страны в быту, II). Tartu: 129—256.
- Nugilisi ja roisklasi kodumaa õistaimede keskel (Паразиты
и сапрофиты среди цветковых нашей страны). — Looduse-
vaatleja, 6, 5: 135—140.
- 1936 Kose kihelkonna taimkattest (О растительности прихода
Козе). — Там же, 7, 5: 144—148.
- Naturschutz-Fragen in Estland. — Fenno-Ugrica, V B. Tal-
linn: 456—461.
- Zagadnienia ochrony przyrody w Estonii. — Ochrona Przy-
rody, 16.
- Taimemääraja koolidele (Определитель растений для
школ). Tartu: 1—168.
- 1937 Looduskaitse meie naabermail (Nature Protection in our
Neighbouring States). — Looduskaitse, 1:21—42.
- Jooni Eesti looduskaitse seaduse saamisloost (Brief Outline
of the Constitution of the Estonian Nature Protection
Laws). — Там же, 1: 49—54.
- Õnne- ja ennustustaimi (Растения счастья и предска-
зания). — Eesti Rahva Muuseumi Aastaraamat, 11: 36—43.
- Jugapuu kaitseala Hiiumaal (The Protection Area of the
Yew Tree in Hiiumaa). — Там же, 1: 77—84.
- Läänemaa. Taimkate (Ляэнемаа. Растительность). — В кн.:
Eesti, 8. Läänemaa: 47—67.
- Jooni huvitavamatest taimeühiskondadest (Черты интерес-
ных растительных сообществ). — Loodusevaatleja, 8, 3:
72—78.
- Taimed ja taimeühingud vanasõnades (Растения и расти-
тельные сообщества в поговорках). — Там же, 8, 4: 114—
116.
- 1938 Taimed mõistatustes (Растения в народных загадках). —
Там же, 9, 1: 43—47.
- 1938 Looduskaitse all olevaid taimi (Охраняемые растения).
Tallinn, 1—32.

- Taimedega värvimisi Eestis (Окрашивание растениями в Эстонии). — Eesti Rahva Muuseumi Aastaraamat, 14: 1—56.
- 1939 Looduskaitse küsimusi Eestis The Question of Nature Protection in Estonia). — Loodushoid ja Turism, 1:11—17.
Põhijooni Eesti floristilisest uurimisest (Главные черты флористического изучения Эстонии). — Tallinn, 1—14.
- 1940 Pähklisaare taimeühiskondadest (О растительных сообществах Пяхккисаар). — Looduskaitse, 2: 34—56.
Jooni Kaali järve kaitseala taimestikust (Черты флоры заказника озера Каали). — Там же, 2: 125—164.
- 1948 Puid ja rõõsaid talvel (Деревья и кустарники зимой: Определитель). Tallinn, 1—70.
- 1953 Rõõsasmarana levikust Eesti NSV-s (Распространение курильского чая в Эстонской ССР). — В кн.: Юбилейный сборник Общества естествоиспытателей. Таллин, 154—170.
- 1957 Vadja taimenimesid (Водские названия растений). — Ema-keele Seltsi Aastaraamat, 3: 173—179.
- 1958 Taimenimed «Kalevipojas» (Названия растений в эпосе «Калевипоэг») — Уч. зап. Тарт. ун-та, 53: 163—194.
Tulnukaid Eesti flooras (Новые адвентивные растения в эстонской флоре: Резюме). — Eesti Loodus, 1, 3: 172—174.
- 1960 Looduskaitse all olevaid taimi Eestis (Некоторые растения, находящиеся под охраной в Эстонии: Резюме). — Eesti Loodus, 3, 4: 216—219.
- 1962 Eesti NSV ravimtaimed (Лекарственные растения Эст. ССР). (Соавтор: О. Коок). Tartu, 1—199.
- 1964 Eesti kaunimaid parke — Kadriorg (Кадриорг — красивый парк Эстонии). — Kalender 1965. Tallinn, 175—179.
- 1965 (*Daphne mezereum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Iris sibirica*, *Gladiolus imbricatus*, *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*). — В кн.: Haruldasi kaitstavaid taimeliike Eestis (Редкие охраняемые виды растений: Резюме).
Abiks loodusevaatlejale, 53: 46—48, 65—66, 97—100, 103—105.
Tallinna bastionid ja haljasalad (Бастиионы и зеленые насаждения Таллина). (Соавтор: R. Кенкмаа). Tallinn: 52—81.
- 1966 Kadriorg. Minevik ja tänapäev (Кадриорг. Прошлое и настоящее). (Соавтор: К. Мүүрисепп). Tallinn, 12—65, 68—70.
- 1972 Eesti NSV ravimtaimed. 2., ümbertöötatud trükk (Лекарственные растения Эстонской ССР. 2-е, перераб. изд.). (Соавторы: J. Таммеорг, О. Коок). Tallinn 1—288.
- 1973 Eesti NSV ravimtaimed. 3. ümbertöötatud trükk. (Лекар-

ственные растения Эстонской ССР. — 3-е перераб. изд.)
/ J. Tammeorg, O. Kook. — Tallinn, 1—288.

1974 Puhtulaiust ja tema taimkattest. (О полуострове Пухту и его растительности: Резюме). — Ежегодник Общества естествоиспытателей, 62: 127—144.

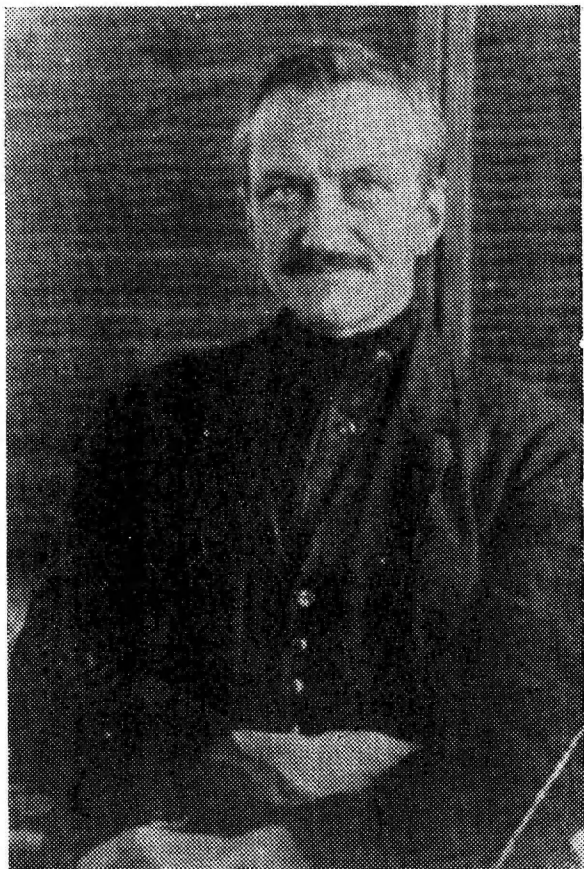
**PROMINENT ESTONIAN PLANT TAXONOMIST AND
ETHNOBOTANIST G. VILBASTE (VILBERG) —
A HUNDRED YEARS' BIRTH ANNIVERSARY**

V. Masing

S u m m a r y

Gustav Vilberg was born on the 3-rd of September in 1885 in a poor family in Kuusalu (North Estonia). After graduation from University of Vienna with doctor's degree he worked as a secondary school teacher, and inspector of Nature Conservancy. He was the publisher and editor of a popular-scientific magazin «Loodusevaatleja» (1930—1939). He collected a large herbarium (11 000 sheets) and published the first identification keys in Estonian language, wrote a book on ethnobotany and a lot of botanical papers. A short botanical bibliography is given.

After the II World War G. Vilbaste was engaged in Nature Museum in Tallinn, and compiled a capacious manuscript on Estonian plant names. Hedied on the 21st of Febryary in 1967.



Л. Г. Раменский (1884—1953)

ВЫДАЮЩИЙСЯ ЭКОЛОГ И ГЕОБОТАНИК

(К 100-летию со дня рождения профессора Л. Г. Раменского)

Х. Х. Трасс

Геоботаника — наука о растительном покрове и растительных сообществах (фитоценозах) Земли. Она относится к наукам, имеющим очень сложный путь возникновения и развития. Ее первоначальные элементы заметны в работах «отца ботаники» Феофраста и ботаников XVI—XVIII вв. (К. Геснер, Ж. П. де Турнефор, Дж. Рей, Х. Б. де Соссюр, А. Халлер,

К. Линней и др.), особенно тех, которые выделяли в высокогорьях вертикальные пояса и описывали отличительные черты их растительности. XIX в. начался работами великого немецкого естествоиспытателя А. Гумбольдта, который обратил внимание ботаников на явления общественной жизни растений и создал учение об основных формах растений. К тому времени, когда немецкий ученый А. Гризебах и русский академик Ф. И. Рупрехт применили одновременно (независимо друг от друга) в 1866 г. термин 'геоботаника', эта наука в действительности уже существовала, хотя и не выделялась среди других ботанических наук, в первую очередь географии растений. К этой чрезвычайно длинной «эмбриологической» стадии в развитии геоботаники прибавляется многообразие ее названий. Геоботаника стала признаваться самостоятельной наукой в различных странах (в России, Германии, Швеции, Северной Америке) не одновременно, причем называлась она по-разному. Кроме своего основного названия, геоботаника называлась фитосоциологией (по предложению русско-польского ботаника И. К. Пачоского в 1896 г.), фитоценологией (швейцаро-австрийский ботаник Х. Гамс в 1918 г.), синэкологией (в Северной Америке) и пр.

Основная концепция, в направлении выработки которой геоботаника развивалась, представляет собой учение о дискретности фитоценоза. Вначале, в прошлом столетии, эта единица называлась по-разному (группировкой, участком, локалем, типом, формацией), но уже тогда ученые считали, что она целостная, закрытая единица с четко очерченными границами. Это убеждение еще больше утвердилось в настоящем столетии, когда основная единица растительности стала называться фитоценозом. Теперь уже без всякого сомнения растительность описывалась примерно как стена, которая состоит из тысяч кирпичей, связанных друг с другом, но являющихся все же отдельной, обособленной единицей. Все ведущие геоботаники, лидеры крупных научных школ в 20—30-х гг. (В. Н. Сукачев, В. В. Алехин, И. Браун-Бланке, Г. Э. Дю Рие, Ф. Клементс и др.), расходясь во взглядах на многие теоретические проблемы, были едины в одном — фитоценозы являются целостными единицами, разделенными между собой четкими границами.

В такой обстановке, накануне настоящего столетия вдруг появляется молодой (еще студент!) исследователь, который ставит под сомнение взгляды корифеев науки и разрабатывает альтернативный подход к растительности — учение о непрерывности растительности и соответствующую методику исследования.

Это был Леонтий Григорьевич **Раменский**, столетие со дня рождения которого мы отметили 18 июня 1984 г.

*

Л. Г. Раменский родился 18 июня 1884 г. в Петербурге в семье богатого фабриканта. Уже в юношеские годы он проявил страстный интерес к естественным наукам. Благодаря материальной обеспеченности ему удалось приобрести большую личную библиотеку по естествознанию и философии, полный домашний химический кабинет, минералогическую коллекцию, гербарии и т. д. Но, с другой стороны, этот сын капиталиста, предельно честный в своих убеждениях и оценках, тесно примкнул к революционной молодежи. В 1904 г. он был исключен из Горного института (куда поступил по желанию родителей) за участие в студенческой забастовке. Позже, по данным В. П. Савича*, университетского товарища Л. Г., он участвовал в деятельности революционных рабочих кружков. В 1905 г. был жестоко избит черносотенцами, долго болел и смог поступить в Петербургский университет лишь в 1906 г. (вначале вольнослушателем, с 1910 г. студентом). Университет он окончил только в 1916 г. За время учебы ярко проявились многосторонняя одаренность Л. Г. и его организаторские способности. Он избирается председателем ботанического кружка (научным руководителем которого был В. Л. Комаров, впоследствии академик и президент АН СССР), философского кружка и студенческого межкружкового бюро.

Научной работой Л. Г. начал заниматься в 1907 г. Вначале он изучает болотную и озерную растительность в Петербургской губернии, в 1908 г. участвует в Камчатской экспедиции В. Л. Комарова. Уже студентом Л. Г. выступал с докладами перед авторитетной аудиторией Петербургского общества естествоиспытателей, на съезде русских естествоиспытателей и врачей и т. д.

В 1911 г. Л. Г. порвал с семьей (отец не одобрил его женитьбы) и поступил на работу к В. Л. Комарову (кафедра ботаники Психоневрологического института) в качестве ассистента. В том же году Л. Г. связывает свою научную активность с Воронежским земством, которое приступило к разностороннему изучению природы губернии. На основе тщательно составленной программы Л. Г. изучает болота, водоемы, луга и степи этой губернии. Он организует в Павловске-на-Дону опытный пункт по луговодству, развертывает всестороннюю работу по изучению экологии, состава, структуры и урожайности пойменно-луговой растительности. В 1919—1921 гг. он работает заведующим Воронежским областным музеем, 1920—1924 — заведующим Павловским луговым опытным пунктом, 1924—1928 — заведующим отделом луговодства Воронежской областной сель-

* Письмо проф. В. П. Савича (1885—1972), крупного советского лихенолога проф. Т. А. Работному от 17. X 1953. Пользуюсь случаем поблагодарить Тихона Александровича за предоставление мне возможности ознакомиться с отрывками из этого письма.

скохозяйственной опытной станции. По совместительству Л. Г. работал преподавателем в Воронежском сельскохозяйственном институте (по приглашению известного геоботаника акад. Б. А. Келлера), а в Воронежском университете читал курс почвоведения и геоботаники. Среди наиболее крупных опубликованных работ в этот период (до 1928 г.) следует подчеркнуть «К вопросу о количественном учете травяного покрова» (1915) и «Основные закономерности растительного покрова и их изучение» (1924).

1928 г. стал поворотным пунктом в жизни Л. Г. Он оставляет Воронеж и переходит в Качалкино под Москвой, где получает должность заведующего отделом луговедения Государственного лугового института (с 1931 г. Всесоюзный институт кормов). Здесь он работал до последних дней своей жизни. По совместительству он в разные периоды работал в Украинском институте прикладной ботаники, во Всесоюзном институте организации территории, в СОПС АН СССР. В 1935 г. ему была присвоена ученая степень доктора биологических наук, а затем и научное звание профессора. В Институте кормов Л. Г. развернул чрезвычайно активную научную деятельность. Существенно расширился тематический и географический диапазон его исследований. Он занимается теперь главным образом изучением естественной кормовой базы лугов, степей, пустынь, тундр и др. Каждое лето выезжает в экспедиции в различные части страны — на Кольский полуостров (1936), в Ленинградскую обл. (1934, 1936), в Московскую обл. (1929, 1936, 1937), в Тульскую обл. (1933), в Сталинградскую обл. (1932), в Украинскую ССР (1929, 1930), в Западную Сибирь (1938), в Туркмению (1929, 1930, 1951, 1952), в Узбекистан (1932), в Джунгарский Алатау (1930), в Приаралье, в Казахстан (1943), в Дагестан, на Северный Кавказ (1939, 1940, 1941) и т. д. Почувствовав, что он вместе со своими сотрудниками собрал уже достаточно большой материал и приобрел богатый опыт изучения кормовых угодий, Л. Г. предлагает Наркомзему начать гигантскую работу по инвентаризации естественных кормовых угодий СССР. В результате этой работы 92% площади естественных кормовых угодий страны были описаны с точки зрения их состава, структуры, экологических условий и урожайности, было составлено множество (более 50) карт, заполнены тысячи описательных бланков, составлена целая библиотека рукописей (всего 115). Группой Л. Г. была создана типология сенокосов и пастбищ СССР, которая стала основой рационального использования и улучшения кормовых угодий в выделенных Л. Г. и его сотрудниками 546 естественных кормовых районах СССР.

В период работы в Институте кормов Л. Г. написал целый ряд фундаментальных работ, в которых обобщал свои теорети-

ческие, методические и хозяйственно-практические взгляды. Наиболее значительными среди них являются «Проективный учет и описание растительности» (1929), «Учет и описание растительности» (1937), «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» (1938), «О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники» (1952). В 1956 г. появилась книга Л. Г. Раменского и его сотрудников (Н. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин) «Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову». В этой обобщающей работе приводятся экологические шкалы (120-ступенчатая шкала увлажнения, 20-ступенчатая — переменной увлажнения, 30-ступенчатая — активного богатства и засоленности почвы, 10-ступенчатая — мощности седиментации в поймах, 10-ступенчатая — пастбищной дигрессии). Пользуясь этими шкалами, можно на основе описаний растительности определить в условных единицах различные экологические условия лугов, степей и др. (увлажнение, аллювиальность, трофность почвы и др.). Эта работа получила очень высокую оценку как у нас, так и за рубежом. Так, например, американский эколог Дж. Мейджор (Major) в 1962 г. писал, что «эта книга является восхитительным компендиумом информации. Она является и подходящим монументом продуктивной работе профессора Раменского...».

Л. Г. Раменский активно и целеустремленно проработал в науке 45 лет (1907—1952). За это время он опубликовал не очень много работ (по данным Т. А. Работнова — 54, в приведенном в «Избранных работах» (Раменский, 1971) списке числится 60 работ). Это довольно скромный научный багаж по сравнению с теми учеными, которые примерно за такой же период публикуют 500—600 или даже 600—700 работ, однако работы Л. Г. отличаются оригинальностью и неповторимостью. Каждая его публикация — новое слово в науке, глубокая трактовка проблемы с новых позиций и на основе оригинальных фактических данных.

Что касается человеческих качеств и свойств Л. Г., то своими современниками он характеризуется как предельно честный, добросовестный, фантастически работоспособный человек. Он мог быть резким, но не только в отношении других, но и самого себя. Известно, например, что он уничтожил ряд своих рукописей, считая их устаревшими.

Л. Г. Раменский скончался в Москве 27 января 1953 г.

*

Первые два десятилетия настоящего столетия явились в истории русско-советской геоботаники периодом больших событий. Организовывались (1908—1914 гг.) ботанико-географиче-

ские экспедиции Переселенческого управления, издавались многие исследовательские программы, появилась целая плеяда молодых ученых, быстро развивающих свою науку. Со временем исследователи все более убеждались в существовании самостоятельной науки геоботаники с центральным объектом исследования — фитоценозом. Среди нового поколения талантливых геоботаников — Б. А. Келлер, В. Н. Сукачев, В. В. Алехин, А. П. Шенников, Г. Ф. Морозов (лесовед-геоботаник), Р. И. Аболин, В. А. Дубянский, М. Ф. Короткий, В. И. Талиев и др. был и Л. Г. Раменский. В 1908 г. он выступил с докладом «О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ», а в 1910 г. — с одноименным докладом на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей. В этом (опубликованном) докладе Л. Г. указал на экологическую индивидуальность видов, на многообразие форм и процессов экологического воздействия на растительность. Он приходит к двум существенным выводам, противоречащим тем, которые были сделаны В. Н. Сукачевым, Г. Ф. Морозовым и др., а именно — растительность не является совокупностью резко отделенных друг от друга растительных сообществ, а характеризуется сложной непрерывностью, и, во-вторых, построение иерархических классификаций фитоценозов ведет к формализму. Идеи Л. Г. были настолько новыми, что они не были должным образом поняты и приняты. Он развил их дальше в последующих своих работах 1915, 1918, 1924 г. В 1924 г. Л. Г. обосновывает четыре правила соответствия растительности условиям обитания: 1) правило количественности, 2) непрерывности, 3) экологической индивидуальности видов растений и 4) многомерности растительного покрова.

В эти годы (1908—1924) Л. Г. разрабатывает методику градиентного анализа растительности и ординационную технику, все глубже доказывает преобладающий непрерывный характер растительности, применяет новые количественные методы исследования, составляет экологические шкалы.

Факт, что несколько позже (и гораздо поверхностнее) Л. Г. Раменского такие же взгляды высказывались в Италии (Дж. Негри в 1914 г.), в Северной Америке (Х. А. Глизон в 1917 г.), во Франции (Ф. Ленобл в 1926 г., П. Фурнье в 1927 г.), показывает, что идея непрерывности «висела в воздухе», что геоботаники в разных странах независимо друг от друга приходили к близким идеям, отрицанию резко отграниченных, целостных сообществ. На Западе, где плохо знают русскую и советскую научную литературу, иногда утверждают, что автором градиентного анализа и учения о непрерывности является Глизон. Это конечно не так. Приоритет за Раменским. Это, впрочем, признает и один из самых известных американских экологов Р. Х. Уиттекер (1920—1980), который в 1967 г. писал: «Это

Раменский, а не Глизон, Ленобл, Элленберг или современные американцы, который должен быть признан как создатель градиентного анализа». То же самое он повторяет в своей знаменитой книге о сообществах и экосистемах в 1980 г.

Л. Г. продолжает работать над проблемами дискретности-непрерывности растительного покрова. Теперь его взгляды претерпели некоторые изменения. Если в первый период своей работы (до 1928 г.) он несколько переоценивал (абсолютизировал) явление непрерывности, то теперь он допускает и существование определенных однородных фитоценозов. В 1938 г. он писал: «В 1924 г. я трактовал растительность как явление непрерывное... С одной стороны, верно то, что виды растений — не шагающая в ногу колонна физкультурников: одна группировка ушла, другая становится на ее место... Мы нередко наблюдаем в природе резкие границы ценозов при кажущейся непрерывной смене внешних условий (на равномерном склоне и т. п.): но, во-первых, очень часто эта непрерывность условий действительно только кажущаяся, во-вторых, резкие границы являются частным случаем, которому можно противопоставить более многочисленные случаи незаметно плавных переходов». Л. Г. допускает даже выделение фитоценологических синтаксономических единиц (основной среди таких классификационных единиц является ассоциация, тип сходных по ряду признаков фитоценозов), но называет их обобщенными ценозами. Последние по Л. Г. Раменскому не встречаются везде (отсутствуют в типах растительности с непрерывным узором признаков), они немногочисленны и выделяются по комплексу признаков растительности и среды, а не на основе одного-двух признаков, обычно доминирования определенных видов растений в различных ярусах сообществ, как это делалось в нашей науке в то время. К чему приводит формальный метод выделения ассоциаций на основе доминантов, известно. Растительность дробится на сотни и сотни мелких, формальных комбинаций доминантов, не дающих никакой обзорной картины растительности, не поддающихся основательному экологическому анализу и не являющихся понятными и используемыми для практиков. Л. Г. Раменский резко критиковал формальный метод доминантов в геоботанике.

В настоящее время основная масса геоботаников в различных странах и научных школах все больше приближается к взглядам, высказанным Л. Г. Раменским. Растительный покров рассматривается как крайне сложное и многоликое явление природы. Он сложен в своем нетронутом (первозданном) виде, но эта сложность еще более увеличивается антропогенным влиянием (рубка леса, осушение болот, удобрение лугов, загрязнение экотопов и т. д.), в связи с чем стираются границы между сообществами или, с другой стороны, создаются новые

дискретные сообщества — агроценозы. Поэтому представляется более правильным смотреть на дискретность и непрерывность как на диалектическое единство, как на две исключаящие друг друга стороны одного сложнейшего явления биосферы — растительного покрова. В нем могут встречаться все возможные формы — от явных дискретных сообществ до абсолютного континуума (так называют непрерывную растительность, в которой невозможно провести какие-либо ценотические границы). При этом две крайние формы, несомненно, представляют редкое явление. Очевидно, что при дискретной и непрерывной растительности требуются и различные методы показа и обобщения — в первом случае классификационные, во втором — ординационные.

Несмотря на оригинальность и объективность теоретических установок и методов исследований, разработанных Л. Г. Раменским, они многие десятилетия мало применялись. В 20—30-х гг., когда появились главные работы Л. Г., геоботаника находилась в расцвете. Наметились широкие перспективы использования ее достижений в народном хозяйстве. Рекогносцировочно, быстро (и поверхностно) растительность изучалась на огромных территориях, поэтому методы исследования и обобщения фактического материала должны были быть простыми, доступными. По этим и некоторым другим причинам методы Л. Г. Раменского, довольно-таки непривычные, сложные для того времени и требовавшие специального оборудования, мало использовались (кроме учреждения, где он сам работал). Но есть и другая причина. В это время в нашей стране сформировались две геоботанические школы — ленинградская во главе с акад. В. Н. Сукачевым, и московская проф. В. В. Алехина. Ясно, что эти школы определенным образом препятствовали распространению идей Л. Г. Раменского, разрушающих многие основные теоретические установки этих школ. Так, «мимо» Л. Г. Раменского прошел и акад. В. Н. Сукачев, в общем очень спокойно и объективно оценивший различные подходы к геоботанике. Лишь в конце своей жизни, в короткой полуторастраничной статье (в 1966 г.) он приходит к высокой оценке заслуг Л. Г. И, наконец, можно привести и третью причину «умалчивания» работ Л. Г. Дело в том, что его теоретические рассуждения были довольно сложными для понимания. Со своей аргументацией и философией он стоял на другом уровне, несомненно высшем, чем многие геоботаники того времени. К методико-теоретическим построениям Л. Г. применимы слова Макса Планка: «Я пришел к мысли, что, каким бы крупным ученым ты не был, с определенного возраста появляются так называемые «слишком трудные понятия», которые, может быть, и удастся применять, но которые нельзя понять до конца... Через некоторое время все те, кто не смог осмыслить эти различные понятия,

постепенно исчезают, и им на смену приходят новые люди...»

Счастье, что такие «новые люди» в геоботанике стали появляться.

*

Среди научных работ Л. Г. самое важное место, несомненно, занимают те, в которых он обосновывает экологическое направление геоботаники — учение о непрерывности растительности и разрабатывает соответствующую методику исследований, градиентный анализ, ординационную технику и приемы составления экологических шкал. Но наряду с этими исследованиями, сделавшими Л. Г. классиком геоботаники и экологии, он имеет большие заслуги перед биогеоценологией, почвоведением, географией (ландшафтоведением), сельскохозяйственными науками и т. д.

Много внимания Л. Г. уделял частным вопросам геоботаники. Так, им разработан метод проективного учета количественности видов растений в сообществах, метод определения урожайности травостоев на основе учета проекции наземных частей растений, методы установления степени нарушенности фитоценозов, методы изучения смен травянистых растительных сообществ и т. д. Большое значение имеют взгляды Л. Г. по проблемам участия различных видовых популяций в жизни сообществ. Он подчеркивал, что каждый вид своеобразен, индивидуален и неповторим не только биологически и экологически, но и ценотически, т. е. по значению и «задачам» в жизни сообщества. В 1925 г. он писал, что «каждое растение играет свою особую роль: одни виды рассчитаны, так сказать, на годы вымокания, другие — на годы засухи, третьи — на благополучные умеренные годы..., четвертые — на смежные годы резко контрастного увлажнения... Одни виды становые, образуют устойчивый скелет ценозов, другие заполняют освобождающиеся промежутки. Различные виды проявляют в сменах свою неповторимую экологическую индивидуальность и самую различную степень косности, либо подвижности». Ему принадлежит интересное деление растений на три ценотипа 1) виоленты — сильные виды, подавляющие другие, быстро захватывающие новые местообитания; 2) пациенты — также победители в борьбе за существование, но не за счет энергии роста и развития (как это делают виоленты), а своей выносливостью, нетребовательности; 3) эксплеренты — конкурентно весьма слабые виды, но благодаря способности очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняют промежутки между виолентами и пациентами, откуда также быстро могут быть и вытеснены.

Среди идей и конкретных исследований Л. Г. по биогеоценологии большой интерес представляют его высказывания по воп-

росам изучения консорций. Понятие консорции было впервые применено немецким ботаником И. Рейнке в 1884 г. для обозначения мутуалистических взаимоотношений гриба и водоросли в слоевище лишайника. Советские биологи В. Н. Беклемишев (1890—1962) и Л. Г. Раменский, увидев, что в лихенологии это понятие в последнее время не применяется, использовали его для объяснения жизни групп организмов, тесно зависящих в биогеоценозе друг от друга через трофические (пищевые) или топические (субстративные) взаимосвязи. Л. Г. в 1952 г. писал: «Анализируя биоценозы в аспекте обмена веществ, мы легко приходим к выводу, что помимо синузиев (правильнее — синузий; Х. Тр.) и общеизвестных цепей питания целесообразно выделить в ценозах также сочетание разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы (консортативные группы, или консорции). Такова, например, древесная порода (ель, береза, липа, дуб) со свойственными ей паразитами, сапрофитами, эпифитами (лишайники, мхи), симбионтами (микориза, микробы ризосферы и др.), вредителями, переносчиками пыльцы, семян и т. д. Без выделения и изучения консорциев (правильнее — консорций; Х. Тр.) наше знание о биоценозах не будет полным и законченным». Изучение консорций открывает новые возможности более глубокого и тонкого анализа структуры биогеоценозов, закономерностей трофических взаимосвязей между ценобионтами, а также разрешения некоторых практических проблем (борьба с паразитами и вредителями и пр.).

Развивая идеи выдающихся русских естествоиспытателей В. В. Докучаева, Г. Н. Высоцкого, П. А. Костычева и др., Л. Г. всегда, начиная со своих ранних работ, подчеркивал необходимость комплексного изучения природы, учета всех ее компонентов («природных тел» по Докучаеву) как живой, так и неживой их части. Это убеждение привело его к землеведению (покрововедению по Высоцкому, биогеоценологии по Сукачеву), к разработке методики комплексного изучения земель и к их типологии. Особенно большое внимание Л. Г. уделял почвам, изучению их морфологии, структуры, бонитета, связей с растительностью и т. д.

Таковы в кратком и неполном изложении жизненный путь и основные заслуги перед наукой Леонтия Григорьевича Раменского, оригинального мыслителя, классика экологии и геоботаники.

**EMINENT ECOLOGIST AND GEBOTANIST (A HUNDRED
YEARS' BIRTH ANNIVERSARY OF PROFESSOR
L. RAMENSKY)**

H. Trass

S u m m a r y

L. G. Ramensky was an eminent RussianSoviet scientist who introduced several new ideas and methods to ecology and vegetation science.

His greatest contribution is the formulation of the conception of plant communities' continuity as early as in the first decades of the present century (Ramensky, 1910, 1915, 1918, 1924).

Thus he should be considered a predecessor of H. Gleason's well-known studies, the forerunner and the first student of the continuum theory, who consistently developed and used the gradient analysis of vegetation and ordination technics.

CRYPTOINDICATION OF THE LEVEL OF ATMOSPHERIC AIR POLLUTION AND ECOLOGICAL MONITORING

H. Trass

Little attention has been paid in the investigations dealing with the structure, productivity and functioning of the ecosystems and the biosphere as a whole, to the lower plants (algae, fungi, lichens and bryophytes* and to their role in biosphere processes. At the same time it has been shown that the specific and total surface occupied by the lower plants is comparable with the areas of phytocoenoses (resp. habitat). With such surface covers, the lower plants and mosses must implement certain functions in ecosystems. According to Yu. Martin and A. Nazarov [1978], who developed further the ideas put forward by V. I. Vernadski, these are the following:

1. **Gas function.** The role played by the lower plants in the stabilization of the gas composition of the atmosphere is sufficiently great and is comparable with the role of the higher plants.

2. **Concentration function.** Fungi, lichens, algae and mosses are able to accumulate different elements, in particular, heavy metals, proportional to their content in the environment; the biogeochemical role of the lower plants manifests itself in the permanent migration of masses of the substance.

3. **Oxidation-reduction function.** A flow of elements with **variable valence**, which in normal conditions take part in the vital activity, passes through the organisms of the lower plants.

4. **Acid-alkaline function.** The lower plants very often diminish the acidity of substrata.

5. **Biochemical function.** The lower plants, lichens in particular, synthesize a multitude of specific substances with an interpopulation regulating effect (antibioticity) and, undoubtedly, affect the properties of substrata.

* In this paper we use the division of nature into two kingdoms, including all algae and fungi into the kingdom of plants, as was done in classical systematic.

The indication significance of the lower plants and mosses is directly connected with their biogeochemical properties and regularities. As these organisms, namely fungi, algae, lichens and bryophytes, are frequently used in bioindication investigations for more or less similar purposes, and as many similar methods have been worked out for their use, we have given the name of **cryptoindication** to the techniques (procedures) for the indication of the properties and dynamics of the environment based on the analysis of the above-mentioned groups of organisms [Trass, 1981].

Little attention has been devoted to **fungi** as indicators. There exist only sporadic works which maintain that under conditions of the atmospheric air pollution exceeding 120 mg/m^3 of SO_2 only certain specifically tolerant species, such as *Rhytisma acerinum* acquire the indication significance [Gilbert, 1976; Vick, Bevan, 1976]. Apparently, we should pay more attention to the species of the genus *Athelia*, which attack the weakened thallus of lichen by elevated concentrations of SO_2 , destroying them.

Algae, a big and diverse group of organisms, have been studied most thoroughly as indicators of the aquatic environment, the level of its pollution, eutrophication, etc. For instance, the recent algeological (phycological) test method used to determine the level of eutrophication (productivity) of internal reservoirs, yields rather accurate data, tallying well with the findings of physical and chemical analyses. The investigation of 114 lakes in Estonia has revealed that the biomass in the culture of *Scenedesmus brasiliensis* test organism of 25 mg/l induces the low, of $25\text{--}50 \text{ mg/l}$, the average, and of 50 mg/l , the high degree of eutrophication of water reservoirs [Leis, Toom, 1982].

Many algae (species of the *Trentepohlia*, *Desmococcus*, *Apato-coccus*, *Nostoc*, *Synechococcus*, *Gloeocapsa*, etc. genera) also exist in the air medium as epiphytes and lithophytes. The study of their ability to indicate the conditions of the atmospheric medium has been largely neglected. But it is well known that they grow abundantly on the trees (witness the green tree trunks in municipal parks and avenues), and equally well on stone walls and boulders (in Far East and Eastern Siberia there are huge «red» boulders and rocks, completely covered with the thallus of *Trentepohlia* and other species).

We do not yet know their role in the migration and accumulation of substances. In indicating the atmospheric conditions they may be of certain significance, as their amplitude towards an increased pollution is broader than in other groups of organisms, and they occur even in the centers of large cities, where lichens and mosses do not grow. Therefore, their study will make it possible to expand the amplitude of indication. There are two prevailing aerophytic unions in the Netherlands,

viz. *Pleurococcetum vulgaris* and *Prasioletum crispae*, which are regarded as reliable indicators of the eutrophied environment, especially when enriched with the nitrogen compounds [Westhoff, Den Held, 1975].

Lichens as indicators of the level of the atmospheric air pollution have been studied more profoundly. Numerous methods have been elaborated for the use of their indication capacity. These methods can be brought together into the following groups [Trass, 1982]:

I. **Physico-biochemical methods.** They are used to study the vital activity, metabolism, and photosynthetic mechanism of the indicator-species, as well as their chemical composition.

II. **Anatomical-morphological methods.** These are used to study the changes in the internal and external structure of the thallus, fruit bodies and vegetative diaspores.

III. **Floristic-autecological methods.** The objects of this group of methods are the species, its population, certain types of species (ecological types for instance, epiphytes, epilithophytes, etc.; taxonomic types, genera, families, etc.) and complete lists of species in certain habitats, substrata and territories.

IV. **Coenological-synecological methods.** These are based on the description of the aggregations of lichens, algae and mosses as phytocoenological phenomena. Traditional methods are used for compiling indication maps showing the level of the atmospheric air pollution.

Lichen indication investigations have been notably extended of late, they are relied upon as the methods which provide most objective and rather accurate data on the atmospheric air pollution (the latest reviews: Yu. Martin, 1981, 1982).

The indication properties of **bryophytes** are also successfully and intensively used in indicating the level of the atmospheric air pollution [Le Blanc, Rao, 1975] and the content of heavy metals in the environment [Rao, Robitaille, Le Blanc, 1977, Margot. Romain, 1976; Ryhling, Skärby, 1979].

2.

Out of the three main types of monitoring, viz. the geo-physical, the geochemical and the ecological, the latter embraces a large group of monitoring methods over the conditions and the dynamics of environment, based on the knowledge of the reactions of organisms, their populations and communities, to different ecological conditions. In comparison with the physical-chemical methods of monitoring, the ecological monitoring has certain advantages, namely [Frey, 1982]:

- 1) it does not require costly and sensitive instruments;

2) the results are obtained without interference into the vital processes of organisms;

3) integral estimates which are independent on spontaneous values can be obtained;

4) it is possible to characterize simultaneously large territories, compiling, for instance, maps of environmental pollution (of water, soil and the atmosphere).

To organize monitoring over the test species (indicators), it is necessary to select certain species out of the whole diversity of the flora (lichens, mosses, algae) and to limit the number of indicators to a small group of species, meeting the following requirements. They should be: 1) prevailing and abundant (dominants), 2) long-term (perennial), 3) sensitive to the factor subject to monitoring, 4) easily and accurately identifiable. It would be most desirable to establish a single set of test species for a large territory under monitoring (for instance, for a whole territory of the Soviet Union). Unfortunately, this is rather difficult to implement, as the flora of large regions, for instance, of the North-West and the Far East of our country, differs essentially. In this case ecological vicariads must be selected, i.e. substituting species of a certain genus, which more or less identically react to anthropogenous factors. Table I presents epiphytic lichens which may be recommended as indicators of pollution (resp. of purity) of the atmospheric air in three large regions: the North-West, the Caucasus and the South of the Far East.

As can be seen from the table, thirty one species are recommended. In organizing the indication observations it is desirable to use a whole set of species or part of it at each spot of monitoring (at a station or a biosphere reserve), but in such a way that all the five groups should be represented (i.e. if they are present in the lichen flora on the given territory, they should be included into the list of test species).

After selecting the test species of lichens for a certain territory (station, protected territory, etc.), it is necessary to compile the program of their studies. This program will depend on general research tasks and the general program of monitoring [Izrael', Rovinski, 1982]. It may include research on the analysis of heavy metals, the effect of acid sediments and of the concentration of sulfide compounds, etc. But in any case, it is necessary to map the distribution of the selected test species on the given territory, to indicate their exact location and to make their quantitative and biological estimation (coverage, dimensions of the thallus, the presence or absence of fruiting bodies, the nature of damage if the latter are discovered, etc.). The repeated mapping of the test species every 3 or 5 years may reveal the tendencies in the change of the atmospheric conditions.

Table I

Indicators	Regions		
	North-West	the Caucasus	South of the Far East
Of natural background conditions	<i>Leptogium saturninum</i> <i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Menegazzia terebrata</i> <i>Usnea filipendula</i>	<i>L. saturninum</i> <i>L. pulmonaria</i> <i>M. terebrata</i> <i>U. filipendula</i>	<i>L. saturninum</i> <i>L. pulmonaria</i> <i>M. terebrata</i> <i>U. longissima</i>
Of slightly changed conditions	<i>Bryoria fuscescens</i> <i>Parmelia acetabulum</i> <i>Platismatia glauca</i> <i>Pseudevernia furfuracea</i> <i>Usnea subfloridana</i>	<i>B. fuscescens</i> <i>P. acetabulum</i> <i>P. glauca</i> <i>P. furfuracea</i> <i>U. subfloridana</i>	<i>B. fuscescens</i> <i>P. perlata</i> <i>P. interrupta</i> <i>Cetraria ornata</i> <i>U. annulata</i>
Of moderately changed conditions	<i>Evernia prunastri</i> <i>Hypogymnia physodes</i> <i>Parmelia olivacea</i> <i>Parmelia sulcata</i> (+ <i>saxatilis</i>) <i>Ramalina fraxinea</i>	<i>E. prunastri</i> <i>H. physodes</i> <i>P. caperata</i> <i>P. sulcata</i> (+ <i>saxatilis</i>) <i>R. fraxinea</i>	<i>E. thamnodes</i> <i>H. physodes</i> <i>P. caperata</i> <i>P. sulcata</i> (+ <i>saxatilis</i>) <i>R. asahinana</i>
Of markedly changed conditions	<i>Anaptychia ciliaris</i> <i>Lepraria incana</i> <i>Physcia ascendens</i> <i>Physconia pulverulacea</i>	<i>Heterodermia speciosa</i> <i>L. incana</i> <i>P. ascendens</i> <i>P. pulverulacea</i>	<i>H. speciosa</i> <i>L. incana</i> <i>P. ascendens</i> <i>P. pulverulacea</i>
Of radically changed conditions	<i>Lecanora hageni</i> <i>Phaeophyscia orbicularis</i> <i>Xanthoria parietina</i>	<i>L. hageni</i> <i>P. orbicularis</i> <i>X. parietina</i>	<i>L. hageni</i> <i>P. orbicularis</i> <i>X. parietina</i>

If the services of a lichenologist are available at the given territory, it is recommended to compile a lichen indication map reflecting the state of the atmospheric environment and the level of the atmospheric pollution (or purity). Lichen indication maps, dividing the territory into isotoxic zones or zones of different levels of the atmospheric air pollution, are compiled on the basis of a comprehensive description of the lichen aggregations (synusia) and the estimation of specific indices: I.P. (index of poleotolerance) or I.A.P. (index of atmospheric purity). Such maps will serve as documents, the comparison of which after a definite period of time may reveal the dynamics of atmospheric conditions [Trass, 1982].

REFERENCES

- Frey T.** On the principles of biological monitoring. — In: The Problems of Modern Ecology. Ecological Aspects of the Environmental Protection in Estonia. Tartu, 1982, p. 37—38.
- Gilbert O. L.** The construction, interpretation and use of lichen: air pollution maps. — In: Proceedings of the Kupio Meeting of Plant Damages, Caused by Air Pollution Ed. L. Kärenlampi. 1976, p. 83—92.
- Izrael Yu. A., Filippova L. M., Rovinskii F. Ya.** The program of ecological monitoring in biosphere reserves. — In: Biosphere Reserves. Transactions of the 2-nd Soviet—American Symposium. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1982, p. 128—141.
- Le Blanc F. D. N., Rao D.** A review of the literature on bryophytes with respect to air pollution. — Bull. Soc. Bot. Fr., 121, Coll. Bryol., 1975, p. 237—255.
- Leis M., Toom M.** The method of algotest in evaluating the eutrophication of water reservoirs. — In: The Problems of Modern Ecology. Ecological Aspects of the Environmental Protection in Estonia. Tartu, 1982, p. 99.
- Margot J., Romain M. T.** Metaux lourds et Cryptogames terrestres. Synthèse bibliographique. — Mem. Soc. Roy. Bot. Belgique, 7, 1976, p. 24—47.
- Martin Yu.** Lichen indication studies in the Estonian S.S.R. — In: Anthropogenous Changes in the Plant Cover of Estonia. Tartu, 1981, p. 108—125.
- Martin Yu.** Lichen indication of the environmental condition. — In: Interrelation of Forest Ecosystems and Atmospheric Pollutants, Tallinn, 1982, 1, p. 27—47.
- Martin Yu., Nazarov A. G.,** Biogeochemical aspects of lichen indication. — In: Lichen Indication of the Environmental Conditions. Tallinn, 1978, p. 19—23.
- Rao D. N., Robitaille G., Le Blanc F.** Influence of heavy metal pollution on lichens and bryophytes. — J. Hattori Bot. Lab., 1977, vol. 42, p. 213—239.
- Ryhling A., Skärby A. L.** National survey of regional heavy metal concentration in moss. — SNV PM 1191. Stockholm 1979.
- Trass H.** Composition and anthropogenous changes in the lichen flora and vegetation in Estonia. — In: Anthropogenous Changes in the Plant Cover of Estonia. Tartu, 1981, p. 135—153.
- Trass H.** Specific methods of lichen indication. — In: Biogeochemical aspects of cryptoindication. (Thesis of the Reports of the Symposium on bioindication of the All-Union Conference «Biogeochemical cycle of substances», Puschino, December 7—9, 1982). Tallinn, 1982, p. 33—34.
- Vick C., Bevan R.** Lichens and tar spot fungus (*Rhytisma acerinum*) as indicators of sulfur dioxide pollution on Merseyside. — Envir. Pollut., 1978, vol. 11, p. 203—216.
- Westhoff V., Den Held H. J.** Plantengemeenschappen in Nederland. — B.V.W. Thieme a. Cie-zutphen, 1975. — 324 p.

КРИПТОИНДИКАЦИЯ СТЕПЕНИ ЗАГРЯЗНЕННОСТИ АТМОСФЕРНОГО ВОЗДУХА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

Х. Х. Трасс

Резюме

Криптоиндикацией мы называем группу приемов и методов индикации степени загрязненности воздуха, основанной на знании реакции разнообразных видов грибов, водорослей, лишайников и мхов (которые в классической систематике растений назывались криптогамными растениями) на различные состояния атмосферной среды. Дана оценка различным криптоиндикационным методам и представлен список видов лишайников, пригодных для использования в индикационных исследованиях.

ЛИХЕНОИНДИКАЦИОННАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ ЗАГРЯЗНЕННОСТИ АТМОСФЕРНОЙ СРЕДЫ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЯ

Х. Х. Трасс, А. И. Пярн, К. Р. Цобель

1.

В 1978 г. два эколога из Тартуского госуниверситета (Х. Трасс и А. Роосма) работали в горных лесах Хамар-Дабана в окрестностях г. Байкальска, собирая лишенологический материал из различных типов леса на разных расстояниях от Байкальска. Нас интересовало, насколько г. Байкальск и Байкальский целлюлозно-бумажный комбинат (БЦБК) влияют на эпифитную флору низших растений (особенно лишайников и водорослей), которая является чувствительным индикатором степени загрязненности атмосферного воздуха. Это была предварительная и проверочная экспедиция, в результате которой следовало сравнить, как «работают» разработанные в Канаде и Эстонии специальные лишеноиндикационные индексы в условиях Сибири, конкретнее, в промышленных комплексах Прибайкалья. В Байкальске состоялась наша встреча с директором Института экологической токсикологии (ИЭТ) А. М. Беймом, которого заинтересовали наши работы. Осенью того же года А. М. Бейм участвовал в работе Всесоюзной конференции по проблемам лишеноиндикации в Таллине, где и было решено заключить договор между ИЭТ и ТГУ. В задачу последнего входило составление лишеноиндикационной карты степени загрязненности/чистоты атмосферного воздуха окрестностей г. Байкальска и горных лесов Хамар-Дабана.

В течение последующих четырех лет (1979—1982) в южном Прибайкалье работали экологи ТГУ (Х. Трасс — начальник экспедиции и научный руководитель работ, ст. н. с. А. Роосма, мл. н. с. Т. Рандлане и 8 студентов ботаников-экологов, среди них все 4 сезона К. Цобель и А. Пярн). Был собран большой фактический аналитический материал: заложено 139 площадей

описания (25×25 м каждый) в окрестностях г. Байкальска и в лесах по долинам рек Солзан, Б. Осиновка, М. Осиновка, Переемная, Осиновка, Безголовка, Выдринная, Харлахта, Бабха, Б. Мамай, Утулик, Безымянная, Ореховая, Снежная, Темный, Ушакова, Паньковка, Хара-Мурино, Лангатуй, Мишиха, а также на плато хребта Хамар-Дабана (Абедуй) и в окрестностях Слюдянки. На каждой площади сделаны описания эпипокрова на стволах деревьев (всего 1396; если учесть, что описание эпипокрова состоит в большинстве случаев из 4-х частных анализов с двух экспозиций и с двух высот на стволе, общее число заложённых площадок анализа эпипокрова превышает 4000). Составлен гербарий лишайников из 5000 экз., взяты пробы почвенных и аэрофильных водорослей (соответственно 300 и 180), взяты пробы для химического анализа лишайников, сделаны геоботанические анализы растительности и т. д. На основе имеющихся материалов составлен главный научный документ наших работ — лишеноиндикационная карта окрестностей г. Байкальска и горных лесов хребта Хамар-Дабан на территории примерно 2000 кв. км.

2.

Побережья Байкала подразделяются ботанико-географически на 7 районов: I Юго-восточный (Хамар-Дабанский), II Юго-западный (Ангарский), III Селенгинский (Дельтовый), IV Маломорский (степной Ольховский), V Восточный (Туркинский), VI Северо-западный (Котельниковский), VII Северо-восточный (Баргузинский) [Попов, 1956]. Наша территория исследования находится в первом (юго-восточном, Хамар-Дабанском) районе от р. Утулик на западе до р. Мишиха на востоке. При этом исследовались леса лишь северных склонов гор до гольцового пояса.

Для горных хребтов, окружающих оз. Байкал, составлено несколько схем **высотной поясности** растительности. Самой детальной из них является схема для Баргузинского хребта, разработанная Л. Н. Тюлиной [1976].

I Лесной пояс

1. Подпояс лиственничных лесов и редколесий с ярусом кедрового стланика («ложноподгольцовый» подпояс)
2. Подпояс смешанных темнохвойно-светлохвойных лесов (средняя оптимальная часть лесного пояса)
3. Подпояс темнохвойных лесов, в нижней части которого преобладают кедрачи, а в верхней — пихтарники

II Субальпийский пояс

1. Подпояс субальпийских пихтово-березовых «парков» в

сочетании с участками кедрового стланика, ерниками и голыми каменными россыпями

2. Подпояс каменных россыпей и скал в сочетании с участками кедрового стланика, золотистого рододендрона и высокогорными мезофитными и пустошными лугами

III Субнивальный (альпийский) пояс

Голые скалы и каменные россыпи в сочетании с нивальными луговинками и участками и золотистого рододендрона и небольшими группировками кедрового стланика.

Высотная поясность Хамар-Дабана несколько отличается от поясности Баргузинского хребта [Епова, 1957, 1960]. Здесь в лесном поясе доминирует пихта, образующая технохвойную тайгу. Она доходит до верхней границы леса (1600—1700 м в. у. м.). В субальпийском поясе образуются «парки» из пихты и кедра, высокотравные луга и пустоши. Очень много кедрового стланика, он образует громадные заросли. В альпийском поясе встречаются типичные горные тундры с богатой лишенофлорой. По сравнению с Баргузинским хребтом в прибрежной части Хамар-Дабана менее четко выражен «ложноподгольцовый» подпояс, хотя и местами кедровый стланик и золотистый рододендрон спускаются до берегов Байкала. Отсутствует здесь и смешанный темнохвойно-светлохвойный подпояс.

На территории Байкальского заповедника (который служил объектом наших исследований как фоновый участок) выделяются на северных склонах Хамар-Дабана следующие высотные пояса [Субботин, 1980]:

- I Пояс прибайкальских террас и предгорий (болота, луга, вторичные березовые леса, поля)

II Горно-таежный пояс

- I. Нижний подпояс темнохвойной тайги (на сильноувлажненных участках с преобладанием пихты, на более сухих и крутых склонах — кедра; на речных террасах — тополевики)
- II. Верхний переходный подпояс (пихтовые и кедровые парки, высокотравные субальпийские луга)

III Гольцовый пояс (альпийские формации, низкотравные луга, пустоши горно-тундровые участки зарослей кедрового стланика).

Мы работали во всех поясах Хамар-Дабана, но основная масса аналитического материала собрана в горно-таежном поясе. Из лесных пород здесь произрастают пихта (*Abies sibirica*), ель (*Picea obovata*), лиственница (*Larix sibirica*), сосна (*Pinus silvestris*, редко), кедр (*Pinus sibirica*, обычен), осина (*Populus tremula*, *P. suaveolens*), береза (*Betula polyphylla* и др.). Основ-

ными типами лесов Хамар-Дабана являются темнохвойные и горные пихтарники и кедровники. Темнохвойные пихтарники встречаются главным образом в среднем высотном поясе (480—800 м. н. у. м.). Настоящие горные леса встречаются на высотах 800—1500 м н. у. м. Доминируют пихта и кедр, травянистый и кустарничковый ярусы в горных лесах по сравнению с темнохвойными средневысотными лесами более густые и высокие. На высоте 1500—1600 м н. у. м. начинаются красочные парковые леса с отдельно стоящими старыми кедрами, пихтами и высоким разнообразным травянистым покровом. Благодаря быстро сменяющимся экотопическим условиям, растительные сообщества Хамар-Дабана весьма мозаичные, имеют различные взаимные переходы и образуют сложный высотный континуум.

3.

С тех пор как в середине 60-х гг. был пущен в ход БЦБК, многие ученые, представители разных научных отраслей, учреждений и ведомств работали на Байкале с целью выяснить, как этот индустриальный гигант, снабженный сложнейшей системой очистных сооружений, влияет на биоту озера. При этом же сложилось некое одностороннее отношение к проблеме — весьма интенсивно и комплексно изучалось озеро и гораздо меньше внимания обращалось на наземные экосистемы, в том числе на горные леса, окружающие озеро. Это в какой-то мере парадоксально — озеро, которое получает очищенные сточные воды, изучалось многосторонне, однако окружающие озеро леса, на которые выпадают почти неочищенные аэровыбросы, изучались слабо и непоследовательно. Конечно, кое-какие исследования (геоботаническое картирование, ландшафтная съемка, лесотипологическое обследование, териологические наблюдения и пр.) велись, но на вопрос, как промышленность влияет на наземную биоту, они ответа не дали. В то же время комплексный ТЭЦ г. Байкальска и сам БЦБК ежедневно выбрасывают в атмосферу сотни тонн SO_2 , CO и пр. токсических газов. Пыль и сажа, выбрасываемые вместе с дымовыми газами из труб цехов, содержат активную CaO , Mg , SiO_2 , $\text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$, NaO и пр. Лишь небольшая часть из этих веществ удаляется при помощи фильтров. Другие (более низкие) трубы выбрасывают в атмосферу сероводород, серный и сернистый ангидриды, окислы азота, хлор, окись углерода и четыреххлористый углерод, метилмеркаптан, диметилдисульфиды, гидрокарбонат натрия и пр. По данным Иркутской гидрометеорологической станции осадки, выпадающие в окрестностях Байкальска, содержат обильно фенольные соединения и H_2SO_3 , являющийся для растений весьма токсическим соединением. «Факел» дыма то ползет над озером

на северо-восток, то по различным речным долинам вверх, к гольцовому поясу. Он виден (и чувствуется) на десятки километров от Байкальска (иногда и на территории Байкальского госзаповедника).

Основной задачей наших работ было установить, насколько загрязнители, выбрасываемые БЦБК, влияют на эпипокров лишайников и водорослей в непосредственных окрестностях г. Байкальска и горных лесах Хамар-Дабана, найти самые далекие границы влияния очага загрязнения и составить на основе собранных данных хотя бы первоначальную биоиндикационную карту с показом изотоксических зон.

4.

Лихеноиндикационный способ показа изотоксических зон (или участков) загрязненности атмосферного воздуха получил начало с работ шведского ботаника Р. Сернандера [Sernander, 1926], который в Стокгольме описал три лишеноиндикационной зоны — лишайниковую «пустыню» (без лишайников), зону борьбы и нормальную зону. До конца 60-х гг. лишеноиндикационные изотоксические зоны выделялись на основе распространения отдельных, в отношении городской среды чувствительных, средневыносливых и выносливых видов. В конце 60-х гг. в Канаде [DeSloover, LeBlanc, 1968; LeBlanc, DeSloover, 1970] и в Эстонской ССР [Trass, 1968, 1973; Трасс, 1968, 1971] были разработаны лишеноиндикационные индексы — соответственно «индекс чистоты атмосферы» И. А. Ч. (I. A. P.) и «индекс полеотолерантности» И. П. (I. P.), отражающие изменения во всем составе эпипокрова, т. е. в основу вычисления индексов положены полные лишеноценологические описания.

И. А. Ч. вычисляется по следующей формуле:

$$I.A.P. = \sum_{i=1}^n \frac{Q_i \cdot f_i}{10},$$

где Q_i — экологический индекс определенного вида (или индекс токсифобности, т. е. количество видов, сопутствующих данному виду на всех площадках описания в гомогенном по степени загрязненности местообитании; если, например, на 100 площадках вместе с видом А растет 10—20 видов, а в среднем 13,5, то Q этого вида и есть 13,5). Применяемый комбинированный показатель покрытия — встречаемости f 5-балльный: 1 — вид встречается очень редко и с очень низким покрытием, 2 — редко или с низким покрытием, 3 — редко и со средним покрытием на некоторых стволах, 4 — часто или с высоким покрытием на некоторых стволах, 5 — очень часто и с очень высоким покрытием на большинстве стволов. Показатели И. А. Ч. могут

колебаться от десятых долей единицы до 60—70 (даже 100). Чем больше показатель Q, тем полеофобнее данный вид, чем выше показатель И. А. Ч., тем чище воздух местообитания. Например, канадские исследователи [LeBlanc, Rao, Comeau, 1972] приводят следующие данные (табл. 1).

Таблица 1

И. А. Ч. и содержание в воздухе двуокиси серы в Седбури (Канада)

И. А. Ч.	Концентрация SO ₂ (ppm)
0—9	>0,03
10—24	0,02—0,03
25—39	0,01—0,02
40—54	0,005—0,01
>55	<0,005

И. П. вычисляется по формуле:

$$\text{И.П.} = \sum_{i=1}^n \frac{a_i \cdot c_i}{c_{in}},$$

где n — количество видов на площадке описания, a_i — класс (степень) полеотолерантности вида, c_i — покрытие вида, c_{in} — суммарное покрытие видов.

Для того чтобы дать каждому виду оценку его полеотолерантности, необходимо знать его экологию, его «ответ», реакцию на измененные человеком условия аэросреды. Это можно сделать там, где экология лишайников более или менее изучена (так, например, в Эстонии установлены классы полеотолерантности почти для 200 видов). В Прибайкалье лишенофлора очень слабо изучена (экологических исследований совсем нет), перенос же данных об a_i из других регионов не допустим — показатели a_i видов географически варьируются. Поэтому мы в основном работали с И. А. Ч. и лишь в некоторых случаях использовали И. П. Для вычисления последнего группе наиболее распространенных видов были даны предварительные оценки полеотолерантности (по 10-балльной шкале: 1 — очень чувствительные виды, 10 — очень выносливые виды) (табл. 2).

Покрытие видов давалось по 10-балльной шкале: 1 — вид покрывает площадку описания (40×60 см²) на 1 — 3%, 2 — 3—5%, 3 — 5—10%, 4 — 10—20%, 5 — 20—30%, 6 — 30—40%, 7 — 40—50%, 8 — 50—70%, 9 — 70—90%, 10 — 90—100%.

Из применяемых показателей при вычислении индексов больше всего на И. П. влияют классы полеотолерантности видов, на

Классы полеотолерантности некоторых видов в Прибайкалье

Виды	аі в Прибайкалье	аі в Эстонии
1	2	3
<i>Bryoria nadvornikiana</i>	1	—
<i>Buellia erubescens</i>	1	—
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	1	4
<i>Usnea caucasica</i>	1	—
<i>U. longissima</i>	1	1
<i>Bacidia rubella</i>	2	—
<i>Bryoria capillaris</i>	2	—
<i>B. lanestris</i>	2	—
<i>Cetrelia cetrarioides</i>	2	—
<i>Hypogymnia bitteriana</i>	2	2
<i>Lecanora chloropodia</i>	2	—
<i>Nephroma bellum</i>	2	—
<i>Opegrapha lichenoides</i>	2	—
<i>Pertusaria pertusa</i>	2	3
<i>Ramalina thrausta</i>	2	1
<i>Usnea filipendula</i>	2	4
<i>Arthonia radiata</i>	3	6
<i>Bryoria furcellata</i>	3	—
<i>B. fuscescens</i>	3	3
<i>Buellia griseovirens</i>	3	—
<i>Hypogymnia vittata</i>	3	—
<i>Mycoblastus sanguinarius</i>	fert. 3 ster. 6	1
<i>Parmaliopsis hyperopta</i>	3	2
<i>Bryoria chalybeiformis</i>	4	2
<i>Bryoria implexa</i>	4	4
<i>Cetraria chlorophylla</i>	4	3
<i>Evernia prunastri</i>	4	6
<i>Graphis scripta</i>	4	4
<i>Hypogymnia tubulosa</i>	4	3
<i>Lecanora subfuscata</i>	4	5
<i>Parmeliopsis aleurites</i>	4	2
<i>Physcia aipolia</i>	4	5
<i>Usnea subfloridana</i>	4	3
<i>Anaptychia ciliaris</i>	5	6
<i>Cetraria ciliaris</i>	5	—
<i>C. sepincola</i>	5	4
<i>Heterodermia speciosa</i>	5	—
<i>Lecanora coilocarpa</i>	5	2
<i>L. symmicta</i>	5	5
<i>Leptogium saturninum</i>	5	4
<i>Parmelia olivacea</i>	5	5
<i>P. saxatilis</i>	5	5
<i>P. sulcata</i>	5	7
<i>Usnea hirta</i>	5	6
<i>Collema nigrescens</i>	6	4

1	2	3
<i>Hypogymnia physodes</i>	6	6
<i>Lecanora carpinea</i>	6	6
<i>L. varia</i>	6	7
<i>Parmelia caperata</i>	6	4
<i>Phaeophyscia ciliata</i>	6	6
<i>Physcia stellaris</i>	6	7
<i>Ph. tenella</i>	6	7
<i>Ph. pulverulacea</i>	6	7
<i>Cetraria pinastri</i>	7	4
<i>Lecanora allophana</i>	7	6
<i>Lecidella euphorea</i>	7	5
<i>Physcia ascendens</i>	7	7
<i>Physconia grisea</i>	7	7
<i>Xanthoria candelaria</i>	7	8
<i>Parmelia exasperatula</i>	8	7
<i>Xanthoria parietina</i>	9	9
<i>Lepraria incana</i>	10	10
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	10	9

И. А. Ч. — количество видов. Так как количество видов зависит не только от степени загрязненности атмосферного воздуха, но и от других факторов (субстрат, влажность и пр.; в начальных стадиях загрязнения некоторые поллютанты вызывают эвтрофикацию среды и тем самым некоторое обогащение видового состава эпипокрова), то И. А. Ч. не всегда точно индицирует степень загрязненности воздуха. Слабым местом И. П. является некоторая субъективность определения класса полеотолерантности видов.

5.

Из 5000 гербарных экземпляров, собранных в окрестностях г. Байкальска и в горах Хамар-Дабана, 3000 принадлежат к эпифитным видам. Среди этого материала до настоящего времени определено 157 видов, часть критических, очевидно, новых или недостаточно представленных видов остается неопределенной, так что вся эпифитная лишенофлора Хамар-Дабана состоит примерно из 200 видов, а вся лишенофлора — из 400—500 видов.

Из 157 видов 54 принадлежат накипному (корковому), 71 — листоватому, 15 — бородавчатому, 11 — кустистому и 6 — лепрозному (порошковидному) основным формам роста.

Наиболее обычными видами в эпифитной лишенофлоре Хамар-Дабана являются *Bryoria furcellata*, *B. nadvornikiana*, *B. trichodes*, *Buellia punctata*, *Calicium viride*, *Cetraria laureri*, *C. pinastri*, *Cetrelia cetrarioides*, *Chaenotheca chrysocephala*,

Evernia mesomorpha, *Graphis scripta*, *Heterodermia speciosa*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Lecanora subfuscata*, *L. varia*, *Lepraria incana*, *Leptogium saturninum*, *Mycoblastus sanguinari*, *Parmelia caperata*, *P. saxatilis*, *P. sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Pertusaria amara*, *Usnea longissima*, *U. subfloridana*.

6.

Среди лишайников имеется целый экологический ряд видов, имеющих различную чувствительность к загрязненности атмосферного воздуха. Поэтому возможна индикация условий среды на основе отдельно взятых видов, их различных признаков (присутствие — отсутствие, покрытие, размеры слоевища, витальность, плодоношение, соредиальность и пр.). Из видовых индикаторов нами был использован микобластус кровавый (*Mycoblastus sanguinarius*), широко распространенный на коре хвойных и лиственных пород [Пярн, 1982, Пярн, Трасс, Цобель, 1982]. Обычно на слоевище этого лишайника образуются апотеции, но в загрязненных условиях у него возникают сорали. В нашем распоряжении были материалы этого вида с 271 площадки со всех долин от подножья гор до верхней лесной границы. На основе изучения соотношения соредиальных и апотециальных экземпляров этого вида мы получили следующие данные (табл. 3), скоррелированные с зонами загрязненности/чистоты, выделенными на основе И. А. Ч. (см. 8-й раздел статьи). Из этих данных можно сделать вывод, что микобластус действительно может быть использован в качестве индикатора загрязненности атмосферного воздуха окрестностей г. Байкальска.

Таблица 3

Апотециальные и соредиальные экземпляры микобластуса в различных зонах загрязненности

Зоны	Только соредиальные экз. (%)	Как соредиальные, так и апотециальные экз. (%)	Только апотециальные экз. (%)
I Сильнозагрязненная	—	—	—
II Среднезагрязненная	5,8	8,4	—
III Слабозагрязненная	11,4	13,7	11,9
IV Незагрязненная	—	17,0	20,5

7.

Самыми чувствительными лишайниками в отношении загрязненности воздуха (особенно SO₂) являются бородавчатые виды

родов *Usnea* и *Bryoria*. На основе распространения, обилия и витальности (размеров) видов усней и бриорий в окрестностях г. Байкальска были выделены следующие изотоксические зоны

I Сильнозагрязненная зона (протяженность от г. Байкальска Ю—С 4 км, В—З от 3 до 15 км). Виды бриорий и усней отсутствуют.

II Среднезагрязненная зона. Зона распространяется от г. Байкальска по р. Б. Осиновка до 7 км, по р. Солзан до 6 км на юг, вновь встречается на высотах 1200—1400 м в. у. м. Зона характеризуется присутствием некоторых видов усней и бриорий (*Usnea subfloridana*, *U. longissima*, *Bryoria furcellata* *B. nadvornikiana*), всегда подавленных в жизненности, со следами повреждений на слоевищах и меньшими размерами по сравнению с видами в «чистых» условиях.

III Слабозагрязненная зона. Встречаются все основные (более распространенные) виды, заметных повреждений нет, но слоевища заметно короче (на 50—70%) по сравнению с видами в «чистых» условиях.

В незагрязненной зоне все виды бриорий (10) и усней (6) представлены нормально без повреждений и изменений в размерах (самая длинная усnea со слоевищем достигает 2 м).

8.

Нашей основной задачей было составление лихеноиндикационной карты на основе изучения всего эпипокрова лишайников, их синузий.* На основе изучения эпипокрова почти 1400 стволов деревьев вычислено два индекса — И. П. и И. А. Ч. Работая вначале с обоими индексами, мы позднее остановились в основном на втором, убедившись, что для применения первого индекса лихенофлора Прибайкалья слишком слабо изучена аутоэкологически, очень трудно дать оценку полеотолерантности всем видам, необходимую для вычисления И. П. Вычислив показатели И. А. Ч. для каждой площадки анализа (ствола) и их арифметическую среднюю для каждой площади описания, площади с близкими показателями И. А. Ч. были соединены в изотоксические зоны и отражены на обобщающей карте. На карте (охватывающей лишь часть исследованной нами территории — 720 кв. км. от р. Утулик до р. Паньковка) выделены следующие зоны:

I Сильнозагрязненная — И. А. Ч. 0—4. Площадь зоны 15 кв. км.** В зоне встречаются *Lepraria incana*, *Phaeophyscia*

* Карта находится в Институте экологической токсикологии (г. Байкальск).

** Площади учитывались в одной плоскости, т. е. не учитывая высотных геодезических разностей.

orbicularis, *Buellia punctata*, *Physcia ascendens*, *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, сильно поврежденные единичные экземпляры *Parmelia caperata*, *P. olivacea*, *Cetraria pinastri*, *Evernia mesomorpha* и др. Лихенофлора и эпипокров этой зоны сильно деградированы как в видовом составе, так и в количественных показателях видов и в их жизненности.

II Среднезагрязненная — И. А. Ч. — 4—9. Площадь зоны 140 кв. км. Видовой состав этой зоны богаче по сравнению с I-ой, но отсутствуют самые чувствительные виды или они встречаются единичными экземплярами (*Cetraria cetrarioides*, *Pertusaria pertusa*, *Bryoria chalybeiformis*, *Usnea subfloridana*).

III Слабозагрязненная — И. А. Ч. 9—16. Площадь зоны 226 кв. км. В пределах зоны встречаются небольшие участки с более низкими показателями И. А. Ч. (в долине р. Хара-Мурино — 2,7, 6,7, 3,2). Первая слабозагрязненная зона находится на высоте 700—800 м (местами до 900 м), вторая — на высоте 1200—1400 м в. у. м. В зоне встречаются почти все обычные виды естественной эпифитной лихенофлоры Хамар-Дабана, но их общее покрытие ниже, чем в незагрязненной зоне, жизненность видов ниже (слоевища висячих бородавчатых видов усней, бриории и др. на 50—70% короче), чем в незагрязненной зоне.

IV Незагрязненная зона — И. А. Ч. выше 16. На карте незагрязненная зона показана лишь на территории, которая была доступна нашим исследованиям (52 кв. км.). В действительности площадь незагрязненной зоны на территории от р. Утулик до р. Паньковка и вглубь в горы на 20 км (средняя дистанция наших маршрутов по долинам) больше, не менее 339 кв. км. (территории, на которых мы не смогли заложить площади описания, или где не было леса, остались на карте незаштрихованными, но, очевидно, они в большинстве относятся к незагрязненной зоне). Таким образом, площади зон на территории между долинами рек Утулик и Паньковка и вглубь в горы на 20 км, т. е. на общей площади 720 кв. км. следующие:

- I Сильнозагрязненная зона — 15 кв. км. (2,1%)
- II Среднезагрязненная зона — 140 кв. км. (19,4%)
- III Слабозагрязненная зона — 226 кв. км. (31,4%)
- IV Незагрязненная зона — 339 кв. км. (47,1%)

Исследованные долины рек, леса по их склонам отличаются по показателям И. А. Ч., поэтому мы в нижеследующем дадим их краткую характеристику на основе вычисленных индексов.

р. Утулик. Леса по долине этой реки сильнозагрязненные, показатели И. А. Ч. колеблются между 0 и 9,9, т. е. долина относится к сильно- и среднезагрязненным зонам, лишь в верховьях реки (20 км от устья) начинается слабозагрязненная зона (И. А. Ч. 9). Из 9 площадей описания у 6 И. А. Ч. ниже

4, т. е. показывают сильное загрязнение, при этом у устья реки И. А. Ч. = 0, т. е. встречается «лишайниковая пустыня».

р. Бабха. Леса по долине до поворота этой реки на запад являются среднезагрязненными, затем (на высоте 900—1100 м н. у. м.) следует чистая зона, а на высоте 1100—1300 м — узкая средне- и сильнозагрязненная зона.

р. Харлахта. В основном леса по этой долине относятся к среднезагрязненным (с одним высоким показателем — 25,4 И. А. Ч.).

р. Солзан. Леса по нижнему течению сильнозагрязненные (И. А. Ч. 0,2—1,7, одна площадь 9,2), в среднем течении — среднезагрязненные (И. А. Ч. 6,3—8,7), в верховьях (начиная с 15 км, на высоте 800—900 м) — незагрязненные (И. А. Ч. 16).

р. Б. Осиновка. Леса у устья реки сильнозагрязненные, с точки крутого подъема (4 км) начинается среднее загрязнение (И. А. Ч. 8,3; 8,9), в верховьях (с места соединения правого и левого притока, 9 км) начинается чистая зона, на высотах 1200—1300 м встречаются небольшие слабозагрязненные участки.

р. Хара-Мурино и Лангатуй. Леса по склонам р. Хара-Мурино находятся под более сильным влиянием атмосферного загрязнения, чем леса по долине р. Лангатуй. Показатели И. А. Ч. по р. Хара-Мурино указывают на сильное (И. А. Ч. 2,7—3,2) или среднее загрязнение (И. А. Ч. 10,2—14,3), лишь в верховьях появляются незагрязненные участки (И. А. Ч. 16,5—18,5). В лесах по долине р. Лангатуй показатели И. А. Ч. указывают на незагрязненность атмосферного воздуха (И. А. Ч. 22,3—22,5).

р. Переёмная. В верховьях (28 км от устья, 1100—1300 м в. у. м.) встречаются слабозагрязненные участки, затем, снижаясь, появляется широкая незагрязненная зона с И. А. Ч. 16,6—19,2 (8—26 км), ближе к устью встречаются слабозагрязненные участки, но в то же время рядом с ними находятся незагрязненные участки (И. А. Ч. 20,9).

р. Мишиха. По долине было взято 14 площадей с 136 площадками. Первоначальное предположение, что леса по долине р. Мишиха могут быть учтены как фоновые чистой среды, не подтвердилось. Двигаясь с плато вниз на высоте 1050—950 м, мы встретили поврежденную площадь — виды бриорий и усней были угнетены, среднее покрытие эпипокрова снизилось, количество видов уменьшилось, И. А. Ч. колебался между 9—13 (т. е. эта площадь относилась к слабозагрязненной зоне). На высоте 900—600 м показатели И. А. Ч. соответствовали 13—16, 600—500 м (т. е. 1—4 км от берега озера) 9—11. Слабую загрязненность некоторых частей лесов по долине р. Мишиха

трудно объяснить. Очевидно, «виновным» здесь является не БЦБК, т. к. находящаяся более западнее (ближе к Байкальску) долина р. Переёмной чище Мишихи. На леса долины р. Мишихи, по всей вероятности, влияют очаги загрязнения, находящиеся восточнее Мишихи; может быть и пос. Гусиннозёрск, 50 км, Новоселенгинск, 60 км, Селендума, 50 км (из всех этих точек свободный доступ атмосферных выбросов по долинам р. Селенга и Темник).

Описания площадей по долинам рек горного хребта Хамар-Дабан и лишеноиндикационная карта указывают на новую, не отмеченную до сего времени в биоиндикационной литературе закономерность распространения изотоксических зон в высокогорных условиях, которую мы называем очаговой загрязненностью. Эта закономерность обнаруживается в появлении на высотах свыше 1000 м в. у. м. участков более загрязненной зоны в связи с концентрацией в этой высотной полосе водяных паров с токсическими веществами, образованием туманов и осажде-нием на растительность токсикантов.

Учитывая кратковременность действия основного очага загрязнения (БЦБК) и предполагая, что до ввода в действие комбината ближайшие окрестности нынешнего г. Байкальска не были загрязнены, необходимо прийти к заключению, что загрязненные площади в г. Байкальске, в его окрестностях и в горных лесах Хамар-Дабана увеличивались в среднем со скоростью 20—25 кв. км в год. Самыми быстрыми темпами идет рост площади слабозагрязненной зоны, медленнее — сильнозагрязненной. Среднезагрязненная зона медленно переходит в сильнозагрязненную (со стороны очага загрязнения), слабозагрязненная — быстрее в среднезагрязненную. К 2000-му году все леса в окрестностях г. Байкальска в радиусе 50—60 км будут в той или иной степени загрязнены и повреждены, если не улучшится система очищения аэровыбросов очага загрязнения.

Учитывая хозяйственную ценность местных лесов (по официальным нормам средняя стоимость выращивания лесных культур составляет 108 руб. 84 коп. за 1 га), можно сделать вывод, что уже к настоящему времени повреждением лесов на сотнях квадратных километров народному хозяйству нанесен ощутимый ущерб. При этом следует учитывать и огромное рекреационное значение Хамар-Дабанских лесов, а также их значение для развития туризма.

Для улучшения средоохранной ситуации на территории, подлежащей влиянию БЦБК, следует существенно модернизировать и повысить эффективность всех очистных сооружений аэровыбросов. На различных расстояниях от БЦБК следует организовать комплексные мониторинг-станции для слежения за динамикой всей биоты (особенно ее индикационно чувствительной).

ЛИТЕРАТУРА

- Епова Н. А.** Реликты широколиственных лесов во флоре Хамар-Дабана. — Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутском университете, 1957, т. 16, вып. 1—4, с. 25—61.
- Епова Н. А.** Опыт дробного геоботанического районирования Хамар-Дабана. — Пробл. бот., 1960, т. 5, М.—Л.
- Попов М. Г.** Эндемизм во флоре северо-восточного побережья Байкала. — В кн.: Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР. Улан-Уде, 1956, т. 2.
- Пярн А. И.** Индикационная способность лишайника *Mycoblastus sanguinarius*. — В кн.: Экология и биология низших растений. Минск, 1982, с. 243—244.
- Пярн А. И., Трасс Х. Х., Цобель К. Р.** Лихеноиндикация степени загрязненности атмосферного воздуха в Прибайкалье. — В кн.: Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982, с. 37—39.
- Субботин А. М.** (ред.) Заповедник в горах Хамар-Дабана. Байкальский государственный заповедник. Улан-Уде, 1980. — 80 с.
- Трасс Х. Х.** Полеотолерантность лишайников. — В кн.: Мат. V симп. микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Рига, 1971, с. 66—70.
- Трасс Х. Х.** Анализ лихенофлоры Эстонии: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Тарту, 1968. — 80 с.
- Тюлина Л. Н.** Влажный Прибайкальский тип поясности растительности. — Новосибирск, Наука, 1976. — 320 с.
- DeSloover J., LeBlanc F.** Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity. — In: Proceedings of the Symposium on Recent Advances in Tropical Ecology. Ed. R. Misra, Varakasi, 1968, p. 42—56.
- LeBlanc F., DeSloover J.** Relation between industrialisation and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. — *Can. J. Bot.*, 1970, vol. 48, N 7, p. 1485—1486.
- LeBlanc F., Rao D. N., Comeau J.** Indices of atmospheric purity and fluoride pollution pattern in Arvida, Quebec. — *Can. J. Bot.*, 1972, vol. 50, p. 991—998.
- Sernader R.** Stockholms natur. — Uppsala: Almqvist & Wiksells, 1926.
- Trass H.** Indeks samblikurühmituste kasutamiseks õhu saastatuse määramisel. — *Eesti Loodus*, 1968, nr. 10, lk. 628.
- Trass H.** Lichen sensitivity to the air pollution and index of poleotolerance (I.P.). — *Folia Cryptog. Eston.*, 1973, N 3, p. 19—22.

LICHEN INDICATIONAL EVALUATION OF THE AIR POLLUTION LEVEL IN THE SOUTHERN LAKE BAIKAL REGION

H. Trass, A. Pärn, K. Zobel

Summary

In the forests in Khamar-Daban mountains near Baikal on the 720 sq. km. area on the basis of the index of atmospheric purity (I.A.P.) using epiphytic lichens as indicator species 4 zones were differentiated:

- 1) the heavily polluted zone (15% of the indicationally mapped area in the direct vicinity of the pollution source),
- 2) the zone of intermediate pollution (19,4%),
- 3) the lightly polluted zone (31,4%),
- 4) the pure (unpolluted) zone (41,7%).

An interesting phenomenon discovered on the height of 1200—1400 m was the existence of an isolated polluted zone in the mountainous forest.

USE OF EPIPHYTIC LICHENS AS BIOINDICATORS OF ATMOSPHERIC POLLUTION IN THE KHAMAR-DABAN MOUNTAINS (LAKE BAIKAL REGION)

K. Zobel

1. INTRODUCTION

The fact that the vitality and abundance of certain lichen species in epiphytic lichen communities is reduced under air pollution stress, was first noticed in great cities, also the main theoretical conceptions on this subject are formed on the ground of studies that have been conducted in urban regions. There are two reasons why the method of lichen indication suits well for use in cities:

a) the main air pollution compounds as well as their relative amounts are usually the same or similar in different urban regions;

b) numerous free-standing trees in similar habitats can be found for studying epiphytic lichens.

Neither of these «requirements» are (in most cases) to be fulfilled when the method is applied in a region where antropogenous stress is limited to air pollution only; for example when studying a forest area around a point pollution source. The study area may then be ecologically quite heterogeneous, the qualitative composition of immissions may vary to a great extent.

In such case positive indicational results are likely to be attained only when the influence of ecological factors other than air pollution can be considered and eliminated from the data.

In the present study we shall analyse indicational data collected from a high mountainous area in the Lake Baikal Region (Khamar-Daban mountains) where altitudinal changes in epiphytic lichen cover are combined with those caused by air pollution.

2. THE STUDY AREA

The investigations for this study were conducted in the Irkutsk Region and in the Buryatian ASSR, in the Khamar-Daban mountain range.

The mountain range of Khamar-Daban edges the east and the south-east coasts of Lake Baikal, being about 250 km long. The region under study is bordered by the Mishikha River in the north-east and by the Utulik River in the south-west.

The Khamar-Daban mountain range has steep slopes and peaks that rise up to 2300 m above the sea level. The slopes are covered with boreal coniferous forests, the timberline lies at about 1500—1800 m above the sea level.

The rivers that rise in the mountains and descend to Lake Baikal are in most cases short (20—30 km).

As the northern part of Lake Baikal is surrounded by high mountain ranges that protect the region from cold Arctic air and the amount of water in the lake is great (23 600 km³), the mountainous regions (including Khamar-Daban) close to the lake are in climatic conditions which resemble maritime climate.

3. MATERIAL AND METHODS

The material for this study has been collected during the expeditions of the Department of Plant Taxonomy and Ecology of the Tartu State University. The expeditions took place in the summers of 1979—1982 when indicational work was done in the neighbourhood of the Pulp and Paper Factory of Baikalsk.

In the 17 river valleys of Khamar-Daban 111 analyze sites were established (in this paper the data of 81 sites is being used). At each site 10 trees with diameter of 20 cm or more at a height of 1,5 m were studied. The epiphytic lichens of *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* and *Picea obovata* were studied.

A quadrat of 20×60 cm (the centre of the quadrat at a height of 1,5 m) was laid on the trunk of each tree. The side of the trunk that had the richest epiphytic cover was chosen for the quadrat. In the quadrats % coverage, abundance (according to the Braun-Blanquet scale) and vitality of all lichen species was estimated visually. Lichen species that could not be recognized in the field were collected and identified later.

4. THE CHOICE OF A SUITABLE INDICATION METHOD FOR A MOUNTAINOUS REGION

When the lichen indication method is used in mountainous region it should be assumed that elevation is an important factor

to be considered before conclusions are made. Evident changes in lichen cover with elevation can be seen even in high Arctic [Beschel, 1963]. In the temperate zone changes along the altitudinal gradient are usually distinct. In polluted areas the situation becomes even more complex considering that then the effect of elevation on lichen distribution is not only related to local topography and local meteorology, but also to the height at which the emissions are released [Showman, 1975].

As pollution sources in mountainous areas are usually situated at the foot or in a valley, it may happen that the gradients of elevation and pollution reveal collinearity. According to the peculiarities of the local lichen flora, and to the distribution of lichen species of different pollution tolerance, the effect of both factors may then be either amplified or levelled. For example, if the greatest number of sensitive lichen species in unchanged conditions occur at higher elevations, and lower regions (closest to the pollution source) are inhabited by lichen communities that mainly consist of tolerant species [see Nash, 1974], it is possible that the whole area may remain unaffected when pollution is started. Besides altitudinal influence there are always other ecological factors that are disturbing from the indicational point of view. When these factors begin to dominate over the pollution factor, indication may turn out to be a very complicated task. To avoid failures in lichen indication in ecologically variable regions it is good to bear in mind that lichens cannot be used indiscriminately as pollution indicators. The composition of local communities, the susceptibility of lichens, found in these communities, the environmental characteristics of the region should always be considered [Marsh & Nash, 1979].

We must agree with Case [1980] who says that for boreal forest regions no special lichen indication methodology can be found in literature. Also, no instructions have been given how the effect of elevation should be taken into account in indicational studies. Therefore, one must first choose such lichen community characteristics (out of the variety of those, used by different investigators), that would as little as possible be affected by ecological heterogeneity.

It is evident that characteristics of purely quantitative nature (number of lichen species, total coverage of epiphytic lichens, etc.) are quite unsuitable for use in areas of great ecological variability. Their values usually change considerably through different altitudinal zones in native conditions. The same must be said considering various diversity indices. Though the hypothesis of simplification of lichen communities as a result of air pollution has been repeatedly and successfully used [Nash, 1972; Seaward, 1976; Martin, 1981, etc.] it should not be made

use of when a number of different lichen synusiae with different species composition and different complexity are under study. Moreover, there always exists a possibility that pollution is followed by increased diversity in some lichen synusiae [Lawrey, 1981; Case, 1980].

On the other hand we must not accept the use of purely qualitative characteristics (for example the presence or absence of some indicator species) in ecologically heterogeneous environments. Investigations of this type have given good results in cities, urban industrial areas and intensely cultivated agricultural regions [see Fenton, 1964; Hawksworth & Rose, 1970; Johnsen & Søchting 1976; 1974; Skye, 1968, etc.]. If the region under study is covered by homogeneous natural vegetation, and there can be found dominant lichen species that have wide distribution (and can be used as indicators), positive results can still be achieved [see Kauppi & Mikkonen, 1980]. We evidently cannot find similar conditions in mountainous regions.

It may be concluded that in heterogeneous habitat conditions the most appropriate indicational characteristics are those, which classify lichen species according to their pollution tolerance and autecological requirements, but also take into account quantitative information about their abundance or coverage. In other words, indication should not be carried out on the level of quantitative community characteristics, nor on the level of single indicator species, but on the level of ecological groups [Zonneveld, 1982].

There is a methodology in lichen indication which has made effective use of the above mentioned principles for a long period already — i.e. lichen species are grouped (or ordinated) according to their sensitivity, the number of groups are used afterwards as weighing coefficients for species while evaluating indicational indices.

There are two methods most frequently used for arranging lichen species according to their sensitivity. In case of the IP method, invented by H. Trass [1968], species are weighed on the base of long term observations on their distribution and autecology (we have to mention here that the amount of data concerning the lichen flora of Khamar-Daban is not sufficient for using this method). In case of the IAP method, originated by J. DeSloover and F. LeBlanc [DeSloover & LeBlanc, 1968; LeBlanc & DeSloover, 1970], a coefficient, called «ecological index» (offered by DeSloover in 1967), is used for weighing lichen species. The ecological index is based on the assumption that the greater is the average number of companions of the species studied, the more sensitive to air pollution it should be.

Both methods have been repeatedly practised [see for example

LeBlanc et al., 1972; LeBlanc et al., 1974; LeBlanc & Rao, 1975; Trass, 1973; Case, 1980; Johnson, 1979; Deruelle, 1978; etc.].

Neither of the indices is directly sensitive to changes in the number of species in a community. The values of the IAP are indirectly affected by the number of species (through the ecological index). Several investigators have found however that no good correlation exists between the IAP values and the number of lichen species [LeBlanc et al., 1972; LeBlanc, et al., 1974; Johnsen, 1979; Case, 1980; etc.]. Such a quality of the IAP method encourages us to use it in our study. Considering results of LeBlanc [1971] and Case [1980]; showing that the loss of information is not significant if a smaller group of species is used instead of all species; we decided to use only the species which could easily be distinguished in the field and have wide distribution. 17 species were chosen for IAP. (as the species of *Bryoria* and *Usnea* are quite important in indication but can not easily be distinguished in the field, we decided to observe these species on the level of genera here. *Bryoria* sp. and *Usnea* sp. will conventionally be called «species» in the following text.) These 17 species are: *Bryoria* sp., *Cetraria laureri*, *C. pinastri*, *Cetrelia cetrarioides*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. vittata*, *Mycoblastus sanguinari*, *Parmelia olivaceae*, *P. saxatilis*, *P. sulcata*, *Parmeliopsis aleurites*, *P. ambigua*, *P. hyperopta*, *Platismatia glauca*, *Usnea* sp.

The ecological indices of these species were determined using the number of all lichen species (identified or unidentified) in a quadrat.

Using IAP in mountainous regions one should bear in mind that if the pollution gradient and the altitudinal gradient tend to exhibit collinearity, a situation is possible where greater part of the variation in the values of ecological indices and partly of the IAP values is attributable to absolute height. So it is important to observe the altitudinal distribution of lichen species used in evaluation of the IAP values, in order to estimate their real indicational values in mountainous conditions.

In the following chapters we sought to answer 4 questions:

1) Are the values of IAP influenced significantly by the altitudinal and the pollution factor?

2) If the influence of altitude is significant, then which of the 17 lichen species, used in evaluation of the IAP, are sensitive to altitudinal changes (elevation-sensitive)?

3) What differences can be found between the behaviour of elevation-sensitive species in polluted and unpolluted environment?

4) How should the dynamics of elevation-sensitive species be considered in indicational work?

5. THE INFLUENCE OF POLLUTION AND ALTITUDE TO THE VALUES OF IAP

The answer to the first question was found with the help of the analysis of variance. The analysis of variance was used because of the need to treat the pollution factor as having 3 fixed levels. The need arose due to the complex meteorological conditions in Khamar-Daban. There the distribution of pollutants is greatly affected by the presence and direction of mountain valleys and mountain crests. For example, the degree of air pollution at two sites on either sides of a mountain crest may differ sharply and the sites cannot be observed as lying on a smooth pollution gradient, but as corresponding to different (fixed) levels of the pollution factor. The levels of the factor were:

a) pollution P_i

P_1 — presumably unpolluted — the site lies more than 50 km from the pollution source;

P_2 — presumably lightly polluted — the site lies between 10—20 km from the pollution source;

P_3 — presumably heavily polluted — the site lies less than 10 km from the pollution source;

b) absolute height H_j

H_1 — the site lies under 700 m above the sea level;

H_2 — the site lies between 700—1000 m above the sea level;

H_3 — the site lies over 1000 m above the sea level.

Table 1.

The IAP values for 81 observation sites corresponding to different levels of the pollution factor (P) and the altitudinal factor (H)

	H_1	H_2	H_3
P_1	10.0 20.9 12.0 14.0 18.3 19.2 21.1 10.0 12.8 9.0 11.3 19.6	14.6 16.6 18.2 15.6 12.3 11.4 14.0 27.8 17.2	17.0 13.0 12.7 10.6 12.6 16.8 0.5 10.5 10.9 10.5 10.4 17.2
P_2	13.4 12.6 3.2 6.7 2.7 11.6	16.5 20.1 14.2 7.7 10.2 13.3 11.0 14.3	18.2 22.6 14.2 18.8 29 17.2 18.5 16.5
P_3	8.3 9.2 1.7 0.2 8.7 6.8 8.3	15.4 8.9 6.3 10.4 10.3 16.8 11.4 5.8 7.5	21.8 17.4 13.8 18.4 9.3 16.5 20.4 15.7 13.6 9.8

The IAP values of 81 sites were used (see Table 1.). The analysis shows that both factors influence the values of IAP significantly ($p < 0,005$). The co-influence of the two factors is also significant to the IAP values ($p < 0,005$).

6. THE ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF THE 17 LICHEN SPECIES USED IN CALCULATING IAP

For studying the altitudinal behaviour of the 17 lichen species (on the basis of which the IAP values were calculated), the data of 49 observation sites of presumably unpolluted (lightly polluted) regions (more than 20 km from the factory) was used.

The absolute height (h) of the 49 sites varied between 490—1500 m. The approximate median of absolute heights was at about 760 m. Below this border there were 26 sites, above it 23. (from now on terms «lower sites» and «higher sites» will be used respectively).

To express the cover of a lichen species at a site, the sum of coverages (C) over 10 quadrats (i.e. trees) was used. In the following text this summarized coverage will be mentioned simply as «coverage of a species».

For all 17 species the approximate median of 49 coverages at the 49 sites was found; values below the median were called «small coverages», values above the median were called «great coverages». Some of the 17 species could be found at about half (or less) of the sites under study. Then the absence of a species was conventionally referred to as «small coverage».

According to h and C, the observation sites were divided into 4 classes for all 17 species (see Table 2). After this a null hypothesis was set up for each species: « H_0 — h and C are independent random variables». The hypotheses were controlled with the help of the χ^2 -test. If the evaluated statistic was greater than the critical value on a fixed level of significance, then the null hypothesis was rejected. The results of the tests are presented in Table 2.

We can see (Table 1) that 4 species show sensitivity to elevational changes. These are: *Bryoria sp.*, *Cetraria pinastri*, *Parmelia saxatilis*, *Parmeliopsis ambigua*. All 4 species showed dependance on altitude at least at $p < 0,05$, in case of two species — *Parmelia saxatilis* and *Parmeliopsis ambigua* — even at $p < 0,005$. Only *P. saxatilis* prefers lower elevations, other 3 species prefer higher sites.

As *P. saxatilis* and *P. ambigua* showed the strongest elevation-dependence, their distribution is studied graphically as well (see Fig. 1 and Fig. 2 respectively, black spots).

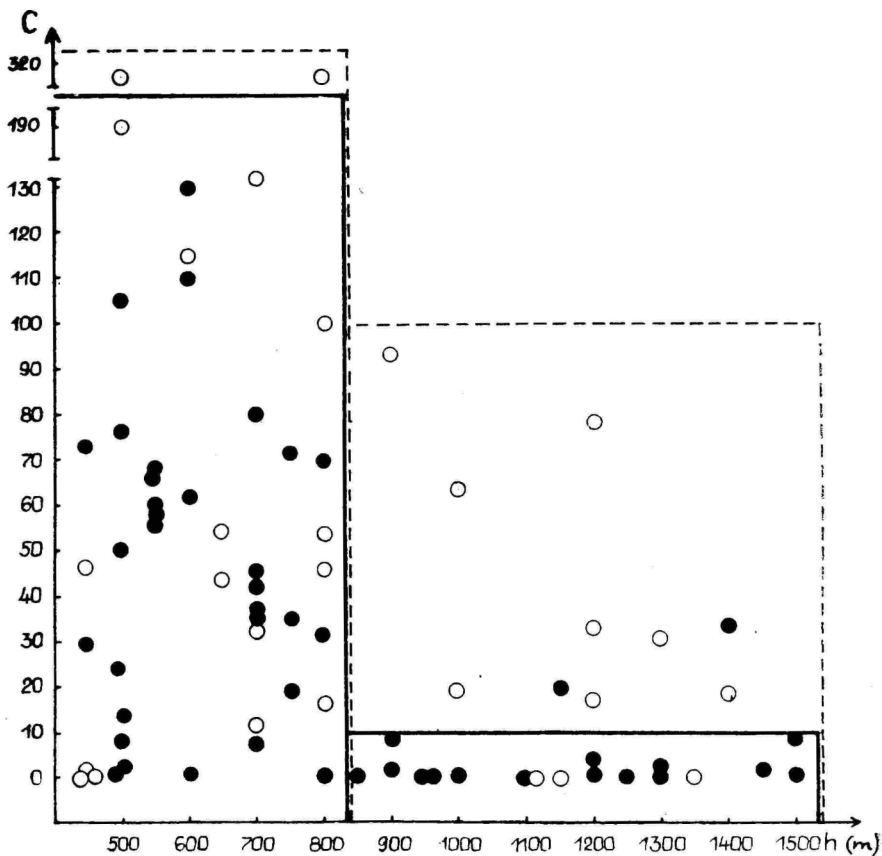


Fig. 1. The coverage of *Parmelia saxatilis* at a site — C (sum of % coverages over 10 quadrats) — plotted against absolute height (h).
 ● — unpolluted sites; ○ — polluted sites.

It appeared that on both graphs the spots marking the distribution of these species could be easily divided into two groups with fixed borders (marked with continuous lines). It can be seen that in both cases the h-axis and the vertical line that was drawn to separate two groups, intersect at $h=850$ m. Such similarity in the behaviour of the two species made us suspect the existence of some real, ecologically significant breaking line at $h=850$ m. As the value $h=760$ m was used in χ^2 tests (for dividing the observation sites into two) only because it was the median for absolute heights of the 49 sites, it is logical that if the tests were repeated with the altitudinal

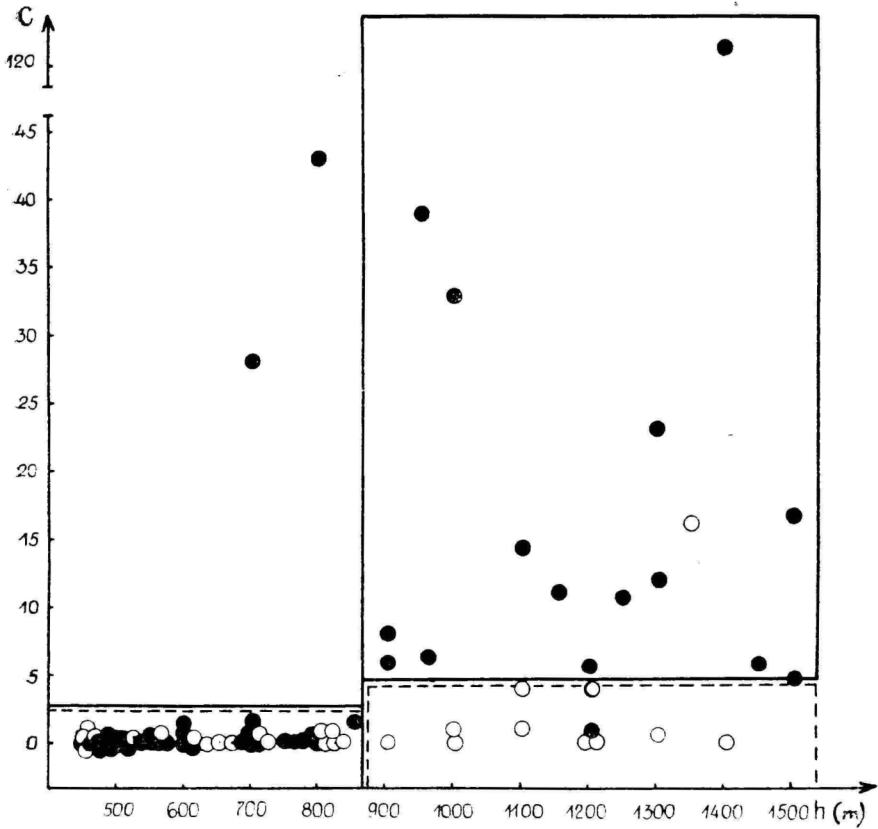


Fig. 2. The coverage of *Parmeliopsis ambigua* at a site — C (sum of % coverages over 10 quadrats) — plotted against absolute height (h). ● — unpolluted sites; ○ — polluted sites.

border at $h=850$ m instead of 760 m, some lichen species would show stronger elevation-dependence. This hypothesis was found to be correct. Data concerning the species that on new conditions showed better elevation-sensitivity (except *P. saxatilis* and *P. ambigua* on the base of which the hypothesis was made) is given in Table 3.

We can see that after replacing the altitudinal border, two species should be added to the list of elevation-sensitive species. These are *Hypogymnia bitteri* and *Usnea sp.* As for *Bryoria sp.*

Table 3

The distribution of 49 observation sites according to their absolute height and the summarized coverage of 4 lichen species. An altitudinal border at $h=850$ m has been used instead of $h=750$ m (see Table 2). Symbols are the same as in Table 2

	<i>Bryoria sp.</i>		<i>Cetraria pinastri</i>		<i>Hypogymnia bitteri</i>		<i>Usnea sp.</i>	
	$C < 5\%$	$C \geq 5\%$	$C < 3\%$	$C \geq 3\%$	$C < 10\%$	$C \geq 10\%$	$C < 14\%$	$C \geq 14\%$
$h < 850$ m	22	10	22	10	18	14	18	14
$h > 850$ m	5	12	4	13	5	12	4	13
The results of the χ^2 tests	++		+++		+		+	

and *Cetraria pinastri* the null hypothesis was rejected at $p < 0,01$ and $p < 0,005$ respectively, instead of $p < 0,05$ (see Table 2 and Table 3 to compare.).

Consequently the preference of higher sites by 4 and lower sites by 1 species is documented to be statistically significant.

7. THE DISTRIBUTION OF ELEVATION-SENSITIVE SPECIES IN POLLUTED AND UNPOLLUTED REGIONS

Here we shall study the distribution of the 6 species that turned out to be elevation-sensitive in unpolluted environment. Besides the data that was collected in presumably unpolluted regions (49 sites) we shall use data of 28 observation sites that lie in strongly or moderately polluted regions (less than 15 km from the pollution source).

The distribution of the two most evidently elevation-sensitive lichen species — *Parmelia saxatilis* and *Parmeliopsis ambigua* — in polluted environment will be studied first. The distribution of these species in polluted regions is shown on Fig. 1 and Fig. 2, respectively.

We can see that the behaviour of *P. saxatilis* is sharply different in polluted and unpolluted regions when the lower

sites ($h < 850$ m) are considered. At $h > 850$ m it can be seen that the coverage of this species is significantly greater in polluted regions.

The behaviour of *P. ambigua* is contrary to that of *P. saxatilis*. In higher unpolluted regions the coverage of *P. ambigua* always exceeds 5% (with one exception). In polluted higher areas the coverage of this species remains under 5% (with one exception). Again as for lower sites, no difference between the polluted and unpolluted regions can be seen.

It is evident that the ability of *P. saxatilis* to grow at higher elevations abundantly only in polluted areas, should not be explained by the influence of abiotic factors only. One has to assume that some synecological relation plays an important role here. Some information concerning synecological relations can be obtained if the distribution of *P. saxatilis* is observed in relation to that of possible competitors (species that in unpolluted regions grow abundantly at high elevations). For this purpose the following characteristic has been made use of:

$$k = \ln \left(\frac{C_{P. ambigua}}{C_{P. saxatilis}} \times 100 \right).$$

This characteristic was calculated for most of the polluted and unpolluted sites (excluding the sites where *P. saxatilis* was absent). The logarithmic scale was used for better graphical representation of the results (the values of $k < 0$ were equalized with zero). The results are graphically shown on Fig. 3.

We can see that the graph on Fig. 3 resembles that on Fig. 2. On both graphs, polluted and unpolluted sites can easily be distinguished at $h > 850$ m. At $h < 850$ m the naturally small values of k remain small in polluted regions as well.

Such decrease of k in higher polluted regions is not surprising and can be derived from Fig. 1 and Fig. 2. A question arises whether similar situations could be observed when all the higher elevation preferring lichen species are considered instead of *P. ambigua* only. (We may find from Tables 1 and 2 that the coverage of *Bryoria sp.*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia bitteri*, and *Usnea sp.* is not as sharply different in lower and higher regions as that of *P. ambigua*.) In order to answer this question we calculated the following characteristic for all sites (except for those without *P. saxatilis*):

$$k^* = \ln \left(\frac{C_{Bryoria sp.} + C_{C. pinastri} + C_{H. bitteri} + C_{P. ambigua} + C_{Usnea sp.}}{C_{P. saxatilis}} \times 100 \right) ..$$

The results can be seen graphically on Fig. 4. It appears that the graph is different from the graphs on Fig. 2 and Fig. 3.

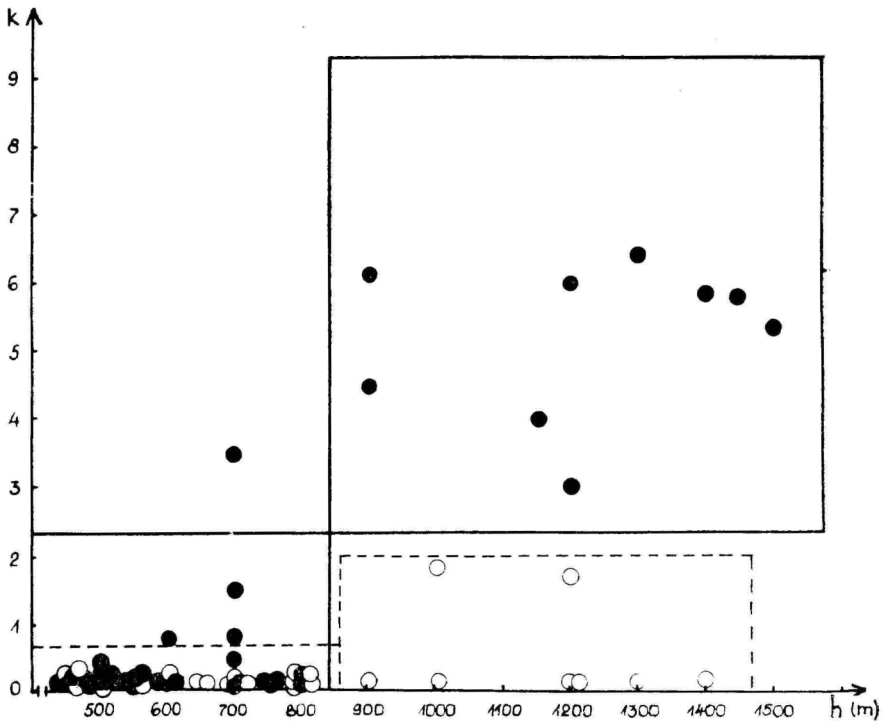


Fig. 3. The characteristic k $\left(k = \ln \left(\frac{C_{\text{Parmeliopsis ambigua}}}{C_{\text{Parmelia saxatilis}}} \times 100 \right) \right)$ plotted against absolute height (h). C — coverage of a species at a site (sum of % coverages over 10 quadrats); ● — unpolluted sites; ○ — polluted sites.

Here the value of k^* increases with absolute height not only in unpolluted but also in polluted regions. When only higher regions are observed, the decrease of k^* with pollution is still distinct. We can see that though the coverage of *P. saxatilis* in high regions is considerably greater at polluted sites (see Fig. 1), the relative coverage of species with contradictory altitudinal behaviour does not become equal with that of lower polluted regions (as it could be seen on Fig. 3.) One can even see that the rate of increase of k^* with altitude is similar for polluted and unpolluted regions. To illustrate this fact we represented a graph (Fig. 5), where no ecological breaking line has been presumed to exist at $h=850$ m (the graph itself is identical to that on Fig. 4).

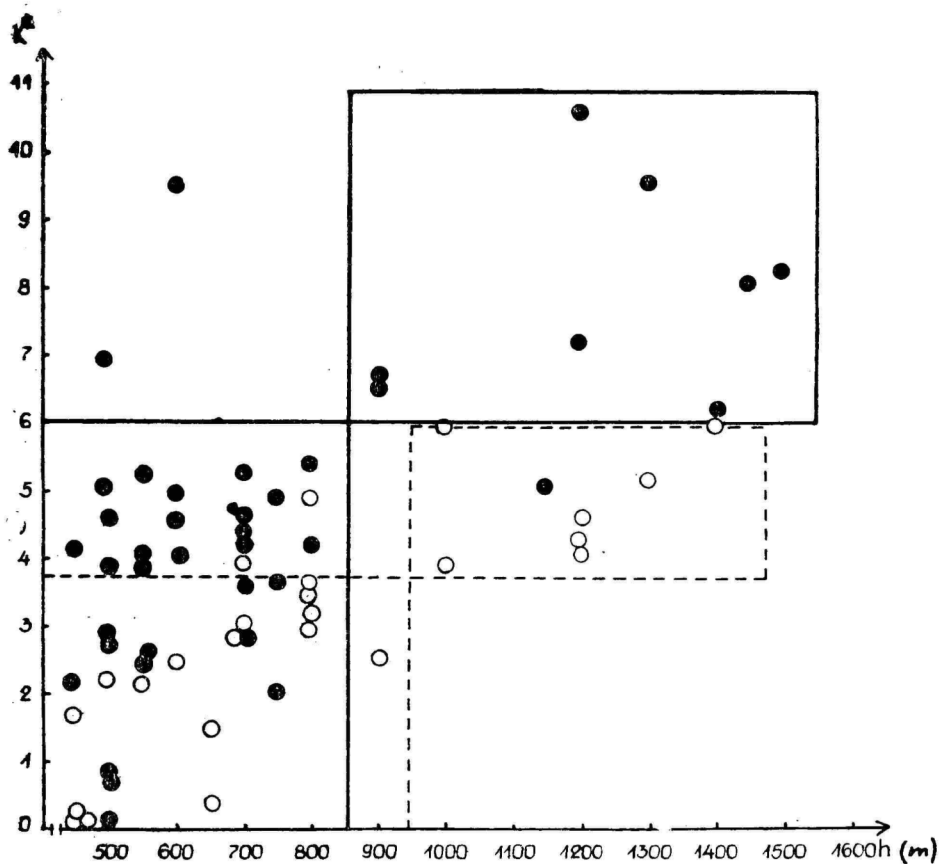


Fig. 4. The characteristic k^*

$$k^* = \ln \left(\frac{C_{Bryoria\ sp.} + C_{Cetraria\ pinastri} + C_{Hypogymnia\ bitteri} + C_{Parmeliopsis\ ambigua} + C_{Usnea\ sp.}}{C_{Parmelia\ saxatilis}} \times 100 \right)$$

plotted against absolute height (h). C — coverage of a species at a site (sum of % coverages over 10 quadrats); ● — unpolluted sites; ○ — polluted sites.

On this graph only parallel lines, between which the values of k^* in polluted (broken lines) and unpolluted (continuous lines) regions lie, have been drawn.

8. THE USE OF ELEVATION-SENSITIVE SPECIES IN PRACTICAL INDICATION IN KHAMAR-DABAN

It is important how the above-mentioned results could be put to use in practical indication.

Let us first analyse the use of the two most evidently elevation-sensitive species (*Parmelia saxatilis* and *Parmeliopsis ambigua*) in indication. In the literature, both species have been referred to as air pollution tolerant. *P. ambigua* has even been said to be a species, the abundance of which may increase when pollution is started [Skye & Hallberg, 1969; Gilbert, 1973]. The species showed but medium tolerance in the study area of D. Rao and F. LeBlanc (1967). In the same study area *P. saxatilis* was found from less polluted regions and should thus be considered less tolerant than *P. ambigua*. The same is expressed by O. Gilbert [1973], but not by R. Horntvedt [1975] who states that in Western Norway *P. saxatilis* is a more tolerant species than *P. ambigua*. We must also consider the fact that *P. saxatilis* has repeatedly been found to grow abundantly in regions abutting lichen desert [Pyatt, 1970; Gilbert, 1971]. *P. saxatilis* has also been reported to be one of the first reinvadors in regions with improved air quality [Jones, 1952; Pyatt, 1970].

We can see that as for *P. saxatilis* our results are not contradictory to those of other investigators. As for *P. ambigua* according to our results, this species should not be considered a tolerant one in Khamar-Daban. The absence of *P. ambigua* in higher polluted regions (see Fig. 2) would then remain unexplained. We must inevitably take *P. ambigua* as a species, the presence of which with $C > 5\%$, always refers to unpolluted air.

The other 4 species that prefer higher elevations (*Bryoria sp.*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia bitteri*, *Usnea sp.*) would rise the values of IAP in higher regions, polluted or unpolluted, to some extent. Thus it would be useful to weigh the ecological indices of these species in higher regions with some coefficient between 0 and 1.

It could be seen that *P. saxatilis* occupied higher elevations only in polluted areas. This fact can be utilized in indication by using this species in the IAP with negative ecological index in regions of high altitude.

It may be concluded that the value of IAP should be calculated separately for lower and higher regions of Khamar-Daban, as the indicator values of several species are different below and above the ecological breaking line at $h=850$ m.

Several problems arise in the course of interpreting the results concerning the distribution of the elevation-sensitive species in polluted and unpolluted environment. One of these is the question of taking into account synecological relations (especially

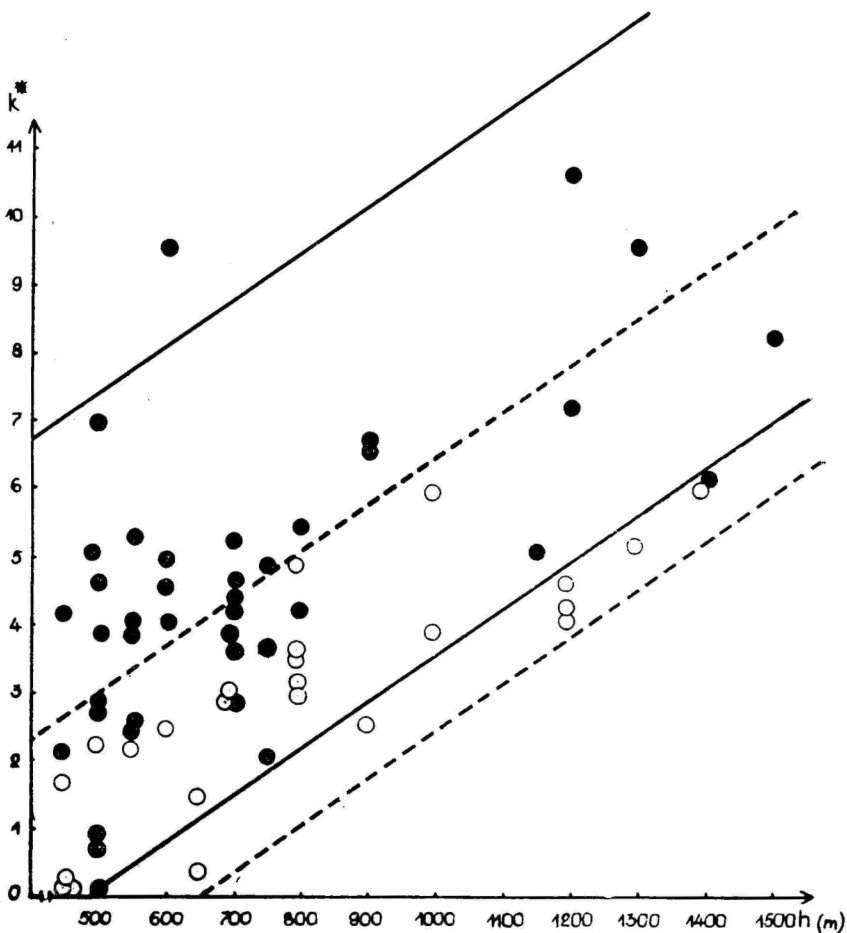


Fig. 5. The same graph as on Fig. 4. Here, no ecological breaking line have been presumed to exist at $h=850$ m.

competition) in lichen indication [see Riedl, 1976; Türk, 1982; Lawrey, 1981, etc.] Our result that *P. saxatilis* grows abundantly at high elevations only in polluted regions, makes us think that this species is not able to compete successfully with others in higher unpolluted regions. We evidently can not say that *P. saxatilis* uses niches that have been left empty after the disappearance of more sensitive species as only one and not very abundant species — *P. ambigua* — has almost disappeared. From Figures 4 and 5 we can see also that the relative coverage of *P. saxatilis* decreases with altitude in polluted regions as well

as in unpolluted regions. So, most probably the presence of *P. saxatilis* in high polluted regions should be explained by reduced competition. We can see the increase of maximal tolerable niche overlap in the epiphytic lichen communities of higher polluted regions of Khamar-Daban and extensive niche overlap may usually be correlated with reduced competition [Pianka, 1974, 1976].

It may be concluded that the synecology of a lichen community and the altitudinal distribution of indicator species should be known and at least partly taken into account when indication is carried out. The method of lichen indication (and the method of IAP) should be considered perspective in mountainous regions.

CONCLUSIONS

The results of the present study lead us to the following conclusions:

1. The values of the Index of Atmospheric Purity (IAP) evaluated for the 81 study sites in Khamar-Daban are influenced significantly ($p < 0,01$) by the altitudinal as well as pollution factor.

2. Out of the total of 17 lichen species (genera) used for calculating IAP, 5 species (*Bryoria sp.*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia bitteri*, *Parmeliopsis ambigua*, *Usnea sp.*) prefer higher (absolute height > 850 m) sites, one species (*Parmelia saxatilis*) prefers lower (absolute height < 850 m) sites.

3. From the behaviour of the 6 elevation-sensitive species it may be concluded that an ecological breaking line exists at the elevation of 850 m in Khamar-Daban (see Figures 1, 2, 3, 4).

4. The nature of altitudinal changes in the distribution of the 6 elevation-sensitive species can successfully be studied with the help of a characteristic which is calculated by dividing the total coverage of the 5 species at a site that prefer higher elevations, by that of *Parmelia saxatilis*. It can be seen that the value of this characteristic increases with altitude in both polluted and unpolluted regions (see Figures 4, 5), though *Parmelia saxatilis* is almost absent at higher elevations in unpolluted regions and grows abundantly at all elevations in polluted regions (see Fig. 1).

5. The invasion of *Parmelia saxatilis* into sites of high elevation under pollution stress refers to decreased competition pressure in polluted lichen communities.

6. To lessen the sensitivity of IAP to the influence of absolute height, the ecological indices of elevation-sensitive species should be changed when calculating IAP for higher sites. The ecological index of lichen species preferring high sites

should be multiplied by some coefficient between 0 and 1. The ecological index of *Parmelia saxatilis* should be negative when calculating IAP for regions higher than 850 m above the sea level.

LITERATURE

- Beschel R. E.** Geobotanical studies on Axel Heiberg Island in 1962. — In: Axel Heiberg Island Preliminary Report 1961—1962. McGill University Press, 1963, p. 199—215.
- Case J. W.** The influence of three sour gas processing plants on the ecological distribution of epiphytic lichens in the vicinity of Fox Creek and Whitecourt, Alberta, Canada. — Water, Air Soil Pollution, 1980, vol. 14, p. 45—68.
- Deruelle S.** Étude comparée de la sensibilité de trois méthodes d'estimation de la pollution atmosphérique, en utilisant les lichens comme indicateurs biologiques dans la région de Mantes (Yvelines). — Rev. Bryol. Lichenol., 1978, vol. 44, p. 429—441.
- DeSloover J., LeBlanc F.** Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity. — In: Proceedings of the Symposium on Recent Advances in Tropical Ecology / Ed. R. Misra, B. Gopal. Varakasi, India, 1968, p. 42—56.
- Fenton A. F.** Atmospheric pollution of Belfast and its relationship to the lichen flora. — Ir. Nat. J., 1964, vol. 14., p. 237—245.
- Gilbert O. L.** Studies along the edge of a lichen desert. — The Lichenologist, 1971, vol. 5, p. 11—17.
- Gilbert O. L.** Lichens and air pollution. — In: The Lichens / Ed. V. Ahmadjian and M. E. Hale. N. Y., 1973, p. 443—472.
- Hawksworth D. L., Rose F.** Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. — Nature, 1970, vol. 227, p. 37—40.
- Hornthvedt R.** Epiphytic macrolichens on Scots pine related to air pollution from industry in Odda, Western Norway. — Meddelelser fra Norsk Institutt for Skogforskning, 1975, vol. 31, p. 584—604.
- Johnsen I., Søchting U.** Distribution of cryptogamic epiphytes in a Danish city in relation to air pollution and bark properties. — The Bryologist, 1975, vol. 79, p. 86—92.
- Johnson D. W.** Air pollution and the distribution of corticolous lichens in Seattle, Washington. — Northwest Science, 1979, vol. 53, p. 257—263.
- Jones E. W.** Some observations on the lichen flora of three boles, with special reference to the effect of smoke. — Rev. Bryol. Lichenol., 1952, vol. 21, p. 96—115.
- Kauppi M., Mikkonen A.** Floristic versus single species analysis in the use of epiphytic lichens as indicators of air pollution in a boreal forest region, Northern Finland. — Flora, 1980, vol. 169, p. 255—281.
- Lawrey J. D.** Evidence for competitive release in simplified saxicolous lichen communities. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, p. 1066—1073.
- LeBlanc F., DeSloover J.** Relations between industrialisation and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. — Can. J. Bot., 1970, vol. 48., p. 1485—1496.
- LeBlanc F.** Possibilities and methods for mapping air pollution on the basis of lichen sensitivity. — Mitt. forstl. Bund. Ver. Anst., Wien, 1971, vol. 92, p. 103—126.
- LeBlanc F., Rao D. N., Comeau G.** Indices of atmospheric purity and fluoride pollution pattern in Arvida, Quebec. — Can. J. Bot., 1972, vol. 50, p. 991—998.

- LeBlanc F., Robitaille G., Rao D. N.** Biological response of lichens and bryophytes to environmental pollution in the Murdochville copper mine area, Québec. — *J. Hattori Bot. Lab.*, 1974, vol. 38, p. 405—433.
- LeBlanc F., Rao D. N.** Effects of air pollutants on lichens and bryophytes. — In: *Responses of Plants to Air Pollution* / Ed. B. Mudd and T. Kozłowski. N. Y., 1975, p. 237—272.
- Marsh J. E., Nash T. H.** Lichens in relation to the Four Corners Power Plant in New Mexico. — *The Bryologist*, 1979, vol. 82, p. 20—28.
- Martin J.** Lichen indication in the Estonian SSR. — In: *Anthropogenous Changes in the Plant Cover of Estonia* / Ed. L. Laasimer, H. Trass and M. Kask. Tartu, 1981, p. 108—125.
- Nash T. H.** Simplification of the Blue Mountain lichen communities near a zinc factory. — *The Bryologist*, 1972, vol. 75, p. 315—324.
- Nash T. H.** Lichens of the Page environs as potential indicators of air pollution. — *J. Arizona Acad. Sci.*, 1974, vol. 9, p. 97—101.
- Pianka E. R.** Niche overlap and diffuse competition. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1974, vol. 71, p. 2141—2145.
- Pianka E. R.** Competition and niche theory. — In: *Theoretical Ecology: Principles and Application* / Ed. R. M. May. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976, p. 114—141.
- Pyatt F. B.** Lichens as indicators of air pollution in a steel producing town in South Wales. — *Environ. Pollut.*, 1970, vol. 1, p. 45—56.
- Rao D. N., LeBlanc F.** Influence of an iron-sintering plant on corticolous lichens in Wawa, Ontario. — *The Bryologist*, 1967, vol. 70, p. 141—157.
- Riedl H.** Projects and preliminary results of investigations on lichens and air pollution at the Natural History Museum in Vienna. — In: *Proceeding of the Kuopio Meeting on Plant Damages Caused by Air Pollution* / Ed. L. Kärenlampi. Kuopio, 1976, p. 144—147.
- Seaward M. R. D.** Lichens in air-polluted environments: multivariate analysis of the factors involved. — In: *Proceedings of the Kuopio Meeting on Plant Damages Caused by Air Pollution* / Ed. L. Kärenlampi. Kuopio, 1976, p. 57—63.
- Showman R. E.** Lichens as indicators of air quality around a coal-fired power generating plant. — *The Bryologist*, 1975, vol. 78, p. 1—6.
- Skye E.** Lichens and air pollution: A study of cryptogamic epiphytes and environment in Stockholm region. — *Acta Phytogeographica Suecica*, 1968, vol. 52, 123 p.
- Skye E., Hallberg I.** Changes in the lichen flora following air pollution. — *Oikos*, 1969, vol. 20, p. 547—552.
- Trass H.** Indeks samblikurühmituste kasutamiseks õhu saastatuse määramisel. — *Eesti Loodus*, 1968, nr. 10, lk. 682.
- Trass H.** Lichen sensitivity to the air pollution and index of poleotolerance (I. P.) — *Fol. Crypt. Est.*, 1973, fasc. 3, p. 19—22.
- Türk R.** Monitoring air pollutants by lichen mapping. — In: *Monitoring Air Pollutants by Plants: Methods and Problems* / Ed. L. Steubing and H. J. Jäger. The Hague, 1982, p. 25—27.
- Zonneveld I. S.** Principles of indication of environment through vegetation. — In: *Monitoring of Air Pollutants by Plants. Methods and Problems* / Ed. L. Steubing and H. J. Jäger. The Hague, 1982, p. 3—17.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ КАК БИОИНДИКАТОРОВ ЗАГРЯЗНЕННОСТИ АТМОСФЕРНОГО ВОЗДУХА В ГОРАХ ХАМАР-ДАБАН

К. Цобель

Резюме

В данной работе делается попытка проанализировать проблемы, которые возникают в связи с использованием методики лишеноиндикации в условиях высокогорья.

Анализируемые данные собраны в течение 1979—1982 годов в Иркутской области и в Бурятской АССР, на горном хребте Хамар-Дабан. Члены кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского госуниверситета изучали там эпифитную лишенофлору лесов хребта с целью составления биоиндикационной карты загрязнения атмосферы окрестности Байкальского целлюлозно-бумажного комбината. В данной работе использованы данные 111 пробных площадок, которые находились в радиусе от 1 до 60 километров от комбината. На каждой площадке изучено в среднем 10 деревьев из видов *Abies sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica*.

С помощью дисперсионного анализа установлено, что как загрязнение, так и высота над уровнем моря являются факторами, значительно влияющими на показатели ИАЧ (лишеноиндикационный индекс, который использовался для выделения зон загрязнения). В ходе работы мы задались вопросом, какие из 17 видов лишайников, использованных при вычислении ИАЧ, проявляют чувствительность к изменению абсолютной высоты. Ответ на этот вопрос был получен с помощью χ^2 теста. Выяснилось, что 5 видов (семейств) — *Bryoria sp.*, *Cetraria pinastri*, *Hypogymnia bitteri*, *Parmeliopsis ambigua* и *Usnea sp.* — предпочитают высокие местообитания (высота >850 м) и один вид — *Parmelia saxatilis* — явно низкие местообитания.

При сравнении распространения вида *P. saxatilis* в загрязненных и чистых условиях выяснилось, что на загрязненных участках (в противоположность чистым) этот вид успешно обитает и в высоких районах хребта (см. рис. 1).

С помощью величины k^* , которая вычислена для каждой площадки делением суммарного процента покрытия на пробной площадке 5 видов, предпочитающих высокие районы, на суммарный процент покрова вида *P. saxatilis*, выяснилось, что относительное обилие вида *P. saxatilis* значительно выше в загрязненных районах, хотя это и уменьшается с высотой как в чистых, так и в загрязненных условиях (см. рис. 4, 5). Вполне вероятно, что главной причиной проникновения вида *P. saxatilis* в высокие районы является ослабление межвидовой конкурен-

ции в связи с уменьшением процента покрытия и витальности более чувствительных, предпочитающих высоту видов.

Следовательно, с точки зрения практической индикации следует перестроить индекс ИАЧ таким образом, чтобы в высоких районах *P. saxatilis* входил в состав ИАЧ в качестве негативного экологического индекса (одно только наличие этого вида уже указывает на загрязнение).

Экологические индексы пяти видов, предпочитающих высоту, необходимо изменить, используя коэффициенты, которые снижают эти индексы на абсолютной высоте более 850 м.

РОД *BRYORIA* BRODO & D. HAWKSW В ЭСТОНИИ

А. И. Пярн

В связи с последними монографическими обработками [Hawksworth, 1972; Brodo, Hawksworth, 1977; Krog, 1979, 1980; Wirth, 1980; Krog, Østhagen, Tønsberg, 1980] возникла необходимость критически проверить весь материал по роду *Bryoria* из Эстонии, имеющийся в гербарии кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ (ТУ) и Таллинского ботанического сада АН ЭССР (ТВА).

По данным опубликованных работ точное число видов рода *Bryoria* в Эстонии невозможно установить, так как разные исследователи рассматривали одни и те же виды в неодинаковом объеме, а некоторые виды и внутривидовые таксоны (например, *Alectoria jubata*, *A. prolixa*) разделены к настоящему времени между разными видами. По этой причине нельзя было виды рода *Alectoria* механически переименовать в виды *Bryoria*, а все гербарные образцы следовало заново переопределить.

Всего просмотрено около 500 образцов. Из них около 400 использовано в данной работе. Целый ряд образцов пока не определен до вида, некоторые из них, по всей вероятности, являются новыми для науки. Поэтому приведенный ниже систематический список следует считать предварительным. В результате проверки в Эстонии обнаружено 13 видов рода *Bryoria*. На карты распространения нанесены только такие местонахождения, которые утверждены гербарными образцами в ТУ и ТВА.

В конце 70-х годов был описан новый род *Bryoria*. Ниже приводятся признаки этого рода, отличающие его от рода *Alectoria* [Brodo, Hawksworth, 1977] (табл. 1).

Практически виды рода *Bryoria* отличаются коричневатой или сероватой окраской слоевища и отсутствием псевдоцифелл (или последние малозаметны).

Из вышеизложенного явствует, что в Эстонии встречается

Отличительные признаки между родами *Alectoria* и *Bryoria*

Признак	<i>Alectoria</i>	<i>Bryoria</i>
Аскоспоры (число)	2—4	8
цвет	коричневый	бесцветный
длина (μм)	20—45	4—15
ширина (μм)	12—25	3—7
Строение слоевища		
коровой слой	разложившийся	обычно гладкий
толщина (μм)	50—110	25—45
гифы	обычно орнаментированные	не орнаментированные
псевдоцифеллы	заметные, разбросанные, продолговатые выпуклые	отсутствуют или мало-
цвет слоевища	обычно желтое	заметные, изменчивые коричневатое, оливковатое, редко сероватое
Химические компоненты		
усниновая кислота	присутствует кроме одного вида	отсутствует
атранорин и/или хлороатранорин	отсутствуют	присутствуют

лишь один представитель рода *Alectoria* — *A. sarmentosa*: все остальные виды относятся по современной таксономии к роду *Bryoria*.

Ниже приводится систематический список видов рода *Bryoria* в Эстонии, где нами указаны определенные виды и виды, которыми эти же образцы были определены раньше (табл. 2).

В таблицу определения видов рода *Bryoria* включены и некоторые виды, еще не найденные в Эстонии. В определителе и описаниях использованы следующие сокращения:

- диам. — диаметр
 кор. сл. — коровой слой
 опр. — определял
 сл. — слоевище
 собр. — собрал
 С — гипохлорит кальция
 К — гидроксид калия
 КС — гидроксид калия + гипохлорит кальция
 Р — парафенилендиамин
 + — положительная цветная реакция
 — — отрицательная цветная реакция

Систематический список видов рода *Bryoria* в Эстонии

№	Виды	Количество		Названия видов на образцах в гербариях ТУ и ТВА
		местонахождений	образцов в гербарии	
1	2	3	4	5
	<i>BRYORIA</i> sect. <i>Bryoria</i>			
1.	<i>B. chalybeiformis</i>	1	1	<i>A.=B. sp.</i> (1)
2.	<i>B. fuscescens</i>	72	146	<i>B. fuscescens</i> (59), <i>A.=B. chalybeiformis</i> (40), <i>A. proluxa</i> (8), <i>A. jubata</i> (3), <i>A.=B. implexa</i> (2), <i>A. jubata var. setacea = B. setacea</i> (2), <i>A. j. var. subcana</i> (1), <i>A. j. var. positiva</i> (1), <i>A.=B. bicolor</i> (1), <i>A.=B. simplicior</i> (1), <i>A.=B. pseudofuscescens</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (27)
3.	<i>B. intricans</i>	8	9	<i>B. chalybeiformis</i> (3), <i>A.=B. chalybeiformis</i> (4), <i>A. proluxa</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (1)
4.	<i>B. subcana</i>	16	31	<i>B. subcana</i> (16), <i>B. implexa</i> (2), <i>A.=B. implexa</i> (1), <i>A.=B. chalybeiformis</i> (1), <i>A.=B. fuscescens</i> (9), <i>A. jubata var. positiva</i> (1), <i>A. j. var. setacea</i> (1), <i>A. proluxa</i> (1)
5.	<i>B. vrangiana</i> sect. <i>Divaricatae</i>	1	1	<i>Bryopogon jubatum (prolixum)</i> (1)
6.	<i>B. bicolor</i>	1	1	<i>A.=B. bicolor</i> (1)
7.	<i>B. simplicior</i> sect. <i>Implexae</i>	1	1	<i>A.=B. sp.</i> (1)
8.	<i>B. capillaris</i>	52	131	<i>B. capillaris</i> (49), <i>A.=B. capillaris</i> (1), <i>A. implexa var. cana = B. capillaris</i> (10), <i>A.=B. implexa</i> (44), <i>A. jubata</i> (9), <i>A. proluxa</i> (3), <i>A. jubata var. setacea = B. setacea</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (12), <i>A.=B. implexa</i> (1), <i>A. jubata</i> (1)
9.	<i>B. implexa</i>	2	2	<i>A.=B. implexa</i> (1), <i>A. jubata</i> (1)

1	2	3	4	5
10.	<i>B. nadvornikiana</i>	8	11	<i>A.=B. chalybeiformis</i> (1), <i>B. fuscescens</i> (1), <i>A.=B. implexa</i> (1), <i>A. jubata</i> var. <i>setacea</i> = <i>B. setacea</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (7)
11.	<i>B. osteola</i>	1	1	<i>A.=B. implexa</i> (1)
12.	<i>B. pseudo-fuscescens</i>	2	2	<i>A. jubata</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (1)
13.	<i>B. setacea</i>	26	54	<i>B. capillaris</i> (9), <i>B. nadvornikiana</i> (5), <i>B. fuscescens</i> (3), <i>A.=B. implexa</i> (14), <i>A. jubata</i> var. <i>setacea</i> = <i>B. setacea</i> (8), <i>A.=B. chalybeiformis</i> (3), <i>A. chalybeiformis</i> var. <i>intricans</i> = <i>B. intricans</i> (1), <i>A. implexa</i> var. <i>cana</i> = <i>B. capillaris</i> (1), <i>A. implexa</i> var. <i>fuscidula</i> = <i>B. capillaris</i> (1), <i>A. prolixa</i> (1), <i>A.=B. sp.</i> (8)

Определитель видов рода *Bryoria*

- 1 Сл. от желтоватого до зеленовато-желтоватого 2
- Сл. сероватое, от светло-коричневатого до темно-коричневатого 3
- 2/1/ Псевдоцифеллы отсутствуют, слоевищные веточки у основания ясно сплюснутые, особенно в местах разветвлений, к верхушкам нитевиднокруглые и с коралловидными утолщениями, представляющими мелкие беловатые сорали, кор. сл. P —, K —, C —, KC —. *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl.
- Псевдоцифеллы выпуклые, доли веточек нитевидные, сорали встречаются редко, кор. сл. P —, K —, редко K + красный, C —, KC + желтый, *Alectoria sarmen-tosa* (Ach.) Ach.
- 3/1/ Сл. светлое, сероватое 4
- Сл. от светло-коричневатого до темно-коричневатого 8
- 4/3/ Кор. сл. P + красный (окраска появляется быстро), фумарпротоцеттаровая кислота, K —. *B. subcana*
- Кор. сл. P + желтый, K + желтый или K — 5
- 5/4/ Кор. сл. K —, P + ярко-желтый, псоромовая кислота. *B. osteola*
- Кор. сл. K + желтый, барбатовая и алекторовая кислота 6

- 6/5/ Сл. у основания серовато-черного или черного цвета, с редкими или частыми боковыми фибриллами. *B. nadvornikiana*
- Сл. у основания светлое, без боковых фибриллов . 7
- 7/6/ Главные и боковые веточки тонкие, 0,1—0,3/—0,5/ мм в диаметре, равномерные, не ямчатые, сл. мягкое, не одеревенелое *B. capillaris*
- Главные веточки большей частью толстые, 0,5—3,0 мм в диаметре, обычно сплюснутые или ямчатые, сл. иногда негибкое. *B. setacea*
- 8/3/ Кор. сл. Р + желтый (фильтровальная бумага!), норстиктовая и псоромовая кислоты 9
- Кор. сл. Р — или Р + красный, фумарпротоцетраровая кислота 10
- 9/8/ Кор. сл. К + оранжевый/красный (фильтровальная бумага!), норстиктовая кислота; сорали Р + красные, фумарпротоцетраровая кислота. *B. pseudo-fuscescens*
- Кор. сл. К —; сорали Р + желтые. *B. implexa*
- 10/8/ Кор. сл. Р — 11
- Кор. сл. Р + красный, фумарпротоцетраровая кислота 20
- 11/10/ Кор. сл. КС + розовый/красный, гиофоровая кислота (окраска быстро исчезает). *B. vrangiana*
- Кор. сл. КС — 12
- 12/11/ Сорали отсутствуют 13
- Сорали налицо 15
- 13/12/ Сл. свисающее, сердцевина Р —, сл. оливково-коричневатого цвета, со слабо блестящей поверхностью. Слоевищные веточки округлые 0,4—1,5 мм в диам., иногда изогнутые, сплюснутые. Псевдоцифеллы отсутствуют или чертейные белые до бурых. [*B. fremontii* (Tuck.) Brodo & D. Hawksw].
- Сл. прямостоячее, сердцевина Р + красный 14
- 14/13/ Сл. у основания темно-коричневого или бурого цвета, в верхней части более светлое, боковых шиповидных веточек очень много. [*B. bicolor* (Ehrh.) Brodo & D. Hawksw].
- Сл. одноцветное, от темно-каштанового до черного цвета, боковых шиповидных веточек меньше [*B. nitidula* (Th. Fr.) Brodo & D. Hawksw]
- 15/12/ Сорали Р — 16
- Сорали Р + красные, фумарпротоцетраровая кислота 17
- 16/15/ Сорали фиссуральные, от белого до темно-коричневого или зелено-черного цвета. *B. simplicior*

- Сорали туберкулярные, желтого цвета (*B. fremontii*)
- 17/15/ Сл. с псевдоцифеллами, сорали фиссуральные. *B. intricans*
- Псевдоцифеллы отсутствуют, сорали фиссуральные или туберкулярные 18
- 18/17/ Главные и боковые веточки тонкие, до 0,2 мм в диаметре (не у основания), сорали часто с черными соредиями, изидиозные выросты отсутствуют [*B. lanestrus* (Ach.) Brodo & D. Hawksw].
- Главные и боковые веточки превышают 0,2 мм в диаметре. Сорали белые или буроватые, не черные, часто с изидиозными выростами 19
- 19/18/ Главные веточки 0,5 мм в диаметре, сл. большей частью от оливкового до черного цвета, обычно блестящее, сорали туберкулярные. *B. chalybeiformis*
- Главные веточки до 0,5 мм в диаметре, сл. от светло-коричневого до темно-коричневого, обычно у основания светлее, сорали туберкулярные и фиссуральные. *B. fuscescens s. l.*
- 20/10/ Кор. сл. Р + красный (окраска появляется быстро), слоевищные веточки светло-коричневые, обычно с псевдоцифеллами и туберкулярными соралиями. *B. subcana*
- Кор. сл. Р + красный (окраска появляется медленно), иногда появляется местами, псевдоцифеллы отсутствуют, сорали туберкулярные и фиссуральные. *B. fuscescens s. l.*

1. ***B. bicolor*** (Ehrh.) Brodo & D. Hawksw.

Lichen bicolor Ehrh., Beitr. Naturk. 3: 82 (1788); *Alectoria bicolor* (Ehrh.) Nyl., Actes Soc. Linn. Bordeaux 21: 291 (1856).

Сл. прямостоячее, 2—3,5 (—4) см длины. Слоевищные веточки 0,2—0,3 (—0,5) мм в диам., изотомно дихотомически разветвленные. Слоевищные веточки округлые, растопыренно-ветвистые, гладкие, матовые, у основания черно-коричневого цвета. В верхней части более светлые. Присутствуют многочисленные боковые фибриллы. Псевдоцифеллы встречаются редко. Сорали отсутствуют.

Кор. сл. К —, С —, КС —, Р + краснеет или Р —, сердцевина К —, С —, КС — Р + краснеет, очень редко Р—. Фумар-протоцетраровая кислота.

В Эстонии была известна одна находка. А. Бруттан нашел этот вид у Кадака близ Таллина (рис. 1). Этот экземпляр сохраняется в Риге. Новых находок нет. По-видимому, он исчез из нашей лихенофлоры в связи с уничтожением его местообитания.

2. *B. capillaris* (Ach.) Brodo & D. Hawksw.
Parmelia jubata var. *capillaris* Ach., Meth. Lich.: 273 (1803);
Alectoria capillaris (Ach) Cromb., J. Bot., Lond. 9: 177 (1871).

Сл. свисающее, 10—15 (—30) см длины. Слоевищные веточки 0,1—0,3 (—0,5) мм в диам., нерегулярно изотомно до анизотомно дихотомически разветвленные, веточки почти округлые, равномерные, параллельные, сл. мягкое, большей частью светлое, сероватое до бледно-буро-серого цвета, базальные веточки редко темноватые, доли веточек большей частью темноватые, редко того же цвета что и остальное сл. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы небольшие, белые. Сорали встречаются довольно часто, фиссуральные, белые, изидиозные выросты отсутствуют.

Коровой слой, сердцевина и сорали К + желтеют, С + розовеют или —, КС + розовеют или краснеют, Р + желтеют. Алекторовая, барбатовая, в соралиях фумапроточетраровая кислота.

Растет на стволах и ветвях различных древесных пород, особенно хвойных, реже на древесине. 52 местонахождения в различных частях республики (рис. 1).

Большая часть образцов этого вида была определена как *B. implexa*. Но кор. сл. вида *B. implexa* не изменяется в окраске от К, С, и КС. Отчасти сходен с *B. setacea*, особенно в ранних стадиях развития, но для последнего вида характерны более толстые главные веточки, сплюснутые места разветвления и довольно негибкое сл.

3. *B. chalybeiformis* (L.) Brodo & D. Hawksw.
Lichen chalybeiformis L., Sp. Pl. 2: 1153 (1753); *Alectoria chalybeiformis* (L.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 1: 408 (1821).

Сл. распростертое, перепутанное, 8—15 (—20) см. длины. Главные веточки очень толстые (0,3—)0,5—1,0(2,0) мм в диам. Сл. у основания изотомно дихотомически, а в остальных частях анизотомно дихотомически разветвленное; веточки в разрезе округлые, главные веточки сплюснутые, часто на поверхности ямчатые, блестящие, одноцветные, от оливкового до почти черного цвета. Боковые фибриллы и псевдоцифеллы отсутствуют. Сорали налицо, туберкулярные, редко встречаются фиссуральные, белые, иногда с изидиозными выростами.

Кор. сл. К —, С —, КС —, Р —, сердцевина К —, С —, КС —, Р — или реже краснеет, сорали К —, С —, КС —, Р + краснеет. Фумарпроточетраровая кислота.

В настоящее время в Эстонии имеется одно достоверное местонахождение — о-в Аэгна, на гранитных валунах, собр. Х. Трасс, 1973 (рис. 1).

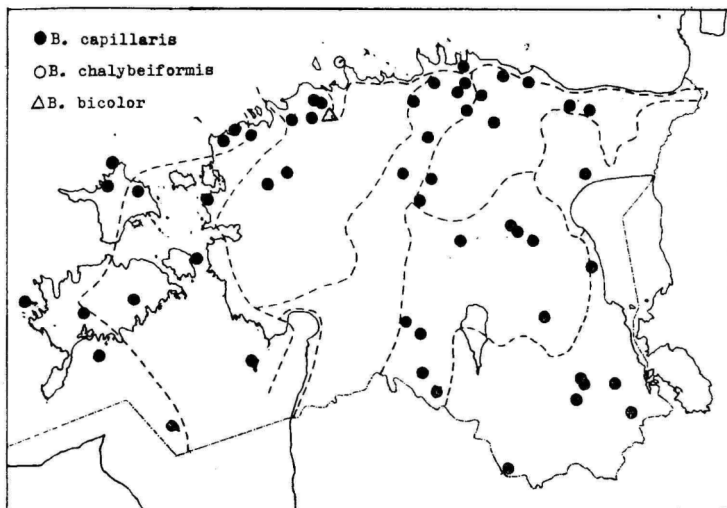


Рис. 1

По литературным данным в ЭССР *B. chalybeiformis* был найден несколько раз. При ревизии часть образцов под названием *B. chalybeiformis* была определена как *B. intricans*. Отличительные признаки: сл. свисающее, боковые веточки суживаются равномерно, у вершины изогнутые. Главные веточки не превышают 0,5 мм в диам., присутствуют длинные щелевидные псевдоцифеллы, сорали фиссуральные (единичные туберкулярные).

Часть образцов оказалась видом *B. fuscescens*. Очевидно, *B. chalybeiformis* в Эстонии более редкий лишайник, чем *B. intricans*. Вероятным местообитанием для этого вида в Эстонии является морское побережье.

4. *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.

Alectoria fuscescens Gyeln., *Nyt. Mag. Naturvid.* 70: 55 (1932); *Bryopogon pacificus* Gyeln., *Acta Geobot. Hung.* 2: 166 (1937).

Сл. свисающее, 5—15 (—30) см длины, у основания анизотомно или изотомно дихотомически, а большей частью анизотомно дихотомически разветвленное. Слоевищные веточки (0,2—)0,3—0,4 (—0,6) мм в диам., у основания слегка расширенные, в разрезе округлые, гладкие, главные веточки толстые (почти 0,5 мм толщины), таким образом сплюснутые и несколько ямчатые (*var.positiva* (Gyeln.)). Сл. на поверхности матовое, не одноцветное, бледно-бурого, от темно-коричневого до черного цвета, у основания обычно светлее. Боковые фиб-

риллы и псевдоцифеллы отсутствуют (ранние стадии развития соредий могут напоминать псевдоцифеллы). Сорали постоянно присутствуют, туберкулярные и фиссуральные (последние всегда налицо), белые, иногда с изидиозными выростами.

Кор. сл. К —, С —, КС —, Р + краснеет или Р —; сердцевина К —, С —, КС —, Р + краснеет или Р —; сорали К —, С —, КС —, Р + краснеют. Фумарпротоцетраровая и протоцетраровая кислоты.

Растет на стволах и ветвях различных древесных пород, на древесине, *B. f. var. positiva* и на почве и скалах *B. f. var. positiva* имеет 32 местонахождения в различных частях республики (рис. 2). Общее число местонахождений вида *B. furcescens* 72 (рис. 2).

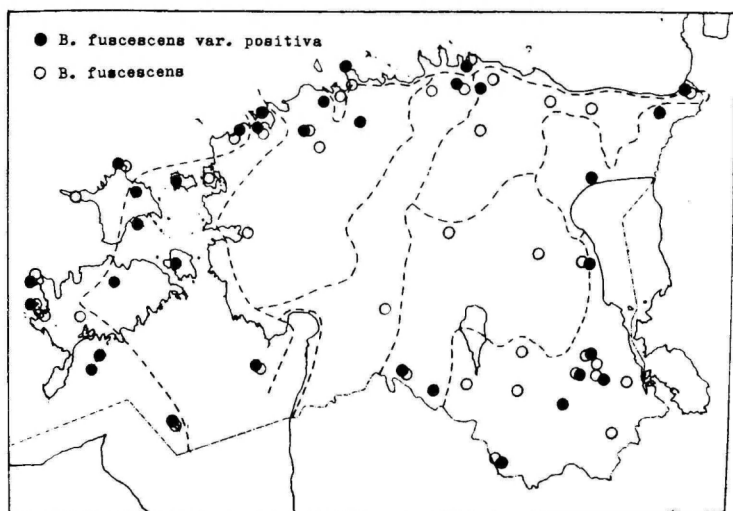


Рис. 2

Типичная *B. subcana* светлая, сероватая до бледно-буро-сероватого цвета, базальные веточки редко темноватые. Слоевищные веточки 0,5—0,3 мм в диам., изотомно дихотомически разветвленные, в разрезе округлые, извилистые. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы небольшие, белые или иногда отсутствуют. Сорали туберкулярные, иногда с изидиозными выростами.

При проверке материала, сохраняемого в гербарии ТУ и ТВА, обнаружались многие переходы между видами *B. subcana* и *B. furcescens* по всем признакам. Поэтому можно вид *B. subcana* рассматривать и как составную часть более общего вида *B. furcescens* s. l.

5. *B. implexa* (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.

Usnea implexa Hoffm., Deutsch. Fl. 2 В 134 (1976); *Alectoria implexa* (Hoffm.) Nyl., Lich. Scand.: 72 (1861).

Сл. свисающее. 6—15 см длины. Слоевищные веточки у основания 0,1—0,3 мм в диам., нерегулярно изотомно дихотомически разветвленные, но большей частью неравномерные, извилистые, матовые, от буро-серого до темно-коричневого цвета. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы небольшие, белые. Сорали встречаются часто, фиссуральные, белые или бледно-бурые, изидиозные выросты отсутствуют.

Коровой слой К—, С—, КС—, Р + желтеет, сердцевина К—, С—, КС—, Р + желтеет или Р—, сорали К—, С—, КС—, Р + желтеет. Псоромовая кислота.

Два местонахождения: 1. Хаапсалуский р.-н, Ныва, на стволе ели, собр. Х. Липпмаа, 1933. 2. Харьюский р.-н, Куусалу, на стволе сосны, собр. А.-Л. Сымермаа, 1967 (рис. 3).

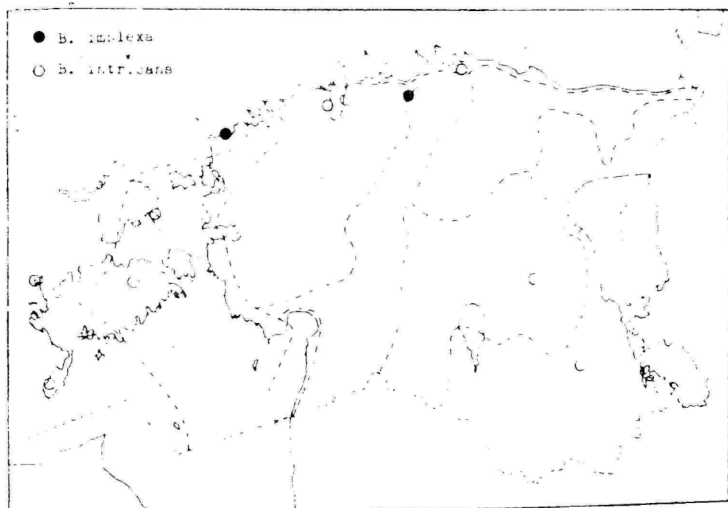


Рис. 3

Большая часть материала, определенная до ревизии *Alectoria* s. l. И. Бродо и Д. Ховквсом как *A. implexa*, в настоящее время определена как *B. capillaris*, *B. setacea*.

6. *B. intricans* (Vain.) Brodo & D. Hawksw.

Alectoria chalybeiformis f. *intricans* Vain., Termesztetr. Frezettek 22: 276 (1899); *Alectoria intricans* (Vain.) Mot., Fragm. Florist. Geobot. 3: 228 (1958).

Сл. свисающее, 4—6(—12) см длины. Главные веточки у основания расширенные, 0,1—0,2 мм в диам. Сл. нерегулярно анизотомно дихотомически разветвленное. Сл. на поверхности неровное, боковые веточки суживаются равномерно, к верхушкам извилистые. Сл. на поверхности матовое, одноцветное, от темно-коричневого до почти черного цвета. Боковые фибриллы отсутствуют. Присутствуют длинные щелевидные псевдоцифеллы. Сорали немного, фиссуральные (единичные туберкулярные).

Кор. сл. и сердцевина К —, С —, КС —, Р —, сорали К —, С —, КС —. Р + оранжевые/красные. Фумарпроточетраровая кислота.

Растет на камнях, реже на почве и обработанной древесине. 8 местонахождений (рис. 3).

Имеет сходство с *B. chalybeiformis*, см. примечание к этому виду.

7. *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.

Alectoria nadvornikiana Gyeln., Acta Fauna Fl. Univ., ser. 2, 1: 6 (1932); *Bryopogon altaicus* Gyeln., Acta Geobot. Hung. 2: 166 (1937); *Alectoria karelica* Räs., Ann. Bot. Soc. Zool. — Bot. Fenn. Vanamo 12 (1): 34 (1939); *Bryopogon eciliatus* (Mot.) Bystr., Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, C, 26: 271 (1971).

Сл. кустистое или распростертое, 4—7(—9) см. длины. Слоевищные веточки 0,1—(0,2—0,3)—0,4 мм в диам., у основания изотомно дихотомически, но большей частью анизотомно дихотомически разветвленные, изогнутые, покосившиеся, почти округлые. Сл. большей частью светлое, сероватое или бледно-бурого цвета, у основания серовато-черного или черного цвета. Боковые фибриллы часто изогнутые, отходящие почти под прямым углом. Псевдоцифеллы отсутствуют или маленькие, белые. Сорали встречаются часто, фиссуральные или туберкулярные, белые, изидиозные выросты отсутствуют.

Кор. сл., сердцевина и сорали К + интенсивно желтеют С —, или С + розовеют, КС + розовеют/краснеют, Р + интенсивно желтеют/оранжереют. Барбатовая, ± алекторовая, фумарпроцентраровая кислоты, хлороатранорин и антранорин.

Растет на стволах и ветвях различных древесных пород, на земле, редко на обработанной древесине. 8 местонахождений (рис. 4).

В Эстонии встречается часто на земле. Отличается от типичных экземпляров меньшим количеством боковых фибриллов.

8. *B. osteola* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.

Alectoria osteola Gyeln., Nyt. Mag. Naturvid. 70: 49 (1931); Ann. Mus. Nat. Hung. 32: 155 (1939).

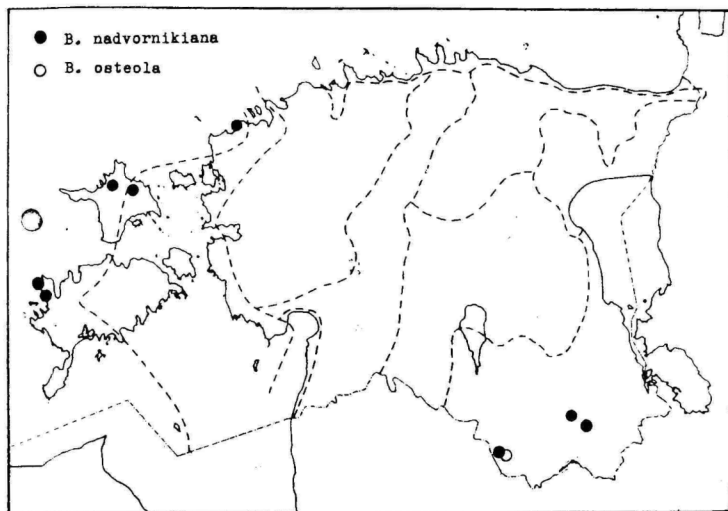


Рис. 4

Сл. свисающее, 10—15(—20) см длины. Сл. веточки —0,3 мм в диам., изотомно дихотомически разветвленные, веточки в разрезе округлые, ровные, светлые, у основания костно-белого цвета, к вершинам костно-серые. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы веретеновидные, белые. Сорали туберкулярные, изидиозные выросты отсутствуют.

Кор. сл. К —, С —, КС —, Р + интенсивно желтеет, сердцевина К —, С —, КС —, Р —, сорали К —, С —, КС —, Р + краснеют. Псоромовая кислота.

В настоящее время в Эстонии имеется одно достоверное местонахождение — Валгаский р-н, пойма р. Койва, на коре дуба, собр. Х. Трасс, 1958 (рис. 4).

В. Диелник (Gyelnik, 1932) утверждает, что коровой слой вида *B. osteola* от К изменяется в окраске. Но по данным других авторов (Hawksworth, 1972; Wirth, 1980) сл. *B. osteola* содержит только псоромовую кислоту и коровой слой от К не изменяется в окраске. Наш образец от Р + интенсивно желтеет, а от К не изменяется в окраске.

9. *B. pseudofuscescens* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.
Alectoria pseudofuscescens (Gyeln., Ann. Mus. Nat. Hung., Bot. 28: 283 (1934); *Alectoria norstictica* Mot., Bryologist 67: 33 (1964); *Bryopogon norsticticus* (Mot.) Bystr., Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, C, 26: 274 (1971); *Bryopogon subtilis* (Mot.) Bystr., Ann. Univ. Mariae Curiae-Sklodowska, C, 26: 274 (1971).

Сл. свисающее, 5—10 (—15) см длины. Слоевищные веточки у основания 0,20—0,35 мм в диам., изотомно дихотомически разветвленные, большей частью неравномерные, между собой перепутанные, иногда с блестящей поверхностью, от темно-коричневого до черного цвета. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы небольшие, белые. Сорали встречаются редко, фиссуральные и туберкулярные, белые, с единичными изидиозными выростами.

Кор. сл., сердцевина К +, от желтого до красного (фильтровальная бумага!), С —, КС —, Р + желтые, сорали К —, С —, КС —, Р + от желтого до красного. Норстиктовая кислота, ± фумарпроточетраровая кислота.

Два местонахождения: 1. На о-ве Вормси, Свибю, на стволе ели, собр. Х. Трасс, 1960 (ТУ); 2. Таллин, Нымме, уголок между ул. Сихи и Тяхе, на стволе сосны, собр. Л. Мартин 1974 (ТВА).

В Эстонии была известна одна находка из Лахемаа. При проверке этот образец оказался видом *B. fuscescens*.

10. *B. setacea* (Ach.) Brodo & D. Hawksw.
Alectoria jubata var. *setacea* Ach., Lich. Univ.: 594 (1810);
Alectoria setacea (Ach.) Mot., Fragm. Florist. Geobot. 3: 216 (1958).

Сл. свисающее, распростертое, 10—25 см длины. Слоевищные веточки остроугольно изотомно до анизотомно дихотомически разветвленные. Главные веточки 0,5—3,0 мм в диаметре, матовые, жесткие, округлые, в местах разветвления уплощенные, ветви сплюснутые или ямчатые, боковые веточки суживаются до волосовидных. Сл. светлое, сероватое или пепельное, местами редко бежевое, в гербарии часто от желтоватого до розового. Боковые фибриллы отсутствуют. Псевдоцифеллы маленькие, в виде черточек. Сорали немногочисленные, фиссуральные, белые, изидиозные выросты отсутствуют.

Кор. сл., сердцевина и сорали К + желтеют, С + розовеют или С —, КС + розовеет или краснеет, Р + интенсивно желтеет. Барбатовая и алекторовая кислоты.

Довольно распространенный вид. Растет на стволах и ветвях различных древесных пород, на обработанной древесине, на скалах девонского песчаника, реже на камнях. 26 местонахождений, разбросаны в различных частях республики (рис. 5).

Имеет сходство с *B. capillaris* (См. примечание у этого вида).

11. *B. simplicior* (Vain.) Brodo & D. Hawksw.
Alectoria nidulifera f. *simplicior* Vain., Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. 6: 115 (1881); *Alectoria nana* Mot., Bryologist 67: 16 (1964).

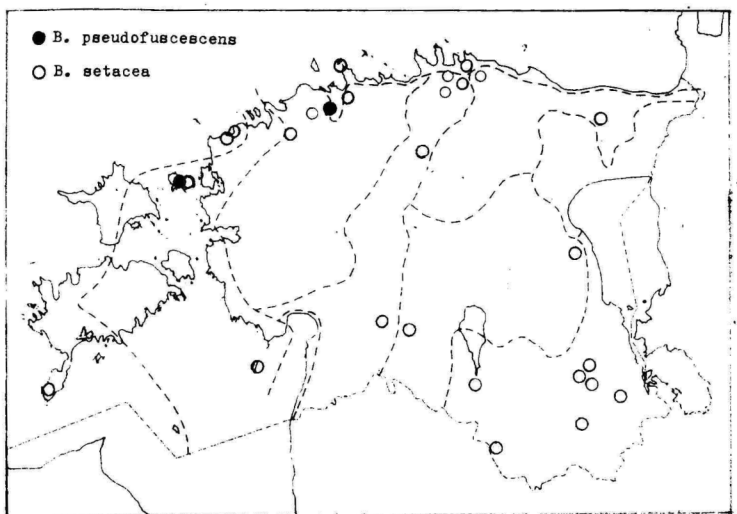


Рис. 5

Сл. прямостоящее, 2—4(—5) см длины. Слоевиштные веточки 0,2—0,4 мм в диам., изотомно дихотомически разветвленные, округлые, между собой перепутанные, со слабо блестящей поверхностью, от коричневого до темно-коричневого цвета. Боковые веточки и псевдоцифеллы отсутствуют. Сорали фиссуральные, почти округлые, белые темно-коричневого или зелено-черного цвета, изидиозные выросты отсутствуют.

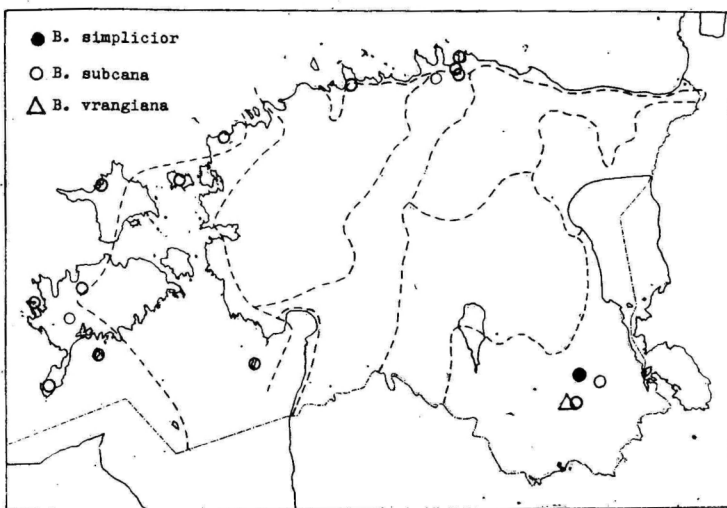


Рис. 6

Кор. сл., сердцевина и сорали К—, С—, КС—, Р—. Лишайниковые вещества отсутствуют.

Одно местонахождение — р-н Пылва, долина реки Ахья, на скалах девонского песчаника, собр. Ю. Мартин, 1963 (ТУ) (рис. 6).

Имеет сходство с *B. furcellata*, для обоих характерны ясно выраженные сорали, но у вида *B. furcellata* они со многими изидиозными выростами и от Р краснеют. Поскольку *B. furcellata* найден в Латвии, то, вероятно, может встречаться и в Эстонии. В ТУ сохраняется экземпляр, собранный А. Бруттаном, но без точных данных о местонахождении (очевидно, в Латвии).

12. *B. subcana* (Nyl. ex. Stiz.) Brodo & Hawksw.

Alectoria proluxa var. *subcana* Nyl. ex Stiz., Ann. Naturhist. Mus. Wien 7: 129 (1892); *Alectoria subcana* (Nyl. ex Stiz.) Gyeln., Magy. Bot. Lapok. 30: 54 (1931).

Образцы этого названия имеют ясно выраженные видовые признаки. 16 местонахождений (рис. 6). См. у вида *B. fuscescens*.

13. *B. vrangiana* (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.

Alectoria vrangiana Gyeln., Magy. Bot. Lapok 31: 46 (1932)

Сл. свисающее, — 10(12) см длины. Слоевичные веточки у основания изотомно дихотомически, а большей частью анизотомно дихотомически разветвленные, главные веточки (0,3—) 0,5—1,0 мм в диам., большей частью закрученные, с углублениями, неровные, одноцветные, от оливкового до черного цвета. Часто встречаются боковые фибриллы. Псевдоцифеллы отсутствуют или маленькие в виде черточек. Сорали немногочисленные, туберкулярные, от белых до бурых, изидиозные выросты отсутствуют.

Кор. сл. К—, С + розовеет или С—, КС + розовеет или краснеет (окраска быстро исчезает), Р—, сердцевина К—, С—, КС—, Р—, сорали К—, С + или С—, КС + розовеет или краснеет, Р + краснеет. Гирофоровая и фумарпротоцетраровая кислоты.

Этот вид представлен в Эстонии одним местонахождением (рис. 6), собр. П. Васмут в начале этого столетия в Валдеку, определен раньше как *Bryopogon jubatum* L. (*prolixum*) β *capillare* Ach. (ТУ).

Д. Хоксворт и И. Бродо (Hawksworth, 1972; Brodo & D. Hawksworth, 1977) не имеют данных о содержании гирофоровой кислоты в слоевище *B. vrangiana*, очевидно, поэтому и в их определителе указано, что коровой слой этого вида от КС не

изменяется в окраске. Но в последних работах [Krog, 1979; Krog, Østhagen, Tønsberg, 1980; Wirth, 1980] уже отмечается, что экземпляры, найденные в Европе, содержат гирофоровую кислоту.

Образец А. Бруттана, определенный как *B. vrangiana* с туберкулярными соралами, псевдоцифеллами, и коровой слой ясно розовеет от КС.

В итоге переопределения оказались новыми для лихенофлоры ЭССР *B. nadvornikiana*, *B. osteola* и *B. vrangiana*.

В гербарии были и образцы под названием *A. chalybeiformis* var. *intricans* Vain. = *B. intricans*, *A. simplicior* (Vain.) Lyng. = *B. simplicior* и *A. pseudofuscescens* Gyeln. = *B. pseudofuscescens*, была определена как *A. jubata* var. *setacea* Ach. = *B. setacea*. Все вышеприведенные виды, кроме *B. pseudofuscescens* по литературным данным тоже новы для Эстонии [Bruttan, 1870; Lippmaa, 1937; Räsänen, 1931; Sömermaa, 1972; Wasmuth, 1907; Мартин, 1984; Мережковский, 1913; Трасс, 1970].

Один вид — *B. bicolor*, видимо, исчез из нашей лихенофлоры в связи с уничтожением его местообитания. Его единственный экземпляр, собр. А. Бруттан в конце прошлого столетия в Кадака у Таллина, находится в гербарии на кафедре ботаники биологического факультета ЛГУ им. П. Стучки. Новых находок нет.

ЛИТЕРАТУРА

- Мережковский К. С. Список лишайников Прибалтийского края. Казань, 1913.
- Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1970, вып. 268, с. 5—231 (Труды по ботанике, 9).
- Brodo I. *Alectoria* and allied genera in North America. — Opera Bot., 1977, vol. 42, p. 1—164.
- Bruttan A. Lichenen Est-, Liv- und Kurlands. — Arch. Naturk. Liv-, Est- u. Kurl., 1870, II 7, S. 1—166.
- Gyelnik V. *Alectoria* Studien. — Nyt Mag. Naturvid., 1932, vol. 70, p. 35—62.
- Hawksworth D. Regional studies in *Alectoria* (Lichenes) II. The British species. — Lichenologist, 1972, vol. 5, p. 181—261.
- Krog H. On the identity of *Bryoria vrangiana*. — Norw. J. Bot., 1979, vol. 26, p. 179—181.
- Krog H., Østhagen H. et al. Lavflora. Norke busk — or bladlav. Oslo — Bergen — Tromsø, 1980.
- Lippmaa H. Eesti põõsas- ja lehtsamblikke. — Loodus, 1937, lk. 192—196.
- Räsänen V. Die Elechten Estlands. Helsinki, 1931.
- Sömermaa A.-L. Ecology of epiphytic lichens in main Estonian forest types. Tartu, 1972.
- Wasmuth P. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga. Riga, 1907.
- Wirth V. Flechtenflora. Stuttgart, 1980.

РУКОПИСИ

- Мартин Л. М. Лихеноиндикация в условиях различного загрязнения воздуха. 1984.

GENUS *BRYORIA* IN ESTONIA

A. Pärn

Summary

Out of the species belonging to genus *Bryoria* 13 species have been determined in Estonia.

The following species: *B. capillaris*, *B. fuscescens* (s. l.) can be considered very frequent. *B. bicolor*, *B. chalybeiformis*, *B. implexa*, *B. osteola*, *B. pseudofuscescens*, *B. simplicior* and *B. varngiana* proved to be rare.

For the lack of new finds *B. bicolor* ought to be considered a species extinct from the Estonian lichen flora.

Several specimens taken for *B. chalybeiformis* turned out to be *B. intricans*. The specimens of the species *B. varngiana* and *B. pseudofuscescens* appeared to be easily distinguishable one from the other on the basis of morphological attributes too.

Not all the specimens belonging to this genus found in Estonia have been determined on the species level, therefore the above mentioned list is by no means complete.

РОД *CALOPLACA* TH. FR. В ЭСТОНИИ

Т. В. Рандлане

Почти 15 лет назад были опубликованы данные о нахождении 25 видов р. *Caloplaca* в Эстонской ССР [Трасс, 1970], недавно стало известно еще о двух видах [Trass, 1981]. Распространение видов р. *Caloplaca* в Эстонии заслуживает дальнейшего изучения, так как здесь обнаружен целый ряд новых видов, а некоторые ранее известные, очевидно, исчезли из нашей лишенофлоры. Приведенные ниже описания видов р. *Caloplaca* и данные об их распространении в Эстонии составлены на основе просмотра гербарного материала, имеющегося на кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ (ТУ) и Таллинского ботанического сада (ТВА). При этом изучены литературные источники следующих авторов: Magnusson [1944, 1950]; Nordin [1972]; Poelt [1969]; Wade [1965]; Wirth [1980]; Томин [1956]. В данных о распространении использованы сокращения фитогеографических районов и подрайонов Эстонии [Lirpmaa, 1935] (рис. 1). На карты распространения нанесены только такие местонахождения, которые утверждены гербарными образцами в ТУ и ТВА или о которых имеются конкретные литературные данные.

Характерными признаками р. *Caloplaca* Th. Fr. (*Teloschista-ceae*) являются накипное, плакоидное или чешуйчатое слоевище, большей частью леканоровые апотеции, бесцветные биполярные споры и содержание антрахинона париетина в эпитеции, нередко и в слоевище.

Виды из близких родов *Protoblastenia* (Zahlbr.) Steiner и *Fulgensia* Massal. et de Not., которые также содержат париетин, но имеют одноклеточные споры, здесь не рассматриваются. Лишайники из рода *Blastenia* Massal. отличаются от р. *Caloplaca* лецидеевыми апотециями, но это не может служить отличительным родовым признаком, так как существует ряд переходов между типами апотециев этих родов [Almborn, 1963; Wade, 1965]. Поэтому в современной систематике лишайников виды р. *Blastenia* присоединены к р. *Caloplaca*.

Иногда неясно, отнести ли данный экземпляр к секции *Gasparrinia* р. *Caloplaca* или к р. *Xanthoria* Th. Fr. Секция *Gasparrinia* (Tornab.) Th. Fr. характеризуется желтым, оранжевым или красноватым чешуйчатым или розетковидным слоевищем, имеющим на периферии маленькие лопасти. От р. *Xanthoria* эту секцию отличает отсутствие нижнего корового слоя и ризин. Последние имеются у вида *Caloplaca elegans* (Link) Th. Fr. и поэтому он в современной таксономии отнесен к р. *Xanthoria*. Этот вид имеет в Эстонии одно местонахождение — собран К. Мережковским в начале текущего столетия в окрестности Таллина [Трасс, 1967]. В. Рязанен [Räsänen, 1931] пишет, что видел этот вид в Таллине, но не собирал. В ТУ этот лишайник не представлен. Присутствие *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr. в лишенофлоре ЭССР в настоящее время можно считать сомнительным, так как в послевоенные годы он в Таллине и его окрестностях не был собран.

Нижеприведенная таблица определения видов р. *Caloplaca* включает и некоторые виды, еще не найденные в Эстонии (эти виды приводятся в определителе в скобках). В данной работе использованы следующие сокращения:

ап.	—	апотеций
диам.	—	диаметр
К	—	КОН
опр.	—	определил
сл.	—	слоевище
сл. кр.	—	слоевищный край
соб. кр.	—	собственный край
собр.	—	собрал
сп.	—	споры
+	—	положительная цветная реакция
—	—	отрицательная цветная реакция

Определитель видов р. *Caloplaca*.

1. Сл. беловатое, серое, темно-серое до черноватого, К — (только редко окрашивается от К в слабо-фиолетовый цвет) 19
— Сл. желтое, оранжевое, красноватое, от К краснеет 2
2. Сл. розетковидное, по периферии с более или менее выраженными лопастями (sect. *Gasparrinia*) 3
— Сл. накипное 14
3. Сл. серовато-розовое или красноватое, в центре ареолированное, по периферии с неясными лопастинками. Ап. с киноварно-красным диском. На силикатных камнях.

C. rubelliana (Ach.) Loijka

- Сл. желтое или оранжевое 4
- 4. Сл. с изидиями или соредиями 5
- Сл. без изидиев и соредиев 8
- 5. Сл. только с бугорчатыми изидиями 6
- Сл. только с соредиями 7
- 6. Сл. большое (2—3 см в диам.), явно розетковидное, зеленовато-желтое или желтое, лопасти длиной до 3—5 мм. Только на граните около моря.

C. verruculifera (Vainio) Zahlbr.

- Сл. меньше, в центре часто накипное и ареолированное, яично-желтое или оранжевое, лопасти длиной до 2 мм. На граните и известняке, редко на древесине.

(*C. granulosa* (Müll. Arg.) Jatta)

- 7. На земле и растительных остатках. Сл. в виде маленьких яично-желтых чешуек, часто местами распадающихся на соредии.

(*C. Tominii* Savicz)

- На граните. Сл. состоит из бледно-желтых чешуек, на которых встречаются сорали.

(*C. obliterans* (Nyl.) Blomb. et Forss.)

- На известняке. Сл. розетковидное, желтое или желто-оранжевое, часто в центре сероватое, матовое, с беловатым налетом. Сорали губовидные или головчатые.

C. decipiens (Arnold) Jatta

- 8. Сл. в виде явных листовидных розеток 9
- Сл. в виде маленьких выпуклых лопастинок, а в центре бугорчатое или зернистое 13
- 9. Сп. лимонновидные, утолщенные в средней части (6—12 мкм) 10
- Сп. эллипсоидные, толщиной 4—7 мкм в средней части 12
- 10. Кончики лопастей сильно расширены и сплюснуты. На известняке.

C. aurantia (Pers.) Hellbom)

- Лопасты выпуклые 11
11. Сл. желтовато-оранжевое, на концах лопастей обычно с налетом. На известняке.

C. heppiana (Müll. Arg.) Zahlbr.

- Сл. ярко-оранжевое, без налета. На известняковых или силикатных породах около моря.

C. thallicola (Well.) Du Rietz

12. Сл. желтое или оранжевое, без налета. Только на граните около моря.

C. scopularis (Nyl.) Lettau

- Сл. желтое, оранжевое или коричневатое, обычно сильно покрыто беловатым налетом. Очень полиморфный вид. Обычно на известняке, редко на граните или древесине.

C. saxicola (Hoffm.) Nordin

13. Сл. желтовато-оранжевое, центральная часть бугорчатая; лопасты в периферии маленькие и выпуклые. Часто имеется белое подслоевище. На известняке и граните около моря, обычно встречается в зоне лишайника *Verrucaria maura*.

C. marina Wedd.

- Сл. желтое. Лопастинки маленькие, часто редуцированные до зернышек. На известняке и граните около моря, может расти на слоевище *Verrucaria maura*.

C. microthallina Wedd.

14. Сл. соредиозное или лепрозное 15
— Сл. без соредиев и зернышек 16
15. Сл. серовато-желтое, лепрозное, всегда стерильное. Зернышки 0,1 мм в диам. Встречается на тенистых вертикальных известняковых и песчаниковых скалах, переходит на мхи.

C. chrysodeta (Vainio ex Räsänen) Dombro.

- Сл. яично- или зеленовато-желтое, соредиозное; величина соредиозных зернышек сильно варьирует. Часто встречаются ап. с соредиозным сл. краем. На известняках, реже на коре деревьев или древесине.

C. citrina (Hoffm.) Th. Fr.

16. Сл. серовато-розовое или красноватое 3
— Сл. желтое или оранжевое 17
17. Сл. серовато- или зеленовато-желтое, хорошо развитое. Ап. до 1,5 мм в диам. Сп. 12—18×7—10 мкм . . . 18
— Сл. явно желтое, слабо развитое, иногда почти незаметное или состоит лишь из отдельно разбросанных зернышек. Ап. до 0,5 мм в диам. Сп. 9—15×5—7 мкм. На камнях, редко древесине.

C. vitellinula (Nyl.) H. Olivier

18. Сл. может быть довольно тонкое. На коре деревьев, древесине.

C. flavorubescens (Huds.) Laundon

- Сл. обычно в виде толстой ареолированной корочки. На камнях.

C. flavovirescens (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.

19. Сл. с соралиями 20
— Сл. без соралей 21
20. Сорали желтые.

(*C. chrysophthalma* Degel.)

- Сорали серые.

(*C. obscurella* (Lahm) Th. Fr.)

21. Диск ап. черный. На известняках 22
— Диск желтый, оранжевый, красный или коричневатый, иногда черноватый, но тогда с желтоватым оттенком. На различных субстратах 24
22. Диск темно- или черно-коричневый, при смачивании водой становится светло-коричневым.

C. agardhiana (Flotow) Flagey

- Диск черный, при смачивании становится темно- или красновато-коричневым 23
23. Сл. сероватое, темно-оливковое или серовато-коричневое. Ап. сидячие. Сп. 13—18×7—10 мкм.

C. variabilis (Pers.) Müll. Arg.

- Сл. светло- или свинцово-серое. Ап. погруженные. Сп. 12—15×6—8 мкм.

C. chalybaea (Fr.) Müll. Arg.

24. На мхах и растительных остатках 25
— На коре деревьев, древесине, камнях 28
25. Диск плоский 26
— Диск выпуклый до почти полушаровидного, ржаво-красный или коричневатый.

C. leucoraea (Ach.) Deichm.

26. Диск оранжевый, красноватый или коричневатый . . . 27
— Диск сначала желтоватый, затем становится сероватым или почти черноватым, иногда с налетом, окружен беловатым сл. краем.

C. stillicidiorum (Vahl.) Lyngé

27. Диск темно-оранжевый, красноватый или кирпично-коричневый. Сп. 13—17×6,5—7,5 мкм.

C. cinnamomea (Th. Fr.) H. Olivier

- Диск желтовато-оранжевый. Сп. 18—21×7—10 мкм.

C. jungermanniae (Vahl.) Th. Fr.

28. На коре деревьев и древесине 29
— На камнях 32
29. Восково-желтый диск окружен постоянным белым или серым сл. краем.

C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.

- Диск темнее, сл. край быстро исчезает 30
30. Сл. всегда хорошо развитое, бугорчато-бородавчатое.

Диск ржаво-красный до коричневого, окружен постоянным соб. краем.

C. ferruginea (Huds.) Th. Fr.

- Сл. иногда слабо развитое. Диск желтовато-оранжевый, ап. маленькие (до 0,8 мм в диам.) 31
31. Ап. очень маленькие (0,2—0,5 мм в диам.). Диск желтый, сл. кр. отсутствует. Сп. в сумке по (8) 12—16, 8—12×5—7 мкм, с толстой перегородкой (1/2 от диам. споры).

C. cerinella (Nyl.) Flagey

- Ап. 0,3—0,8 мм в диам. Диск темно-желтый или оранжевый, у молодых ап. встречается сл. кр. Сп. в сумке по 8, 10—16×5—7,5 мкм, перегородка 1/4—1/3 от длины споры.

C. holocarpa (Hoffm.) Wade

32. На силикатных породах 33
- На известняковых породах 35
33. Темно-желтый или оранжевый диск окружен постоянным серым сл. краем.

C. chlorina (Flotow) Sandst.

- Диск темно-оранжевый, коричневатый или красный, сл. кр. отсутствует 34
34. Оранжевый или коричневатый плоский диск окружен соб. краем светлее его.

C. atroflava (Turner) Mong.

- Ржаво-красный или коричневый диск позднее становится выпуклым, окружен соб. краем одного цвета с ним.

C. ferruginea (Huds.) Th. Fr.

35. Сл. в виде толстой молочно-белой корочки. Ап. погруженные в сл., кроваво-красный диск окружен оранжевым соб. краем и белым исчезающим сл. краем.

C. erythrocarpa (Pers.) Zwackh

- Сл. тонкое, диск желтый или оранжевый 36
36. Сл. молочно-белое, часто совсем незаметное. Оранже-

вый диск при смачивании водой становится несколько прозрачным. Сп. $16-21 \times 8-9$ мкм с заметно тонкой (2,5—3 мкм) перегородкой.

C. lactea (Massal.) Zahlbr.

— Сл. сероватое, иногда почти незаметное. Диск темно-желтый или оранжевый, при смачивании водой не изменяется. Сп. $10-16 \times 5-7,5$ мкм, перегородка $1/4-1/4$ от длины споры.

C. holocarpa (Hoffm.) Wade

1. *C. agardhiana* (Flotow) Flagey
in Mem. Soc. d'Emulat. Doubs: 247 (1886).

Сл. в виде беловато- или красновато-серой тонкой шероховатой корочки. Диск черно-коричневый, при смачивании водой становится светло-коричневым, со светлым вздутым и цельным сл. краем. Сп. $12-17 \times 7-9$ мкм [Томин, 1956; Migula, 1929].

Встречается на известняках; ксероконтинентальный лишайник.

В Эстонии найден один раз (рис. 1) в конце прошлого века на о-ве Сааремаа (Емос) [Bruttan, 1870]. В ТУ экземпляр А. Бруттана отсутствует.

Систематическое положение этого вида неясное, например, В. Вирт [Wirth, 1980] считает *C. agardhiana* (Ach.) Massal. синонимом *C. alociza* (Massal.) Migula. Д. Хоксворт и др.

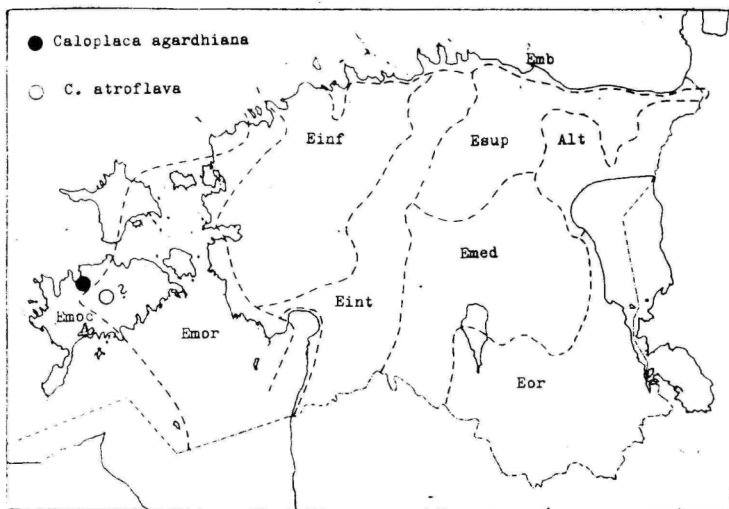


Рис. 1

[Hawksworth et al., 1980] приводят *C. variabilis* f. *acrustacea* Müll. Arg. как синоним *C. alociza*. В. Мигула [Migula, 1929] дает описания как для *C. alociza*, так и для *C. agardhiana*. Самое важное различие, по Мигула, между видами *C. alociza* и *C. agardhiana* — в размерах спор (у первого — $8-12 \times 5-6$ мкм, у второго — $12-17 \times 7-9$ мкм), а также в том, что темно-коричневый диск у второго при смачивании водой светлеет. А. Цальбрукнер [Zahlbruckner, 1931] рассматривает все названные три таксона отдельно.

Так как нет возможности исследовать оригинальный материал из Эстонии, а новых находок этого вида нет, то *C. agardhiana* следует считать маловероятным видом в лишенофлоре Эстонии.

2. *C. atroflava* (Turner) Mong.

in Bull Geogr. Bot. 23 ann.: 192 (1914). — *C. turneriana* (Ach.) H. Olivier

Сл. в виде темно-серой тонкой корочки, часто со слабым фиолетовым оттенком, К+. Ап. обычно многочисленные, $0,4-0,5(0,7)$ мм в диам., с плоским оранжевым или коричневым диском, который окружен толстым хорошо выраженным соб. краем желтого или оранжевого цвета. Сп. $14-17 \times 8-9$ мкм [Magnusson, 1944, Wade, 1965].

Встречается на силикатных породах. Принадлежность к географическому элементу не определена.

В Эстонии известна по литературным данным одна находка на о-ве Сааремаа (Emog), собр. А. Бруттан [Räsänen, 1931, 121] (рис. 1). В ТУ этот вид не представлен, образец хранится в Риге. Так как новых находок нет, то наличие этого вида в Эстонии вызывает сомнение.

3. *C. aurantia* (Pers.) Hellbom

in Bihang till Kgl. Svensk Vetensk.-Akad. Handl. 16: 60 (1889). — *Placodium callopismum* (Ach.) Merat

Сл. розетковидное, $10-50$ мм в диам., яично-желтое или оранжево-желтое, К+, обычно в центре ареолированное и темнеющее, часто с налетом. Кончики лопастей сильно расширенные и сплюснутые. Ап. с оранжевым диском, $0,5-1,0$ мм в диам., обычно скученные в центре розеток. Сп. лимонновидные, сильно вздутые в середине, $10-16 \times 7-12$ мкм, с перегородкой $1/2$ от длины споры [Wade, 1965].

Встречается на известняках; субсредиземноморский вид.

Вид включен в список лишайников ЭССР Х. Трассом [1967] по сборам В. Рязянена, Г. Оберга и Ю. Сейма. Все коллекторы использовали название *Placodium callopismum* (Ach.) Merat,

которое сейчас действительно считается синонимом данного вида. Но, очевидно, в работе В. Рязянена [Räsänen, 1931] *P. callopismum* является синонимом *C. heppiana* (Müll. Arg.) Zahlbr., так как в определительной таблице рядом с названием *P. callopismum* приводится еще название *Placodium aurantium* (Pers.) Vainio и характеристика этого вида. Часть материала В. Рязянена находится в Хельсинки. И. Нордин [Nordin, 1972] ввел *Placodium callopismum* var. *lividoferruginea* Räsänen (Кунда — Emb) в синонимику *Caloplaca saxicola* (Hoffm.) Nordin. Г. Оберг [Åberg, 1935] приводит местонахождение вида *P. callopismum* на о-вах Пакри (Емог) и упоминает сборы В. Рязянена из Кунды. Собранный им материал не сохранился. Единственный экземпляр, который хранится в ТУ, собрал Ю. Сейм в 1942 г. на развалинах Кабелимяги (Пирита — Emb). При ревизии этот образец был определен как *C. heppiana*, что, однако, следует проверить.

И. Нордин [Nordin, 1972] не считает реальным произрастание субсредиземноморского вида *C. aurantia* на нашей территории. Очевидно, этот вид следует вычеркнуть из списка лишайников ЭССР.

4. *C. cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.
in Nova Acta Soc. Sc. Upsal. ser. 3, 3: 218 (1861). — *Placodium gilvum* (Hoffm.) Vainio

Сл. в виде пепельно-серой, темно-серой или беловатой тонкой корочки, по краю часто с каймой черноватого подслоевища,

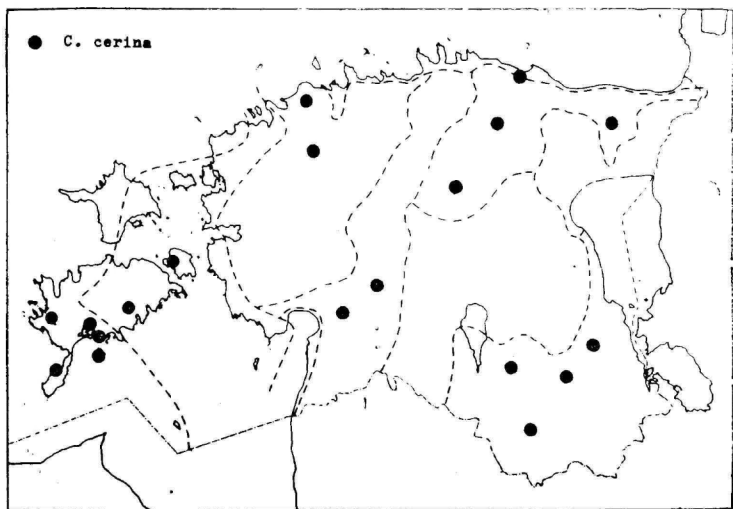


Рис. 2

К —. Ап. обычно многочисленные, до 1,5—2,0 мм в диам., часто неправильной формы, с извилистыми краями. Диск плоский или вогнутый, восково-желтого цвета. Сл. кр. беловато- или темно-серый, хорошо заметный, постоянный, цельный, часто извилистый. Сп. 10—15×6—9 мкм [Томин, 1956; Wade, 1965].

Мультирегиональный лишайник, который встречается на коре лиственных пород, реже на древесине.

В Эстонии известно приблизительно 20 местонахождений (рис. 2).

5. *C. cerinella* (Nyl.) Flagey
in Cat. Lich. Algerie: 31 (1896).

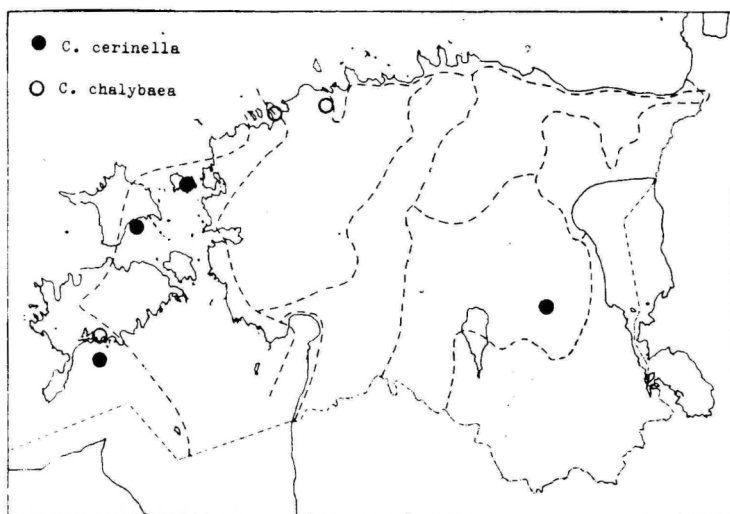


Рис. 3

Сл. в виде очень тонкой серой корочки, часто исчезающее, К —. Ап. маленькие, 0,2—0,3 (0,5) мм в диам., с желтым плоским или немного выпуклым диском. Соб. кр. немного светлее диска. Сп. по 8, 12 или 16 в сумке, 8—12×5—7 мкм, с толстой перегородкой — 1/2 от длины споры [Томин, 1956; Wade, 1965].

Неморальный вид, встречающийся на коре лиственных деревьев, особенно на *Sambucus niger*.

По внешнему виду *C. cerinella* напоминает молодые экземпляры вида *C. holocarpa*, от которого отличается отсутствием сл. края, большим количеством спор в сумке и более толстой перегородкой.

В ЭССР известно 4 местонахождения этого вида (рис. 3):

о. Абука (Емос), *Populus tremula*, собр. и опр. В. Рязянен, 1929; Реэвлимяэ (Емед), *Populus tremula*, собр. и опр. С. Пярн, 1957; о. Вормси (Емор), *Juniperus communis*, собр. и опр. Л. Мартин и Т. Пийн, 1979; о. Кассари (Емор), *Populus tremula*, собр. и опр. Т. Рандлане, 1984.

6. *C. chalybaea* (Fr.) Müll. Arg.

in Mem. Soc. Phys. et Hist. Nat. Geneve 16: 388 (1862)

Сл. в виде светлой или свинцово-серой толстой корочки, в центре ячеисто-площадочное, по периферии лучисто потрескавшееся и иногда ограниченное черным подслоевищем. Ап. 0,5—1,0 мм в диам., погруженные в сл. или полусидячие. Диск плоский или слабо вогнутый, черный, иногда с беловатым налетом, окружен сл. краем одного цвета со слоевищем или светлее. Сл. 12—15 × 6—8 мкм [Томин, 1956; Magnusson, 1950; Wade, 1965].

Голарктический вид; встречается на известняках.

Внешне напоминает *Aspicilia calcarea*, вместе с которым часто и растет [Wade, 1965].

В Эстонии найден трижды (рис. 3): А. Бруттаном [Bruttan, 1870] — на о-ве Сааремаа (Емос); В. Рязяненом [Räsänen, 1931] — в Пальдиски (Емор) и Хаберсти в окрестностях Таллина (Етв). Однако А. Бруттан отмечает, что он не совсем уверен в правильности определения этого вида. В ТУ нет образцов названного вида из Эстонии, материал А. Бруттана сохраняется в Риге. Очевидно, *C. chalybaea* следует считать маловероятным для Эстонии видом.

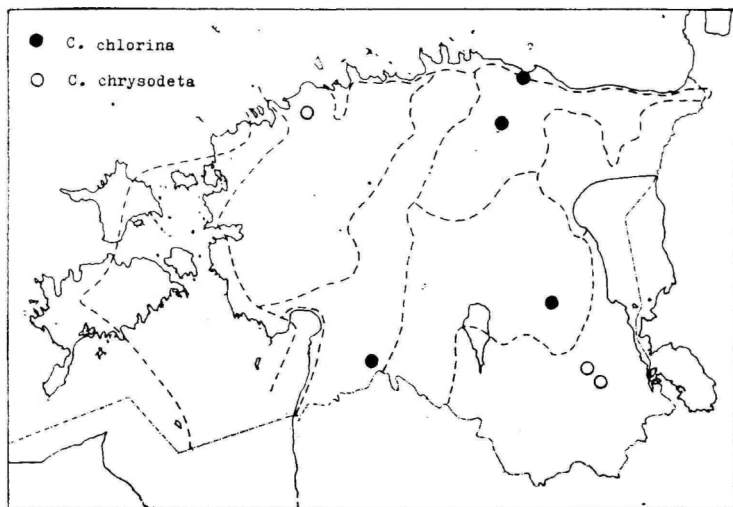


Рис. 4

7. *C. chlorina* (Flotow) Sandst.
in Abhandl. Nat. Ver. Bremen, vol. 21: 217 (1912). — *C. cerina*
var. *chlorina* (Flotow) Müll. Arg.

Сл. в виде толстой зеленовато-серой или черноватой ареолированной корочки. Ап. 0,5—1,0 мм в диам. Диск плоский или немного вогнутый, темно-желтый до оранжевого, окружен серым сл. краем, часто светлее самого слоевища. Сп. 13—15 × 7—8 мкм (Томин, 1956; Wade, 1965).

Голарктический вид, встречается на силикатных породах.

В Эстонии найден более десяти раз [Räsänen, 1931; Trass, 1970], но в ТУ сохраняется только один экземпляр — окрестность Раквере (Esup), собр. Э. Пармасто (1946) (рис. 4).

8. *C. chrysodeta* (Vainio ex Räsänen) Dombro.
in Kõnsp. Fl. Lish. Murm. Sev.-Vost. Finlyandii: 99 (1970). —
Leproplaca chrysodeta (Vainio ex Räsänen) Laundon.

Сл. в виде серовато-желтой корочки из рассеянных маленьких зернышек 0,1 мм в диам., которые позднее сливаются в толстую ареолированную корочку, К+. Ап. не известны.

Фотофобный вид, встречающийся на тенистых вертикальных известняковых скалах и мхах [Laundon, 1974].

Приводится для Эстонии Х. Трассом [Trass, 1981]. Образцы этого вида собраны на известняке в Вяэна (Einf) (собр. Х. Трасс 1947) и на красном девонском песчанике на берегах рек Ахья и Пиуза (Eor) (собр. Х. Трасс 1958, Р. Тенсон 1969) и определены И. Нордином (рис. 4).

В современной систематике лишайников этот вид перенесен в отдельный р. *Leproplaca* (Nyl.) Hue, характерными признаками которого являются лепрозное слоевище, отсутствие плодовых тел и содержание антрахинона париетина [Laundon, 1974].

9. *C. chrysophthalma* Degel.
in K. Svenska Vet. Akad. Skr. i Naturskyddser 46: 56 (1944).

Сл. в виде тонкой желтовато-серой соредиозной корочки, К—. Сорали точковидные, иногда сливающиеся, ярко-желтые К+. Ап. до 1 мм в диам., встречаются редко. Диск плоский или немного вогнутый, оранжевый до коричневого, с более светлым соб. и желтоватым сл. краем. Сп. 10—13 (17) × 7—9 мкм [Laundon, 1963, Wade, 1965].

Встречается на стволах лиственных деревьев.

Для Эстонии указала А.-Л. Сымермаа [1968]. Единственный экземпляр собран и определен ею на о-ве Сааремаа, Тагамыйза, Веэре (Eмос), на стволе *Pinus silvestris*, 1967. При про-

верке этот образец оказался видом *C. citrina* var. *phlogina* (Ach.) H. Olivier. Отличительные признаки: желтое сл., К+, отсутствие ограниченных соралей (у *C. citrina* соредии развиваются разбросанно) и более светлый диск апотециев.

Следовательно, *C. chrysophthalma* следует вычеркнуть из списка лишайников Эстонии.

10. *C. cinnatomea* (Th. Fr.) H. Olivier
in Mem. Soc. Nat. Sc. Natur Cherbourg, vol. 37: 137 (1909).

Сл. в виде очень тонкой серой или беловатой корочки или почти незаметное, К—. Ап. многочисленные, 0,7—1,0 мм в диам., иногда извилистые. Диск сначала плоский, темно-оранжевый или красноватый, окружен довольно толстым соб. краем такого же цвета. Позднее диск становится немного выпуклым, кирпично-коричневым, а край истончается или даже исчезает. Сп. 13—17 × 6,5—7,5 мкм, с толстой перегородкой (5 мкм) [Magnusson, 1944; Poelt, 1969].

Аркто-альпийский лишайник, встречающийся на мертвых или живых мхах и на растительных остатках.

В ТУ имеется один экземпляр этого вида из Эстонии, но без более точных данных о местонахождении и обитании. Поэтому следует *C. cinnatomea* считать сомнительным членом нашей лишенофлоры.

11. *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr.
in Nova Acta Soc. Sc. Upsal, ser. 3,3: 218 (1861).

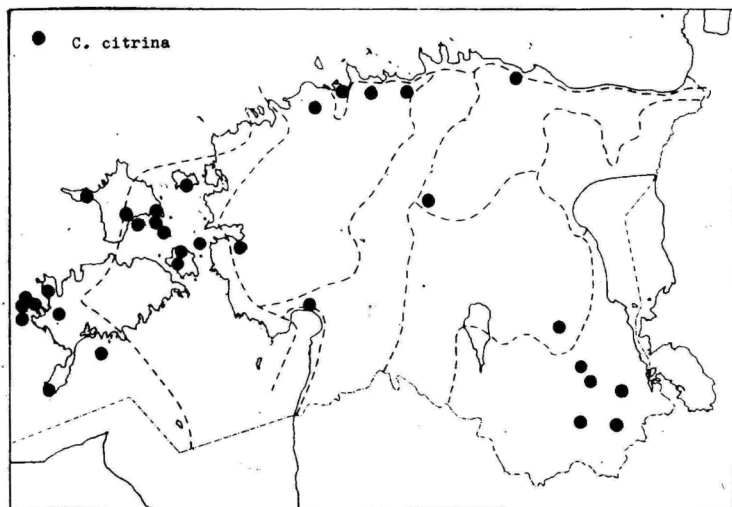


Рис. 5

Сл. в виде яично- или зеленовато-желтой мелкозернистой соредиозной корочки, часто состоящей из отдельных ячеек, разделенных трещинами, К+. Ап. 0,3—0,1 мм и диам. Диск плоский или впоследствии выпуклый, оранжево-желтый или ярко-желтый. Сл. край тонкий, иногда соредиозный, часто исчезающий. Сп. 10—16 × 5—8 мкм [Томин, 1956; Wade, 1965].

Мультирегиональный вид, встречается главным образом на известняках, реже на коре деревьев или на древесине (*C. citrina* var. *phlogina* (Ach.) H. Olivier).

И. Нордин [Nordin, 1972] переносит этот вид в секцию *Gasparrinia*, так как молодые стадии развития слоевища могут иметь маленькие, по краям соредиозные чешуйки (*C. citrina* var. *flavocitrina* (Nyl.) Wade).

В Эстонии известно более 30 местонахождений (рис. 5); четыре экземпляра собраны с древесины и коры деревьев.

12. *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss.
in Sylloge Lich. Ital.: 240 (1900). — *Placodium tegulare*
(Ehrh.) Vainio

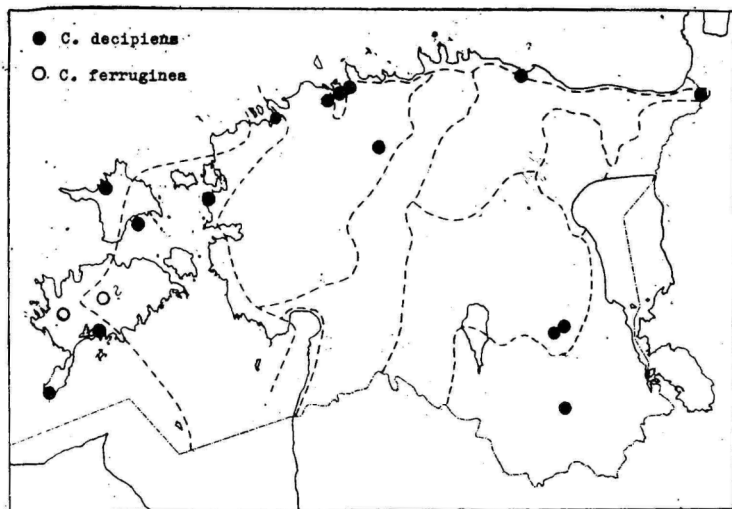


Рис. 6

Сл. в виде золотисто- или оранжево-желтых листовидных розеток, покрытых налетом и соралиями, К+. Розетки в центре темнеющие, бугорчатые, а по периферии с ясно развитыми выпуклыми лопастями. Сорали головчатые или губовидные, золотисто-желтые, обычно развиваются в центре, но могут встречаться и на лопастях, К+. Ап. довольно редкие, 0,3—1,0 мм в диам., с оранжевым вогнутым или плоским диском и с тол-

стым зазубренным, иногда соредиозным сл. краем. Сп. $13-16 \times 7-9$ мкм, с толстой перегородкой ($1/2$ от длины споры) [Томин, 1956; Wade, 1965].

Растет на известняках, на кирпичных или бетонных стенах и т. д. Голарктический вид.

В Эстонии собран более 10 раз (рис. 6). Нитрофильный апофит, часто встречающийся и в городах (Таллин, Тарту, Нарва, Выру).

13. *C. erythrocarpa* (Pers.) Zwackh
in Flora, vol. 45: 487 (1862). — *C. lallavei* (Clemente ex Ach.) Flagey

Сл. в виде толстой молочно-белой, в центре ячеисто-потрескавшейся корочки, по периферии с неявными лопастями, К—, диам. до 3 см. Ап. обычно малочисленные, скученные, маленькие (до 0,5 мм в диам.), погруженные в сл. Диск плоский, кроваво-красный, окружен двойным краем: соб. край оранжевый, светлее диска; сл. край белый, исчезающий. Сп. $16-18 \times 4-6$ мкм [Томин, 1956; Poelt, 1969]; по А. Вейду [Wade, 1965] — $12-16 \times 6-9$ и по В. Рязанену [Räsänen, 1931] — $8-12 \times 4-7$ мкм.

Субсредиземноморский вид, встречающийся на известняках.

В Эстонии была известна одна находка — В. Рязанен [Räsänen, 1931] нашел этот вид на известняковой стене в Кунда (Emb). Этот экземпляр сохраняется в Хельсинки. Новых находок нет, Х. Трасс [Trass, 1981] считает, что *C. erythrocarpa* исчез из нашей лишенофлоры в связи с уничтожением его местообитания.

14. *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr.
in Nov. Act. Soc. Sc. Upsal, ser. 3, 3: 223 (1861).

Сл. в виде пепельно- или темно-серой бугорчато-бородавчатой, в центре часто потрескавшейся корочки, иногда слабо разбитое, К—. Ап. 0,5—1,0 (2,0) мм в диам., расположены разбросанно или скученно. Диск плоский или впоследствии немного выпуклый, ржаво-красный до коричневого, при смачивании водой не изменяется; окружен постоянным соб. краем, иногда извилистым, одного цвета с диском, а у молодых апотециев немного светлее. Сп. (12) $14-17 \times 6-9$ мкм, с толстой перегородкой ($1/2$ от длины споры) [Томин, 1856; Magnusson, 1944; Wade, 1965].

Мультирегиональный вид, встречается на коре деревьев, на древесине, на силикатных породах.

В Эстонии было известно одно местонахождение — А. Бруг-

тан [Bruttan, 1870] собрал этот вид на о-ве Сааремаа (Emog) на коре можжевельника. Одна новая находка также на о-ве Сааремаа, в Вийдумяэском государственном заповеднике, Аудаку (Emoc), на коре *Fraxinus excelsior*, собр. и опр. Т. Рандлане, 1976 (рис. 6).

15. *C. flavorubescens* (Huds.) Laundon
in Lichenol., vol. 8, p. 2: 147 (1976). — *C. aurantiaca* auct.
— *C. salicina* (Schrader ex Gmelin) Scat.

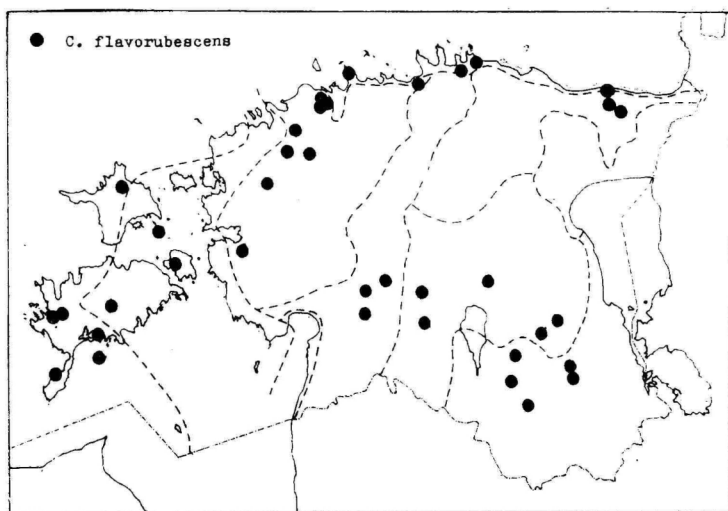


Рис. 7

Сл. в виде серовато- или зеленовато-желтой корочки, К+. Ап. обычно многочисленные, до 3,0 мм в диам. Диск плоский или слабо выпуклый, оранжевый до слабо коричневатого, окружен двойным краем. Соб. кр. одного цвета с диском или немного светлее, постоянный, цельный, ровный или извилистый; сл. кр. — зубчатый и быстро исчезающий. Сп. широкоэллипсоидные, 12—18 × 7—10 мкм, с перегородкой 1/3 от длины споры. Характерный признак этого вида — маленькие капли масла в нижней части гимения и в гипотеции [Томин, 1956; Wade, 1965].

Мультирегиональный вид, встречающийся на коре деревьев и на древесине.

В своей статье Дж. Лондон [Laundon, 1976] показывает, что широко распространенный лишайник *C. aurantiaca* должен иметь название *C. flavorubescens*, так как последний описан раньше (1762); кроме того, оригинальное описание вида *Lichen*

aurantiacus Lightfoot (1777) совпадает с признаками вида *C. ferruginea* и таким образом название *C. aurantiaca* является синонимом последнего.

В Эстонии известно более 30 местонахождений (рис. 7); это самый обычный вид рода *Caloplaca* на нашей территории, больше всего встречающийся на коре лиственных деревьев, особенно на осины и тополях.

16. *C. flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.
in die Flecht. Tirol: 180 (1902). — *C. aurantiaca* var. *flavovirescens* (Wulfen) Th. Fr.

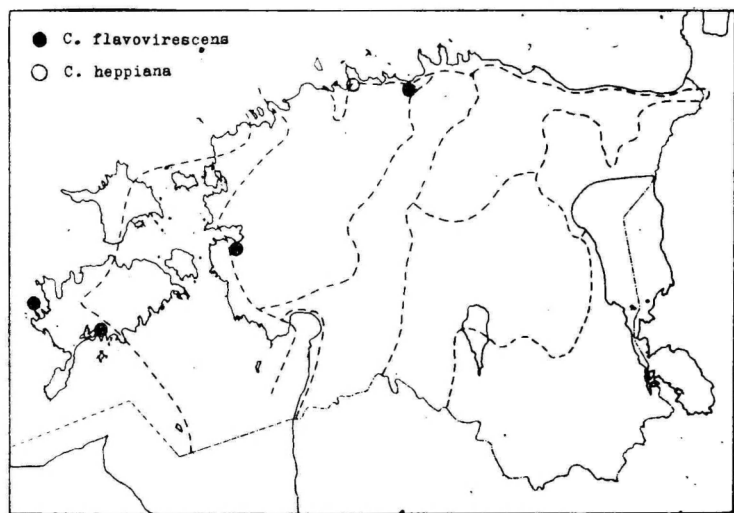


Рис. 8

Сл. в виде серовато- или лимонно-желтой толстой ареолированной корочки, К+. Ап. многочисленные, 0,5—1,0 мм в диам. Диск светло- или темно-оранжевый до коричневатого, окружен двойным краем: соб. кр. с диском одного цвета, постоянный цельный; сл. кр. — быстро исчезающий. Сп. 12—18 × 7—10 мкм [Томин, 1956; Wirth, 1980].

Встречается на известняковых и силикатных породах.

Систематический ранг этого таксона не совсем ясен — некоторые авторы (Wade, 1965; Duncan, 1970) не считают *C. flavovirescens* самостоятельным видом, а разновидностью *C. aurantiaca*, которая растет на камнях и имеет более толстое сл. Дж. Лондон [Laundon, 1976] не считает такое объединение достаточно обоснованным, так как кроме различий в морфологии слоевища, виды *C. flavorubescens* (более правильное название

для *C. aurantiaca*) и *C. flavovirescens* различны и по экологической амплитуде — эпифитный *C. flavorubescens* более чувствителен к загрязнению воздуха, чем эпилитный *C. flavovirescens*.

В Эстонии собран четыре раза (рис. 8): на о-ве Сааремаа, в Кингисеппа (Емос) [Räsänen, 1931]; в Куусалу (Еинф) (собр. Э. Пармасто); в Лихула (Еинф) (собр. Х. Трасс); на о-ве Вилсанди (Емос) (собр. Т. Рандлане).

17. *C. heppiana* (Müll. Arg.) Zahlbr.
in An. Naturhist. Hofmuseums Wien 5: 27 (1890). — *C. aurantia* var. *heppiana* (Müll. Arg.) Poelt.

Сл. розетковидное, 10—50 мм в диам., желтовато- или коричневато-оранжевое, с налетом или без, К+. Центральная часть слоевища бородавчатая, с маленькими лопастиками или ареолированная. По периферии лопасти более узкие (0,5—0,75 мм), чем у близкого вида *C. aurantia*, выпуклые, на концах немного расширенные. Ап. 0,5—1,0 мм в диам., с оранжевым плоским или немного выпуклым диском. Сп. лимонновидные, 8—15 × 5—10 мкм, с перегородкой 1/2 от длины споры (Poelt, 1969; Wade, 1965).

Встречается на известняках.

Для Эстонии приводится автором [Рандлане, 1982]. По данным литературы [Räsänen, 1931; Åberg, 1935], на нашей территории был собран лишайник *Placodium callopismum* (Ach.) Merat — название, которое сейчас является синонимом для *C. aurantia*, но в вышеуказанных работах, очевидно, обозначало *C. heppiana* (см. раздел 3). Гербарный материал сохраняется в Хельсинки, а образцы Г. Оберга не сохранились. Единственный экземпляр в ТУ под названием *P. callopismum* был собран Ю. Сеймом в 1942 г. на развалинах в Кабелимяги, Пирита (Emb) (рис. 8). Предварительно этот образец был определен как *C. heppiana* [Рандлане, 1982], что, однако, следует проверить. Поэтому присутствие вида *C. heppiana* в Эстонии остается сомнительным. *C. heppiana* также субсредиземноморский лишайник как и *C. aurantia*, но распространен дальше на север, найден в Норвегии и Швеции (в преобладающем большинстве на о-вах Готланд и Эланд). Поэтому распространение этого вида и на нашей территории вполне вероятно.

18. *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade
in Lichenol., vol. 3, p. 1: 11 (1965). — *C. pyracea* (Ach.) Th. Fr.

Сл. в виде сероватой тонкой корочки, иногда почти незаметной, К—. Ап. маленькие, 0,3—0,5 (0,8) мм в диам. обычно скученные и потому часто угловатые. Диск темно-желтый или оран-

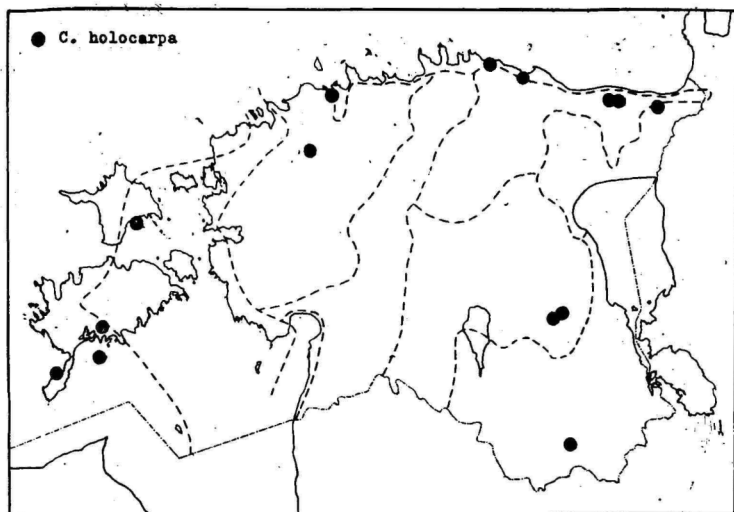


Рис. 9

жевый, слабо вогнутый или плоский, редко становится выпуклым; окружен двойным краем — соб. кр. довольно толстый, одного цвета с диском или немного светлее, постоянный; сл. кр. цвета слоевища, виден только у молодых апотециев. Сп. $10-16 \times 5-7,5$ мкм, перегородка $1/4-1/3$ от длины споры [Томин, 1956; Wade, 1965].

Мультирегиональный вид, встречается на коре деревьев, древесине и известняковых камнях.

Отличие от *C. cerinella* см. у этого вида.

В Эстонии собирали *C. holocarpa* уже А. Бруттан [Bruttan, 1870] под названием *Callophisma luteoalbum* Turner и В. Рязанен [Räsänen, 1931] под названием *Placodium cerinum* (Ehrh.) Vainio. Сейчас известно приблизительно 20 находок, главным образом на коре лиственных деревьев (рис. 9).

19. *C. jungermanniae* (Vahl) Th. Fr.

in Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal., ser. 3, vol. 3: 221 (1861).

Сл. в виде беловатой или светло-серой бугорчато-бородавчатой корочки, К—. Ап. до 1,5 мм в диам., часто неправильной формы и с извилистыми краями. Диск плоский, оранжевый, оранжево-коричневатый или желтоватый, окружен довольно толстым постоянным и цельным соб. краем и зубренным исчезающим сл. краем. Сп. $18-21 \times 7-10$ мкм, с перегородкой $3,5-4$ мкм [Томин, 1956; Poelt, 1969].

Аркто-альпийский вид, встречается на растительных остатках, мхах, реже на земле и камнях.

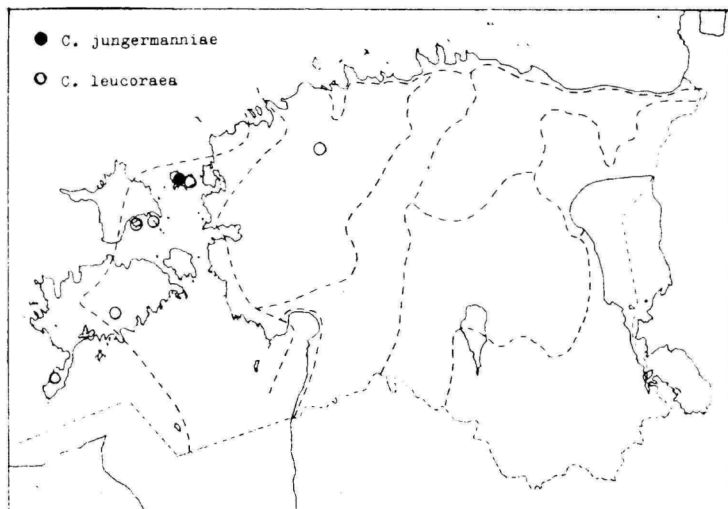


Рис. 10

В Ю имеет один экземпляр без точных данных местонахождения и — обитания, и в ТВА — один экземпляр, найденный на о-ве Вормси (Емог) на мхах на альваре (собр. Т. Пийн 1979, опр. Т. Рандлане) (рис. 10).

20. *C. lactea* (Massal.) Zahlbr.
 in Öesterr. Bot. Zeitschr. 51: 346 (1901).

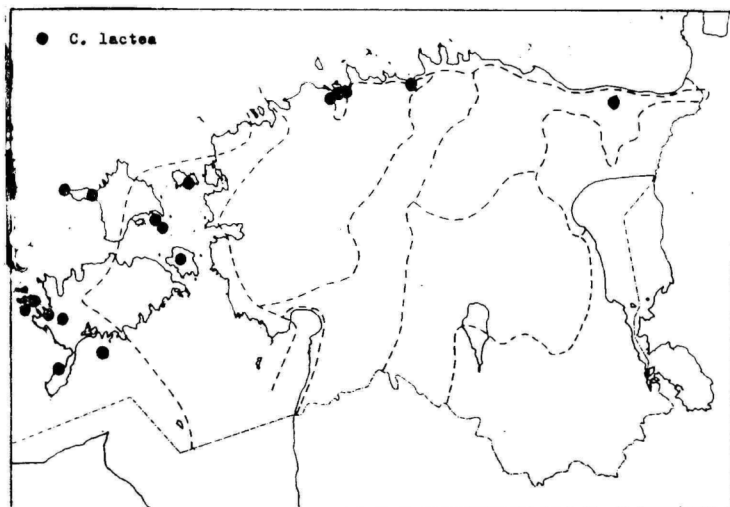


Рис. 11

Сл. в виде молочно-белой корочки или часто полностью эндолитное и незаметное, К—. Ап. обычно многочисленные, иногда скученные, до 0,5 мм в диам., с оранжевым или желтовато-оранжевым, немного вогнутым или плоским диском, который при смачивании водой становится слегка прозрачным. Сл. кр. сохраняется только у молодых апотециев, позже виден лишь соб. кр. одного цвета с диском или немного светлее. Сп. большие (16—21 × 8—9 мкм), с заметно тонкой (2,5—3 мкм) перегородкой [Томин, 1956; Wade, 1965].

Голарктический вид, встречается на известняковых камнях.

В 1970 г. было известно два местонахождения в Эстонии [Трасс, 1970], сейчас в ТУ имеется уже 17 образцов из разных районов ЭССР (рис. 11). Очевидно, *C. lactea* довольно обычный вид на известняковой гальке, но ранее редко замечался.

21. *C. leucoraea* (Ach.) Deichm.
in Meddel. Grönland, vol. 3: 482 (1892). — *Blastenia sinapisperma* (Lamy) Massal.

Сл. в виде беловато- или пепельно-серой бугорчато-бородавчатой корочки, К—. Ап. многочисленные, 0,4—0,8 мм в диам. Диск выпуклый до почти полушаровидного, ржаво-красный, ржаво-коричневый, иногда коричневаточерный, со скоро исчезающим соб. краем. Сп. 12—22 × 6—12 мкм, с толстой перегородкой [Томин, 1956; Wirth, 1980].

Аркто-альпийский вид, встречается на мхах, растительных остатках, реже на известняковой почве и известняках.

В Эстонии найден шесть раз (рис. 10): в Хагери (Einf) [Räsänen, 1931]; на о-ве Сааремаа, Асва (Emog) (собр. Х. Трасс, 1959, опр. Т. Пийн) и на о-ве Сырве того же о-ва, Лью (Emoc), (собр. и опр. Т. Рандлане, 1983); на о-ве Вормси (Emog) (собр. Т. Пийн, 1979, опр. Т. Рандлане); на о-ве Саарнаки (Emog) (собр. и опр. Т. Рандлане, 1982); на о-ве Кассари (Emog) (собр. и опр. Т. Рандлане, 1984).

22. *C. marina* (Wedd.) Zahlbr.
in Zur Method Grundl. d. Mod. Pflanzensoc.: 170 (1921). — *Placodium lobulatum* Flagey

Сл. в виде светло- или оранжево-желтоватой корочки с более или менее выраженными лопастинками на краях, или состоит лишь из маленьких выпуклых лопастинок, расположенных разбросанно, К+. Иногда на краях развивается белое подслоевище. Ап. 0,5—1,0 мм в диам. Плоский оранжевый диск окружен цельным или немного зазубренным сл. краем. Сп. 10—16 × 4—7 мкм, с перегородкой 1/3 от длины споры (Wade, 1965).

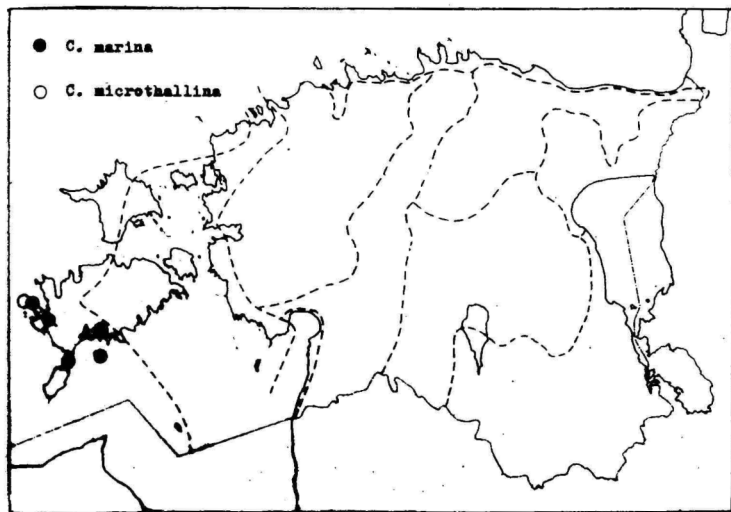


Рис. 12

Субокеанический вид, встречается на известняковых и силикатных камнях около моря, часто в зоне лишайника *Verrucaria tauro*.

В Эстонии собран несколько раз (рис. 12): на о-ве Абрюка (Емос) [Bruttan, 1870; Räsänen, 1931]; на о-вах Вайка (Емос) (собр. В. Рязянен, 1929 и Э. Хейрен, 1935, опр. И. Нордин); на о-ве Сааремаа в Каугатома, Кууснымме и Рандвере (Емос) [Трасс, 1967]; на разных островах в Вилсандиском государственном заповеднике (Емос) [Рандлане, 1982].

23. *C. microthallina* (Wedd.) Zahlbr.
in Catal. Lich. Univers., vol. 7: 247 (1931).

Сл. очень маленькое, 1—3 мм в диам., светло-желтое, в виде разбросанных и нерегулярных маленьких лопастинок, которые могут быть редуцированы до зернышек (особенно в центре слоевища) К+. Ап. 0,5—0,8 (1,0) м в диам., с плоским или немного выпуклым желтоватым или оранжевым диском, который окружен цельным или зазубренным сл. краем. Сп. 11—18 × 5—8 мкм, с перегородкой 1/3 от длины споры (Wade, 1965).

Субокеанический лишайник, который встречается на известняковых и силикатных камнях около моря, часто, как и предыдущий вид, в зоне лишайника *Verrucaria tauro*. Очень похож на некоторые формы вида *C. marina*, от которых отличается более светлой окраской слоевища и тем, что лопастинок могут редуцироваться до зернышек.

Для Эстонии приводит впервые И. Нордин [Nordin, 1972] с о-ва Вилсанди (Емос) (собр. В. Рязянен, 1929 и Э. Хейрен, 1935, опр. И. Нордин) (рис. 12.). Из этих материалов в ТУ имеется один экземпляр. На о-ве Вилсанди на приморских известняковых скалах этот вид был собран и автором [Рандлане, 1981]. Очевидно, *C. microthallina* не более редкий лишайник, чем *C. marina*, но оставался малозаметным и поэтому редко собирался.

24. *C. obliterans* (Nyl.) Blomb. et Forss.
in Points — Förteckning: 69 (1880).

Сл. нерадиальное, состоит из разбросанных или нерегулярно сгруппированных желтых соредиозных лопастей, К+. Лопастинки выпуклые, длиной до 1,5 мм, без нолета. Часто видно беловатое или бледно-желтое подслоевище. Сорали желтые, маленькие, точковидные. Обычно стерильное [Wade, 1965; Poelt, 1969].

Встречается на силикатных горных породах.

В Эстонии нашел В. Рязянен [Räsänen, 1931] в Кунда (Emb) на известняковой стене. Гербарный материал не сохранился. По мнению Х. Трасса [Trass, 1981], к настоящему времени этот вид исчез из нашей лишенофлоры. И. Нордин [Nordin, 1972: 139—140] считает вообще невероятным произрастание этого вида в Эстонии, т. к. *C. obliterans* кальцифобный монотаный лишайник, который в Северной Европе распространен на высоте около 1000 м, в Средней Европе еще выше. В итоге полагаем, что этот вид следует вычеркнуть из списка лишайников Эстонии.

25. *C. rubelliana* (Ach.) Lojka
in Mathem. es Termeszett. Közlem., vol. 11: 47 (1873).

Сл. серовато-розовое или красноватое, в центре в виде ареолированной корочки с неясными лопастинками по периферии, К+. Ап. до 0,4 мм в диам., погруженные в сл. или позднее выдвинувшиеся наружу, по одному или несколько на ареолах. Диск ржаво- или киноварно-красный, сначала вогнутый, впоследствии плоский, окружен соб. краем одного цвета с диском или светлее. Сп. 7—11×4—7 мкм, с перегородкой от 1/3 длины споры [Томин, 1956; Poelt, 1969].

Встречается на силикатных породах. По Х. Трассу [1970], этот вид псевдомедитерранский, т. е. он широко распространен в Средиземноморской области, а в подходящих условиях встречается и вне Европы. Названный вид очень редок в Северной Европе (Южная Швеция); кроме того, найден и в Северной Америке.

В Эстонии найден в Таллине [Bruttan, 1870] (рис. 13) и в

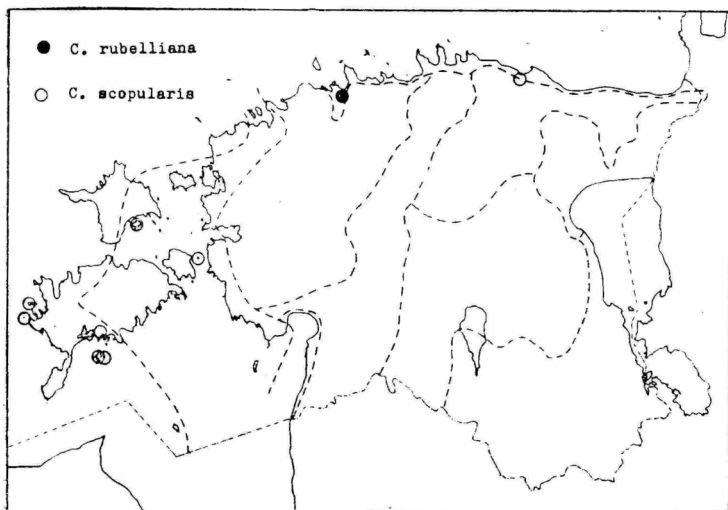


Рис. 13

послевоенные годы в Кадака (Emb) ([Трасс, 1967]; собр. Э. Пармасто). Последний экземпляр сохраняется в ТУ и при проверке был определен как *Protoblastenia rupestris* (Scop.) Steiner. Таким образом, об этом виде имеется только одно упоминание в литературе прошлого столетия и по этой причине *C. rubelliana* следует причислить к маловероятным для Эстонии видам.

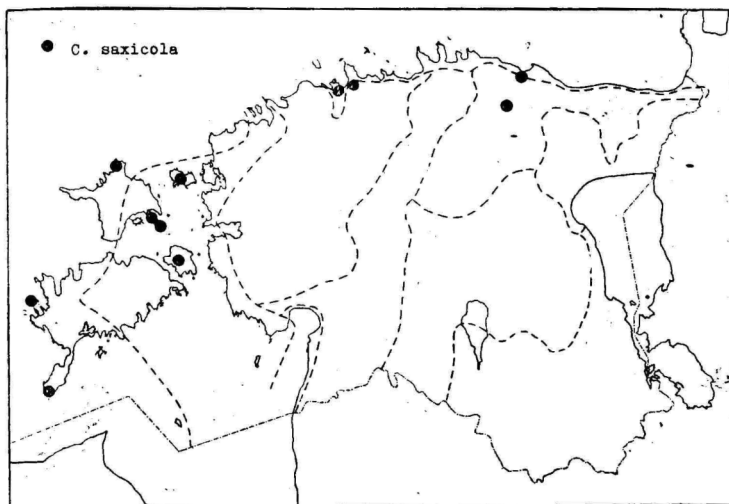


Рис. 14

26. *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin
in Caloplaca, sect. Gasparrinia i Nordeur.: 87 (1972). — *C. murorum* (Hoffm.) Th. Fr. — *C. pusilla* (Massal.) Zahlbr. — *C. lobulata* (Flörke) Hellbom — *C. tegularis* auct. — *C. steropea* (Ach.) Poetsch — *Placodium callopismum* var. *livido-ferrugineum* Räsänen.

Сл. розетковидное, 10—50 мм в диам., желтоватое, оранжевое или коричневатое, обычно с обильным налетом, К+. Центральная часть слоевища часто корковая, ареолированная, темная, а по периферии развиваются ясные лопасти. Ап. обычно многочисленные, до 1,0 мм в диам., с оранжевым (у старых — коричневым) диском, который сначала плоский, позже становится выпуклым. Сл. кр. хорошо выражен, светлее диска. Сп. эллипсоидные, $9-16 \times 4,5-7$ мкм, с перегородкой $1/3-1/2$ от длины споры [Wade, 1965; Nordin, 1972].

Мультирегиональный вид, встречающийся на известняках, бетонных и кирпичных стенах и т. д., реже на силикатных породах и случайно на древесине.

Для этого вида характерна большая морфологическая вариативность. В типичной форме *C. saxicola* хорошо узнается по розетковидному слоевищу с обильным налетом и многочисленными ярко-оранжевыми апотециями. Иногда сл. может почти полностью отсутствовать или развиваться только в виде отдельных выпуклых лопастинок. Сильно может варьироваться и обильность налета на сл., а окраска его зависит от условий места произрастания.

В Эстонии известно более 10 местонахождений (рис. 14). Одна находка с силикатного камня (г. Тарту, Emed) и одна — с древесины (о. Саарнаки, Eмог).

27. *C. scopularis* (Nyl.) Lettau
in Hedwigia 52: 242 (1912).

Сл. розетковидное, до 1,5 см в диам., оранжево-желтоватое до темно-оранжевого, без налета, К+. Иногда розетки сливаются в сплошную корочку и образуют в центре бугорчатое, а по периферии с более или менее развитыми лопастями сл. Центральная часть покрыта апотециями 0,5—0,75 мм в диам. Диск плоский или немного выпуклый, темно-оранжевый, окружен цельным, у молодых апотециев толстым сл. краем светлее диска. Сп. $11-16 \times 5-8$ мкм, с перегородкой $1/3$ от длины споры [Томин, 1956; Wade, 1965].

Субокеанический вид, который встречается на силикатных породах около моря.

В Эстонии собран около 10 раз, больше всего на о-ве Абрука (Eмос) (рис. 13).

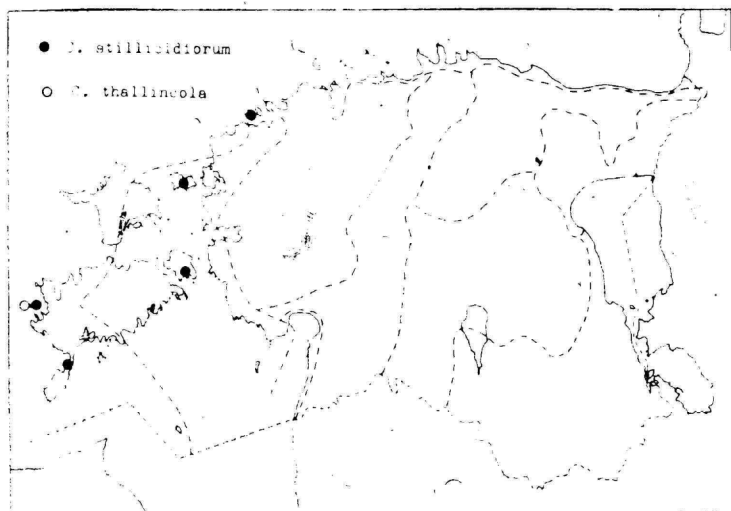


Рис. 15

28. *C. stillicidiorum* (Vahl) Lyngby
in Vidensk. Skrift. math.-naturw. Kl. 15: 4 (1921).

Сл. в виде беловатой или сероватой зернистой корочки, иногда состоит из отдельных бугорков или является почти лепрозной, К—. Ап. до 1,0 мм в диам., часто скученные и неправильной формы. Диск сначала желтоватый, позже может становиться коричневато-желтым, сероватым или почти черноватым, с налетом или без. Сл. кр. цельный извилистый, иногда зазубренный, беловато-серый. Сп. $16-20 \times 8-9$ мкм, с перегородкой $1/3-1/2$ от длины споры [Томин, 1956; Wade, 1965].

Гипоарктомонотанный вид, встречающийся на мхах и растительных остатках на известняковых почвах.

В Эстонии известно 5 местонахождений, все на западных и северных островах (рис. 15): о. Муху (Емор) [Bruttan, 1870]; о. Сааремаа, в Каугатома (Емос) (собр. Хейрен, 1935; экземпляр сохраняется в гербарии Хельсинки); о. Суур-Пакри (Емор) (собр. и опр. Х. Трасс); о. Вормси (Емор) (собр. Л. Каннукене, опр. Т. Рандлане, в ТВА); о. Вилсанди (Емос) (собр. и опр. Т. Рандлане).

29. *C. thallicola* (Wedd.) Du Rietz
in Svensk. Bot. Tidskr.: 169 (1921).

Сл. розетковидное, большое, до 5 см в диам., ярко-оранжевое, без налета, К+. Лопасты по периферии длинные (3—7 мм),

узкие (0,5—0,7 мм), выпуклые, на концах немного расширенные. Ап. до 0,75 мм в диам. с темно-оранжевым, плоским или выпуклым диском, который окружен цельным сл. краем. Сп. лимонновидные, сильно вздутые посередине, $10-15 \times 6-10$ мкм, с перегородкой $1/2$ от длины споры; часто не развитые, по мнению А. Вейда [Wade, 1965], из-за брызг морской воды.

Встречается на известняковых и силикатных камнях около моря, часто в зоне лишайника *Verrucaria maura*.

Близкий к виду *C. hepriana*, от которого отличается более яркой окраской слоевища, отсутствием налета и более узкой экологической амплитудой.

Впервые приводит для Эстонии И. Нордин [Nordin, 1972] — о-ва Вилсанди и Вайка (Емоч) (собр. В. Рязянен, 1929 и Э. Хейрен, 1935, опр. Нордин). Из этого материала в ТУ имеется один экземпляр, а также несколько новых образцов, собранных на о-вах Вилсанди, Нижней, Средней и Верхней Вайка, на приморских известняковых скалах [Рандлане, 1981] (рис. 15).

30. *C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg.
in Mem. Soc. Phys. et Hist. Nat. Geneve 16: 387 (1862).

Сл. в виде сероватой, темно-оливковой или серовато-коричневатой толстой корочки, ареолированной в центре, К+ бледно-фиолетовая. Ап. до 1,0 мм в диам., многочисленные, сидячие. Диск плоский, черный, покрытый беловатым налетом или голый; сл. кр. толстый, беловатый, также часто с налетом. Сп. $13-18 \times 7-10$ мкм, с перегородкой $1/3$ от длины споры [Томин, 1956; Wade, 1965].

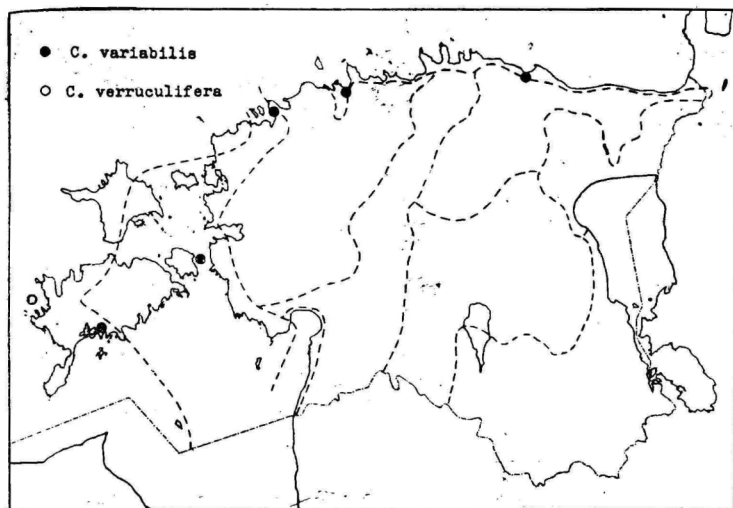


Рис. 16

Голарктический вид, встречающийся на известняках; по А. Магнуссону [Magnusson, 1950] этот вид предпочитает сухие солнечные места.

В Эстонии известно 5 местонахождений (рис. 16): о. Сааремаа, на стенах замка Кингисеппа (Емос) [Bruttan, 1870]; окрестность Таллина (Еmb) [Мережковский, 1913]; Пальдиски (Еmor) и Кунда (Еmb) [Räsänen, 1931]; о. Кесселайд (Еmor) (собр. М. Вяли, 1983, опр. Т. Рандлане).

31. *C. verruculifera* (Vainio) Zahlbr.
in Catal. Lich. Univer., vol. 7: 272 (1931).

Сл. в виде больших сливающихся розеток с диам. до 3 см, зеленовато- или ярко-желтое, изидиозное, К+. Бугорчатые изидии располагаются обильно в центральной части слоевища, а лопасти по периферии немного выпуклые, длиной 3—5 мм. Ап. 1,5—2,0 мм в диам., встречаются редко. Сп. 10—16 × 5—8 мкм [Poelt, 1969; Nordin, 1972].

Субокеанический лишайник; встречается на силикатных породах около моря. И. Нордин [Nordin, 1972] считает этот вид сильным орнитокопрофилом.

В Эстонии найден в Вилсандиском государственном заповеднике (Емос) на морском побережье, на гранитном валуне: впервые в 1980 г. на о-ве Весилоо и вторично в 1981 г. на о-ве Вилсанди [Рандлане, 1981] (рис. 16).

32. *C. vitellinula* (Nyl.) H. Olivier
in Expos. Lich. Quest. Fr. 1: 232 (1897).

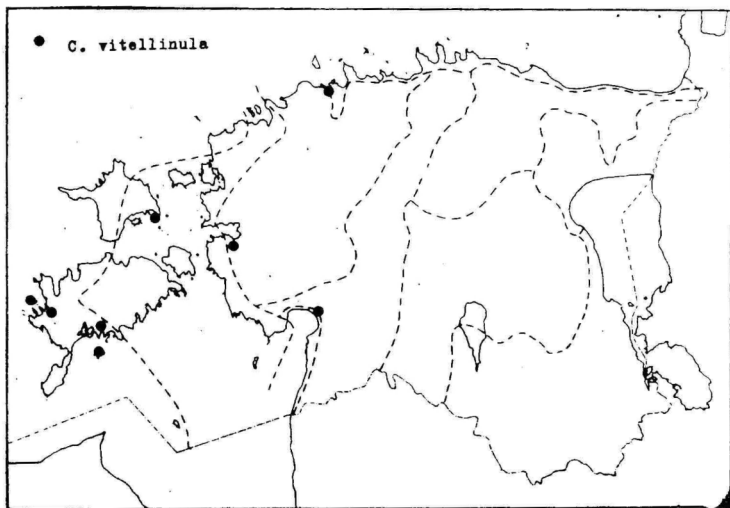


Рис. 17

Сл. в виде очень тонкой, слабо развитой, иногда редуцированной до зернышек или совсем незаметной желтоватой корочки, К+. Ап. маленькие, 0,3—0,5 (0,8) мм в диам. Диск плоский или слабо выпуклый, желтый или оранжевый, окружен хорошо развитым соб. краем одного цвета с диском или немного светлее. Сл. кр. быстро исчезает. Сп. 9—15 × 5—7 мкм, перегородка 1/3 от длины споры.

Мультирегиональный вид, встречается на силикатных и известняковых скалах, редко на древесине.

Внешне похож на *C. holocarpa*, от которого отличается слабо развитым желтоватым слоевищем, а также тем, что *C. holocarpa* встречается главным образом на древесном субстрате.

Из литературы в Эстонии известно более 20 местонахождений [Räsänen, 1931; Трасс, 1970], но в ТУ сохраняется только несколько образцов (рис. 17).

В итоге приводится список видов рода *Caloplaca*, которые несомненно встречаются в лишенофлоре ЭССР.

1. *C. cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.
2. *C. cerinella* (Nyl.) Flagey
3. *C. chlorina* (Flotow) Sandst.
4. *C. chrysodeta* (Vainio ex Räsänen) Domb.
5. *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr.
6. *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss.
7. *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr.
8. *C. flavorubescens* (Huds.) Laundon
9. *C. flavovirescens* (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.
10. *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade
11. *C. jungermanniae* (Vahl) Th. Fr.
12. *C. lactea* (Massal.) Zahlbr.
13. *C. leucoraea* (Ach.) Deichm.
14. *C. marina* (Wedd.) Zahlbr.
15. *C. microthallina* (Wedd.) Zahlbr.
16. *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin
17. *C. scopularis* (Nyl.) Lettau
18. *C. stillicidiorum* (Vahl) Lynge
19. *C. thallincola* (Wedd.) Du Rietz
20. *C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg.
21. *C. verruculifera* (Vainio) Zahlbr.
22. *C. vitellinula* (Nyl.) H. Olivier

Следующие виды следует считать маловероятными для Эстонии, так как достоверных гербарных образцов нет, данные о нахождении этих видов в Эстонии имеются лишь в литературе конца прошлого и первой трети настоящего столетия, а новые находки отсутствуют.

1. *C. agardhiana* (Flotow) Flagey
2. *C. atroflava* (Turner) Mong.
3. *C. chalybaea* (Fr.) Müll. Arg.
4. *C. cinnamomea* (Th. Fr.) H. Olivier
5. *C. heppiana* (Müll. Arg.) Zahlbr.
6. *C. rubelliana* (Ach.) Lojka

Один вид — *C. erythrocarpa* (Pers.) Zwackh — исчез из нашей лишенофлоры в связи с уничтожением его местообитания, а три вида следует исключить из списка лишайников Эстонии как ошибочно определенные:

1. *C. aurantia* (Pers.) Hellbom
2. *C. chrysophtalma* Degel.
3. *C. obliterans* (Nyl.) Blomb. et Forss.

ЛИТЕРАТУРА

- Мережковский К. С.** Список лишайников Прибалтийского края. Казань, 1913.
- Рандлане Т.** Лишайники Вильсандиского государственного заповедника (Эстонская ССР). — *Folia Cryptogamica Estonica*, 1981, fasc. 15, p. 2—5.
- Рандлане Т. В.** Секция *Gasparrinia* рода *Caloplaca* в Эстонии. — В кн.: Экология и биология низших растений. Минск, 1982, с. 246—247.
- Сымермаа А.-Л.** Лишайники на хвойных породах в Эстонской ССР. — В кн.: Мат. 5-го симп. по вопросам исследования мико- и лишенофлоры прибалтийских республик. Вильнюс, 1968, с. 181—186.
- Трасс Х. Х.** Элементы и развитие лишенофлоры Эстонии. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1970, вып. 268, с. 5—231. (Тр. по ботанике, 9.)
- Åberg G.** Floristische Beobachtungen bei Baltischport und auf Inseln Rågöarna (Pakrisaared) in NW-Estland. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.*, 1935, vol. 10, p. 222—239.
- Almborn O.** Studies in the Lichen Family *Teloschistaceae* I. — *Botaniska Notiser*, 1963, vol. 116, fasc. 2, p. 161—171.
- Bruttan A.** Lichenen Est-, Liv- und Kurlands. — *Arch. Naturk. Liv-, Ehst- u. Kurl.*, 1870, II 7, s. 1—166.
- Duncan U. K.** Introduction to British Lichens. Arbroath, 1970.
- Hawksworth D. L., James P. W., Coppins P. J.** Checklist of British lichen-forming, lichenicolous and allied fungi. — *Lichenologist*, 1980, vol. 12, part 1, p. 1—115.
- Laundon J. R.** The taxonomy of sterile crustaceous lichens in the British Isles. 2: Corticolous and lignicolous species. — *Lichenologist*, 1963, vol. 2, part 2, p. 101—151.
- Laundon J. R.** *Leproplaca* in the British Isles. — *Lichenologist*, 1974, vol. 6, part 1, p. 102—105.
- Laundon J. R.** Lichens new to the British flora: 5. — *Lichenologist*, 1976, vol. 8, part 2, p. 139—150.
- Lippmaa T.** Eesti geobotaanika põhiõooni. — *Acta et Comment. Univ. Tartuensis*, 1935, A 28, fasc. 4.
- Magnusson A. H.** Studies in the *ferruginea*-group of the genus *Caloplaca*. — *Kungl. Vetensk. och Vitterh. Samh. Handl.*, 1944, Ser. B, Bd. 3, N 1, S. 1—68.

- Magnusson A. H.** On some species of *Blastenia* and *Caloplaca* with black apothecia. — Bot. Notiser, 1950, h. 3, p. 369—386.
- Migula W.** Kryptogamenflora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz. Berlin, 1929, Bd. IV 1.
- Nordin I.** *Caloplaca*, sect. *Gasparrinia* i Nordeuropa. Uppsala, 1972.
- Poelt J.** Bestimmungsschlüssel Europäischer Flechten. Lehre, 1929.
- Räsänen V.** Die Flechten Estlands. Helsinki, 1931.
- Trass H.** Composition and anthropogenous changes of the lichen flora and vegetation in Estonia. — In: Anthropogenous Changes in the Plant Cover of Estonia. Tartu, 1981, p. 135—153.
- Wade A. E.** The genus *Caloplaca* Th. Fr. in the British Isles. — Lichenologist, 1965, vol. 3, part 1, p. 1—28.
- Wirth V.** Flechtenflora. Stuttgart, 1980.
- Zahlbruckner A.** Catalogus lichenum universalis, 1931, vol. 7.

РУКОПИСИ

Трасс Х. Х. Анализ лишенофлоры Эстонии I—III. Тарту, 1967.

GENUS CALOPLACA IN ESTONIA

T. Randlane

Summary

22 species from the genus *Caloplaca* have been found to occur in the contemporary lichen flora of Estonia. The existence of 6 species (*C. agardhiana*, *C. atroflava*, *C. chalybaea*, *C. cinnamomea*, *C. heppiana* and *C. rubelliana*) is considered to be doubtful whereas corresponding herbarium specimens lack. One species — *C. erythrocarpa* — has become extinct from the Estonian lichen flora as a result of destruction of the habitat, and three species — *C. aurantia*, *C. chrysophtalma* and *C. obliterans* — ought to be excluded from the list of Estonian lichens as wrongly determined.

The study is based on the survey of literature and critical review of all herbarium specimens of this genus in Estonia.

The taxonomy and nomenclature of each species is discussed, the morphological and anatomical description as well as the data about the occurrence of the species in our republic is added.

ТЕЧЕНИЕ ВОДЫ И САПРОБНОСТЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Я. В. Тоом

Водоросли встречаются в очень разнообразных условиях. Многие из них являются типичными представителями планктона, но не менее характерны они и для бентоса. Часто они населяют древесные субстраты, влажные скалы и почву. В то же время водоросли являются хорошими индикаторами загрязнения вод [Šrámek-Husek, 1956; Liebmann, 1962; Sládeček, 1966; Wetzel, 1969; Breitig, 1970 и др.]. Поэтому автора интересовало, как водоросли разных классов сапробности распределяются в текущих и стоячих водах.

В стоячих водах экологические факторы очень часто отличаются от этих показателей текущих вод. В стоячих водах обычно больше органических веществ, а прозрачность воды меньше. Здесь часто не хватает кислорода, концентрация свободной углекислоты сравнительно высокая. Кажется, что направление изменения перечисленных факторов с повышением сапробности воды или уменьшением течения однородное.

Автором обработана довольно обширная литература о сапробности водорослей [Kolkwitz, Marsson, 1908; Долгов, 1926; Долгов, Никитинский, 1927; Жадин, Родина, 1950; Коршиков, 1953; Киселев, 1954; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева, Матвиенко, Шкорбатов, 1959; Скабичевский, 1960; Топачевский, Оксіюк, 1960; Fjerdingstad, 1964; Wetzel, 1969; Breitig, 1970; Тоом, 1972; 1983 и др.]. В распоряжении автора оказались данные о сапробности 194 таксонов текущих вод и 307 таксонов стоячих вод. Данные были обработаны статистически. **Цианобактерии считались условно сине-зелеными водорослями.**

При обработке материала учитывали, что сапробность есть характеристика довольно условная, пределы применения которой ограничены. Характер этой шкалы является более или менее эмпирическим [Breitig, 1970]. Для работы с такими эмпирическими распределениями создан и широко употребляется специальный метод статистики — ридит-анализ (relative to

identified distribution [Bross, 1958; Тоом, 1969; 1970; 1972; 1973; 1983 и др.].

Действительно, сапробы нуждаются при сравнении в числовых значениях. Методом ридит-анализа для каждого класса сапробности вычислялись сравниваемые величины на основе т. н. весов по отношению к распределению. Полученные числовые значения сапробов (с весом 0.50) отражают всю совокупность — 325 видов [Тоом, 1972]:

олигосапробы	— 0.20;
β-мезосапробы	— 0.59;
α-мезосапробы	— 0.87;
полисапробы	— 0.98.

Средние ридиты сапробности (\bar{R}) соответствующего отдела вычислялись формулой:

$$\bar{R} = \frac{\sum (n_i \cdot k_i)}{\sum n_i},$$

где в данном классе сапробности

n_i — количество сапробов;

k_i — числовое значение сапроба.

Приблизительные доверительные интервалы ридитов при 5%-ном уровне значимости вычислялись на ЭВМ. При применении методов статистики в биологии 95%-ный доверительный интервал считается достаточно надежным [Võhandu, 1962; Рокцкий, 1967]. Объемы совокупностей водорослей настоящей работы в большинстве случаев достаточны для обеспечения нужной доверительной вероятности.

Биометрическая обработка данных сапробности широко применялась в целях оценки качества воды. Но таксономическому распределению сапробов посвящены немногочисленные работы. Например, Палмер [Palmer, 1963] собрал обильный материал о сапробности водорослей и дал сапробам разных классов числовые значения (1 или 2). Во-первых, эти значения чисто конвенциональные и не отражают истинных соотношений сапробности. В этом отношении ридит-анализ можно считать более подходящим. Во-вторых, Палмер только суммирует пункты по видам и родам. Поэтому расположение таксонов в списке Палмера отражает прежде всего встречаемость данного вида в литературе.

Данные о сапробности водорослей текучих и стоячих вод представлены в таблицах 1 и 2. Соответствующие ридиты и их доверительные интервалы отражены в таблице 3 и на рис.

Результаты анализа позволяют сделать следующие выводы:

1. Изученные таксоны распределяются по классам сапробности неравномерно (водоросли текучих вод — олигосапробы >

RIDIT

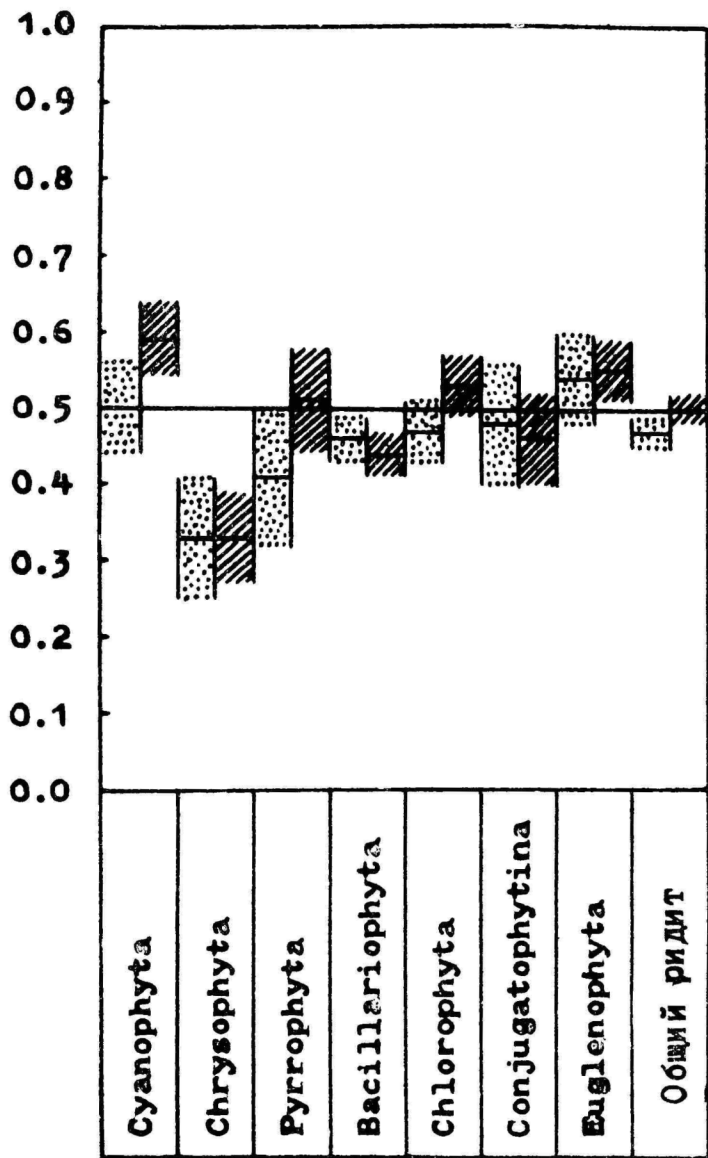


Рис. 1. Сапробность водорослей текущих (/.../) и стоячих

/.../ вод.

Таблица 1

Сапробность водорослей текущих вод

Отдел	Сапр.			
	Олигосапр.	β -мезосапр.	α -мезосапр.	Полисапр.
<i>Cyanophyta</i>	10	9	6	0
<i>Chrysophyta</i>	4	2	0	0
<i>Pyrrophyta</i>	4	2	1	0
<i>Bacillariophyta</i>	31	32	9	1
<i>Chlorophyta</i>	22	13	7	3
<i>Conjugatophytina</i>	6	4	3	0
<i>Euglenophyta</i>	8	11	5	1
Всего	85	73	31	5

Таблица 2

Сапробность водорослей стоячих вод

Отдел	Сапр.			
	Олигосапр.	β -мезосапр.	α -мезосапр.	Полисапр.
<i>Cyanophyta</i>	12	16	9	5
<i>Chrysophyta</i>	6	3	0	0
<i>Pyrrophyta</i>	6	6	4	0
<i>Bacillariophyta</i>	47	46	11	0
<i>Chlorophyta</i>	25	22	12	6
<i>Conjugatophytina</i>	8	6	3	0
<i>Euglenophyta</i>	17	22	11	4
Всего	121	121	50	15

β -мезосапробы \gg α -мезосапробы \gg полисапробы; водоросли стоячих вод — олигосапробы \approx β -мезосапробы \gg α -мезосапробы \gg полисапробы) (табл. 1—2).

2. Общая сапробность водорослей стоячих вод значительно выше, чем сапробность водорослей текущих вод (рис.).

3. Сапробность сине-зеленых, зеленых и пиррофитовых водорослей стоячих вод выше, чем у представителей названных типов (отделов) текущих вод (рис.).

4. Данных о влиянии течения на сапробность золотистых, диатомовых, эвгленовых водорослей и сеплянок для достоверных выводов еще мало (рис.).

Ридиты сапробности водорослей текучих и стоячих вод

Отдел водорослей	Текучие воды	Стоячие воды
<i>Cyanophyta</i>	0.50±0.06	0.59±0.05
<i>Chrysophyta</i>	0.33±0.08	0.33±0.06
<i>Pyrrophyta</i>	0.41±0.09	0.51±0.07
<i>Bacillariophyta</i>	0.46±0.03	0.44±0.03
<i>Chlorophyta</i>	0.47±0.04	0.53±0.04
<i>Conjugatophytina</i>	0.48±0.08	0.46±0.06
<i>Euglenophyta</i>	0.54±0.06	0.55±0.04
Общий ридит	0.47±0.02	0.50±0.02

Вышеприведенные выводы являются первоначальными и указывают в первую очередь лишь на возможные тенденции. Они зависят от качества данных использованной литературы и поэтому требуют обширной проверки.

ЛИТЕРАТУРА

- Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. — Опр. преснов. водор. СССР, 1959, т. 8.
- Долгов Г. И. Изменения и дополнения к списку сапробных организмов Кольквитца и Марссона. — Русск. гидробиол. журн., 1926, т. 5, № 5—6.
- Долгов Г. И., Никитинский Я. Я. Гидробиологические методы исследования вод. — В кн.: Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. Постоянное бюро Всесоюзн. водопр. и сан.-техн. съездов. Изд. пост. бюро, 1927, т. 75.
- Жадин В. И., Родина А. Г. Биологические основы водоснабжения и очистки сточных вод. — Жизнь пресных вод СССР, 1950, т. 3.
- Киселев И. А. Пирофитовые водоросли. — Опр. преснов. водор. СССР, 1954, т. 6.
- Коршиков О. А. Визначник прісноводних водоростей УССР, 1953, т. 5.
- Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли. — Опр. преснов. водор. СССР, 1955, т. 7.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967.
- Тоом Я. В. Типы размножения и сапробность водорослей. — Изв. АН ЭССР, 1969, т. 18, в. 1.
- Тоом Я. В. Стено- и эврисапробные водоросли. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1970, вып. 268 (Труды по ботанике, 9).
- Тоом Я. В. Видообразование сапробов и эволюционные направления водорослей. — Fol. Crypt. Est., 1973, 3.
- Тоом Я. В. Вероятность видообразования водорослей. — В кн.: Материалы VI Закавказской конференции по споровым растениям. Тбилиси, 1983.
- Топачевский О. В., Оксіюк О. П. Визначник прісноводних водоростей УССР, 1960, Київ.

- Breitig G.** Indikatoren für die Verunreinigung der Gewässer mit abbaubaren organischen Stoffen. Saprobien-system. — Ausgewählte Methoden der Wasseruntersuchung, 1970, vol. 2. Jena.
- Bross I. D. J.** How to use ridity analysis. — *Biometrics*, 1958, vol. 14, N 1.
- Fjerdingstad E.** Pollution of streams estimated by benthic phytomicroorganisms. 1. A saprobic system based on communities of organisms and ecological factors. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 1964, vol. 49, p. 1.
- Kolkwitz R., Marsson M.** Oekologie der pflanzlichen Saprobien. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1908, Bd. 26, S. 7.
- Palmer C. M.** The effect of pollution on river algae. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1963, vol. 108, p. 2.
- Sládeček V.** Zur Ermittlung des Indikationsgewichtes in der Gewässeruntersuchung. — *Arch. Hydrobiol.*, 1964, Bd. 60.
- Sládeček V.** Water quality system. — *Verh. int. Ver. Limnol.*, 1966, Bd. 16.
- Srámek-Husek R.** Zur biologischen Charakteristik der höheren Saprobienstufen. — *Arch. Hydrobiol.*, 1956, Bd. 51.
- Võhandu L.** Arvutusmeetodid. Tartu, 1962, 1.
- Wetzel A.** Technische Hydrobiologie. Leipzig, 1969.

SAPROBITY OF FLOWING AND STANDING WATER ALGAE

J. Toom

Summary

The data of saprobity of 194 taxons of flowing and 307 taxons of standing water algae were plotted on punched cards and treated by the method of the ridity-analysis. The taxons studied are distributed by saprobity classes ununiformly (the algae of flowing waters — oligosaprobis > β -mesosaprobis \gg α -mesosaprobis \gg polysaprobis; the algae of standing waters — oligosaprobis \approx β -mesosaprobis \gg α -mesosaprobis \gg polysaprobis (Tables 1, 2). The saprobity of standing water algae is evidently higher than the total saprobity of algae of flowing waters (see Figure). Standing water taxons of phyla Cyanophyta, Chlorophyta and Pyrrophyta occur in waters of superior saprobity in comparison with taxons of flowing waters. The saprobity of other phyla remains uncertain, because the data for the reliable conclusions are insufficient. The conclusions arrived at by the author call for experimental check-up.

СТРУКТУРНЫЕ УРОВНИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

В. В. Мазинг

1

Растения образуют на нашей планете **растительность** или **растительный покров**. Создавая новое органическое вещество, они формируют самый существенный блок экосистем, поэтому изучением растительности занимаются как ботаники, так и экологи, исследователи экосистем. С другой стороны, растительность — компонент ландшафтных единиц (геокомплексов) любого ранга и таким образом является объектом географии. Поэтому при изучении растительности мы имеем дело с разработанными во всех этих науках принципами, подходами и методами. Наука о растительном покрове — **геоботаника** развивается на стыке био- и геонаук, относится одновременно к тем и другим.

В советской науке принято считать, что изучение растительных сообществ как элементов растительного покрова — предмет фитоценологии. Исследование более крупных региональных единиц растительности — задача ботанической географии, а наиболее крупные подразделения растительного покрова земли — зоны растительности — являются несомненно и объектом физической географии.

В советских учебниках часто геоботаника и фитоценология трактуются как синонимы [Быков, 1970; Работнов, 1983]. Такое приравнивание геоботаники к фитоценологии возникло во время господства ассоциационной парадигмы, когда считалось, что растительный покров — суть совокупность растительных фитоценозов и группировок, которые со временем образуют сообщества. Более крупные выделы растительного покрова рассматриваются в рамках геоботаники как высшие таксоны классификации растительных сообществ. В настоящее время, когда изучение растительного покрова охватывает целый ряд объектов и при таких исследованиях не всегда необходимо выделять растительные сообщества, становится все более очевидной целе-

сообразность различения фитоценологии (учения о растительных сообществах) от более широкого понятия геоботаники как учения о растительном покрове Земли [Мазинг, Трасс, 1963].

За рубежом науки, изучающие растительность, по традиции делятся иначе. У англо-американских авторов изучение растительности входит в экологию, понимаемую ими в широком объеме, и в географию растений, причем «ниши» экологии и биогеографии, если судить по разным учебникам, сильно перекрываются.

В учебниках на немецком языке геоботаника считается комплексной наукой, состоящей из экологической, флористической и исторической географии растений и, кроме того, из фитосоциологии как учения о растительном покрове [Вальтер, Walter, 1979]. Несмотря на то, что данные аутоэкологии и ареалологии широко используются при описании растительности, учение о растительных сообществах стоит особняком и только некоторые учебники географического уклона рассматривают растительный покров во всех масштабах [Шмитхюзен, Schmitthüsen, 1959].

Цель настоящей статьи — попытаться объединить науки о растительности на основании общей концепции, включающей элементы био- и геонаук в современном их понимании.

2

В поисках такой наиболее общей основы для объединения наук, занимающихся растительным покровом, мы считаем перспективным системно-структурное представление об уровнях организации. При таком подходе любые системы материального мира могут быть разделены на более мелкие подсистемы или же объединены в более крупные надсистемы. При интеграции систем одного уровня в системы следующего высшего уровня к свойствам низших систем добавляются качественно новые черты, обусловленные их взаимоотношениями и структурой систем высшего уровня.

Исследователи живой природы различают обычно молекулярный, клеточный, организменный, популяционный, биоценотический (экосистемный) и планетарный (биосферный) уровни. Число этих основных уровней в какой-то мере условно, так как между этими основными уровнями можно выделить и промежуточные, и некоторые из последних могут быть также рассмотрены в ряду «основных». Существенные различия структуры и функций объектов разных уровней требуют при их изучении разных методов и применения разных принципов обобщения получаемых выводов.

Концепция структурных уровней может быть рассмотрена

как приближение к системному анализу, как неформализованный вариант системной теории [Волкова, Крылов, 1977], позволяющий выяснить основные качественные различия между системами разного уровня. Это важно подчеркнуть и потому, что в настоящее время при широком использовании математических методов качественные различия между разными объектами исследования растительности часто игнорируются, что приводит к абсурдным выводам.

Выделяя и изучая уровни организации растительного покрова, мы считаем, что они отражают объективную реальность — сложную пространственно-функциональную дифференциацию биосферы. Однако мы должны учитывать и то, что в науку всегда вносится определенный элемент субъективизма, связанный с выбором использованных методов получения, обработки и обобщения научного материала, зависящих от уровня науки на данном этапе ее развития.

В качестве примера можно привести градацию структурных уровней (начиная с низшей) в трактовке некоторых ведущих советских геоботаников.

Е. М. Лавренко (1964):

видовой или популяционно-видовой,
биоценотический или мультипопуляционный,
биостроматический (формационный и биосферный)

В. Б. Сочава (1978):

топологический,
региональный,
планетарный.

В. И. Василевич и В. С. Ипатов (1967), В. И. Василевич (1983):

популяционно-ценотический,
экосистемный,
континентный и океанический,
биосферный.

Говоря о системах при изучении растительности, следует иметь в виду, что здесь мы имеем дело в принципе с двумя классами систем:

1) с территориальными (акваториальными) системами, соответствующими более или менее геосистемам географов: это площади, в пределах которых растительность однотипна по какому-то существенному признаку, отражающему единство растительности с историческими и современными факторами среды; эти системы не являются такими функциональными системами, компоненты которых объединяются в единое целое потоками вещества и энергии [Ниценко, 1966; Василевич, 1983];

2) популяционные и мультипопуляционные системы, представляющие собой сеть взаимоотношений, более или менее вероятностных, но в совокупности своей необходимых для существования видов, образующих растительный покров.

При разделении структурных уровней следует учитывать и эволюционные причины, то есть различая, с одной стороны, эволюционные ряды структур и, с другой — первичные формы организации материи (как их называл К.М. Завадский, [1966]), которые всегда существовали параллельно. Поэтому популяционные системы в принципе отличаются от мультипопуляционных, т. е. ценоотических.

3

Рассматривая территориальные объекты (системы) растительного покрова, следует иметь в виду, что любое их выделение проводится с одновременным учетом трех взаимосвязанных аспектов: их **величины** (площади, масштаба), **ведущих факторов**, обуславливающих характер растительности данной категории объектов, и **признаков** структуры (в широком смысле) растительности.

Хотя эти стороны и взаимосвязаны, можно в качестве исходной взять любую из них.

1. Если исходить из **разряда величин** (площади или среднего диаметра), то мы имеем объекты растительности, которые могут быть показаны на картах **определенного масштаба**.

Этот критерий был использован Б. В. Виноградовым [1977], который предложил деление территориальных единиц на основании логарифма их площади, используя материалы аэрокосмических снимков. Кумулятивный анализ статистических распределений показал приблизительно трехкратное различие в размерностях соседних ступеней иерархии хорологических единиц. Б. В. Виноградов предложил следующую шкалу:

1 : 100 000 000	— метохоры
1 : 30 000 000	— терахоры
1 : 10 000 000	— гигахоры
1 : 3 000 000	— мегахоры
1 : 1 000 000	— макрохоры
1 : 300 000	— мезохоры
1 : 100 000	— микрохоры
1 : 30 000	— нанохоры
1 : 10 000	— пикохоры.

Деление, предложенное Б. В. Виноградовым, формальное, количественное и в этом его достоинство (например, при обработке аэрокосмической информации) и в этом же его недостаток (недочет реальных качественных различий).

2. Если исходить из ведущих факторов, обуславливающих в наибольшей мере характер растительности, то прежде всего следует различать среду обитания — воду или сушу.

Для водной растительности факторы морской и пресновод-

ной среды столь различны, что обычно рассматриваются раздельно (см. раздел 11).

Для суши географами-ландшафтоведами разработан ряд «соподчинения» факторов и компонентов ландшафтных единиц от «сильных» к «слабым» [Солнцев, 1962; Арманд, 1975], который может быть использован на высших уровнях территориальных единиц геоботаники, так как они в значительной мере зависят от ландшафтных единиц соответствующей величины. Конечно, следует учитывать коренные различия в соподчинении факторов на равнинах и в горах.

Учитывая эту иерархию факторов, на первое место в ряду факторов, влияющих на растительность равнин суши, мы должны поставить количество тепла (радиации) как основной фактор широтной поясности. На второе место следует выдвинуть количество осадков и их сезонное распределение, или же использовать деление зон по степени гумидности (океаничности) и аридности (континентальности). Третье место в ряду факторов занимает водный режим, зависящий кроме вышеназванных факторов от стока и свойств почв.

Все факторы имеют свою историю, свои ритмы, динамику. Поэтому **время** как параметр имеет часто особое значение, и в таких случаях можно говорить условно об историческом факторе.

3. Если исходить из **структуры** растительности, то здесь мы имеем следующие основные критерии для выделения объектов растительности:

- 1) характерные группы видов, элементы флоры, виды индикаторов условий или исторического развития;
- 2) основные биоморфы и зависимые от них синузильность, ярусное сложение, сезонная динамика (аспекты);
- 3) вещественно-энергетические взаимоотношения (функциональная структура), характеристики продуктивности, разложения и пр.
- 4) узор или расположение составных частей (единиц следующего ранга), их количественные отношения, закономерности сложения.

Практически, при изучении растительности главный упор делается на описании состава и пространственной структуры во временной шкале года или десятилетия, учитывая, что это отражает в какой-то мере и функциональную структуру и временные изменения в течение более длительного времени.

4

При обработке описаний растительности и обобщении материалов исследования растительного покрова методами ареало-

гии, картографии, экологии и др. используются определенные **принципы сравнения, объединения, разбиения, классифицирования**. Хотя и здесь мы имеем дело, казалось бы, с независимыми от растительности обстоятельствами, как выбор методов в зависимости от цели исследования и взглядов ученого, все же принципы обобщения имеют свою объективную основу: ведь используются методы, которые наилучшим образом, наиболее адекватно отражают реальность растительности и поэтому стали традиционными, общепринятыми.

Важнейшие принципы обобщения при изучении территориальных единиц можно разделить на следующие альтернативные пары.

1) **Классификация** в синтаксоны дискретных «единиц растительности» или **ординация** по осям, отражающая разнообразие растительного континуума. Как известно, ординация может быть использована для создания классификации, поэтому здесь противоположность подхода не абсолютна. Поскольку в дальнейшем речь идет о территориальных единицах, которые могут быть показаны в виде взаимоисключающих выделов на карте, ниже рассматриваются способы классификации.

Что касается нетерриториальных систем, а систем взаимоотношений, то здесь явное преимущество получают методы ординации, хотя возможна и классификация.

2) **Ареализация** (или **ареализование**) как способ показа на карте (или другой двумерной диаграмме) распространения одного признака, объекта, вида и пр. в виде **ареала**, т. е. территории, ограниченной от другой территории, где этого явления нет (Мазинг, 1968). В случае показа распространения нескольких коррелирующих между собой явлений экологически близких объектов, групп видов (одного геоэлемента, одного рода) мы получаем множество более или менее совпадающих ареалов и можем выделить общую территорию, где они все вместе встречаются, перекрываются, от территории, где совмещается только часть из них. Будем называть этот способ показа многопризнаковых явлений **нуклеацией**, от латинского слова нуклеус, ядро.

3. Все экологические, географические и другие системы — явления многопризнаковые, поэтому при их сравнении, объединении или разбиении исследователь может учитывать самые разные сочетания признаков (свойств) сравниваемых систем. Работая с территориальными системами и проводя разбиение территории по разным признакам, географы пользуются двумя противоположными способами обобщения.

Районирование (индивидуальное районирование по Д. Л. Арманду, 1975) происходит на основании индивидуальных особенностей данной территории, т. е. различий.

Типологизация (типологическое районирование по Д. Л.

Арманду) проводится на основании повторяющихся, общих признаков.

Как общее правило, можно сказать, что чем крупнее выделяемый объект, и чем меньше общее количество такого рода объектов в данном ранге единиц (или в данном разряде величин), тем существеннее его (их) индивидуальные особенности, тем важнее найти его отличие от всех других. И наоборот, чем меньше объект и чем больше общее число такого рода объектов, тем больше у последних общих черт, по которым можно их объединить в классы, типы и т. д. Из единиц (выделов) как индивидуального, так и типологического районирования строятся иерархические классификации. Длительные дискуссии по вопросам районирования у географов и по вопросам типологии у геоботаников, лесоводов, луговедов и др. хорошо известны из литературы [Александрова, 1969]. Так как не исключено наличие многих признаков деления (объединения), которые могут быть использованы на разных рангах иерархии, а число самих рангов (ступеней классификации) может быть разным, то понятно, что возможно создать бесконечное множество логически правильных классификаций. Качество предложенных классификаций проверяется практикой научного исследования, удобством пользования, соответствием представлению у исследователей о реальности, которое формируется в свою очередь под влиянием объективных (географические условия) и субъективных (традиции, авторитеты) факторов.

4. Типологические классификации пространственных систем могут быть построены на основе учета однообразия выделов и признаков их главной подсистемы, или же на основе учета их **разнообразия**, то есть наличия в них сочетаний разных подсистем, их числа, расположения и др. признаков. При первом подходе называются получаемые единицы **геомерами**, в геоботанике — фитоценомерами, при втором подходе — **геохорами**, и соответственно фитоценохорами. В геоботанике обычно последние называются комплексными единицами, сочетаниями или комбинациями [Грибова, Исаченко, 1972]. «Признание двойственного начала геосистем — с гомогенной структурой (геомеров) и разнокачественных цельностей (геохор) — необходимая предпосылка их систематизации», — писал В. Б. Сочава [1975, с. 19].

Каждый из приведенных здесь принципов обобщения имеет свою амплитуду предпочитаемой используемости; вне этой амплитуды этот принцип теряет свое значение, сменяется другими.

5

Анализ приведенных критериев (раздел 3) показывает, что наиболее пригодным для выявления качественных различий в

пространственных системах является второй, факторный. Ведущие факторы определяют в свою очередь структуру этих систем как ландшафтную (физико-географическую), от которых зависит экологический диапазон и пестрота единиц растительности, так и биоморфную (синузиальную, сезонную) и видовую.

Рассмотр используемых способов обобщения (объединения, разбиения) первично выделенных единиц растительности (раздел 4) показывает также их разную применимость в зависимости от размерностей, внутренней одно- или разнородности единиц растительности.

Поэтому исходя из вышеизложенного вырисовывается следующая схема основных **структурных уровней** территориальных единиц растительного покрова, начиная с высшего: планетарный, региональный, ландшафтный и ценоотический. Далее следует популяционный уровень, относящийся уже к другому классу систем функциональных, также исследуемых геоботаниками.

Ниже рассматриваются общие характеристики этих уровней: размерность, внешние факторы, признаки структуры, способы обобщения.

6

Планетарный (биосферный) уровень выделяется всеми авторами как высший в ряду территориальных единиц. Если говорить о растительном покрове, то этому уровню соответствует понятие о фитосфере [Сочава, 1944]. Фитосфера — основной блок биосферы; поэтому здесь применимы общие принципы деления биосферы. (Радиальное т. е. высотно-глубинное деление биосферы в данной статье не рассматривается.)

Основное деление фитосферы может быть проведено альтернативно по двум группам факторов. С одной стороны, это **факторы внешние** по отношению к Земле как планете, космические — **радиационные**, от которых зависит в самой общей степени **климат**, температурный режим, структура погоды. Распределение этих факторов — **зональное**, допускающее самое грубое деление биосферы (и фитосферы) на тепловые пояса, которых выделяют минимально 5 (2 холодных, 2 умеренных, 1 жаркий), 7 (с добавлением двух субтропических поясов) или 9 (с разделением жаркого на 2 тропических и экваториальный). Это климатическое деление может быть продолжено делением на зоны и подзоны.

С другой стороны, это факторы, обуславливающие распределение среды обитания организмов (воду-сушу) на Земле, которые зависят в основном от **внутренних** (для планеты) тектонических причин. В самом общем плане — это деление на океаны и материка, деление **азональное**. Материки образуют, как считают географы (Калесник, 1970) «материковые лучи» (их 3:

Америки, Европа + Африка, Азия + Австралия). Материки в свою очередь могут быть разделены на крупные тектонические подразделения (субконтиненты, сооружения мегарельефа).

Океаны, по сравнению с материками, более целостные образования благодаря движению водных масс, морским течениям. С точки зрения распространения организмов и их сообществ можно говорить о крупнейших региональных ценологических подразделениях — океаноценозах [Богоров, 1970]. Зональное деление океанов по температурам верхних слоев, где обитают растения, также важно, но имеет уже второстепенное значение.

Из крупнейших подразделений океанов — внутренних морей наибольшего рассмотрения на планетарном уровне заслуживает Средиземное море. Расположение и развитие этого «детища древнего Тетиса» оказало огромное влияние на развитие флоры и растительности Восточного полушария.

Вышеизложенные общегеографические закономерности наиболее существенны и для крупнейшего деления растительности суши, так как климатические (тепловые) рубежи и океанические барьеры определяют в наиболее грубых чертах расселение растений и распределение флоры. Зональный принцип «срабатывает» лучше в Евразии и в Африке, а зональный — на двух американских материках. Австралия, а тем более и Антарктида, уже по своей малой площади зонально слабее дифференцированы; кроме однообразия климата им свойственна сильная изолированность, обуславливающая высокую степень эндемизма и поэтому высокий ранг при флористическом районировании.

Крупнейшие подразделения флористического районирования — «союзы царств» В. Шафера [1956] и флористические царства А. Тахтаджяна [1978] (за исключением наименьшего, Капского, из последних) по величине площади совпадают с вышеназванными общепланетарными подразделениями и по существу отражают именно наличие этих основных тепловых и океанических барьеров.

Из планетарных схем деления растительного покрова внимания заслуживают прежде всего высшие категории в классификации В. Б. Сочава [1964], легшие в основу легенды карты растительности мира в большом советском «Физико-географическом атласе мира». Высшая таксономическая категория здесь — «система типов растительности»; таких систем вообще 3: две внетропические и одна тропическая.

Сравнивая разряд величин вышеприведенных подразделений, нетрудно заметить, что их нижняя граница (с немногими исключениями) проходит по площади размером в 8×10^6 кв. км. Превышают этот рубеж и крупные, опоясывающие сушу планеты зоны растительности (дождевых лесов, тайги, тундры). Гумидные и аридные зоны, не опоясывающие всей суши (полу-

зоны или гемизоны), представляют уже переход к следующему уровню. Также любое иное деление зон как в широтном разрезе (на подзоны), так и меридионально (на секторы, зоны степеней океаничности или континентальности) приводит к делению уже на следующем уровне.

Итак, при разделении фитосферы на планетарном уровне мы используем в основном индивидуальное районирование на основе самых существенных факторов этого уровня. Принципиально противоположное, типологическое деление проводится, как показано выше, при делении биосферы на океаны и сушу, а также при сравнении одноименных поясов и зон северного и южного полушария. В общем при делении океанов и материков в этом крупнейшем разряде величин типология не имеет ведущего значения, так как сравниваемых территориальных единиц мало (менее 10) и их биотические различия при подразделении фитосферы представляют гораздо большее значение, чем сходные черты биоты.

Определенное значение имеет типология при рассмотрении в планетарном разрезе крупных типов растительности исходя из ведущих жизненных форм, но и здесь при классификации на основании последних большую роль играют зональные факторы.

7.

Региональный уровень — это исследование растительности крупных территорий. Рассматривая факторы, обуславливающие характер растительности в пределах климатических поясов или же континентов, нетрудно выявить две основные совместно действующие группы:

1) комплекс условий среды, в котором ведущую роль играет климат (количество осадков и их сезонное распределение, амплитуды температур); в горных странах особенности климата связаны с вертикальной поясностью и экспозицией (см. р. 11),

2) исторические факторы формирования флоры и растительности — влияние ледниковых периодов и трансгрессий морей, условия миграции видов, история землепользования и пр.

Первую группу факторов можно считать в большей мере внешней по отношению к данной территории и зональной. Однако значение широтного расположения в значительной мере ослабляется влиянием гумидности/аридности климата, т. е. закономерностями секторности в пределах климатических поясов.

Вторая группа факторов объединяет ограничения, лимитирующие видовой состав растительности данной территории.

Используемые на этом уровне схемы флористического и геоботанического районирования отражают вышеприведенные факторы в различных соотношениях. Районирование приобре-

тает на этом уровне главенствующее значение, так как сравнимые выделы (с 10^3 по 10^6 км²) достаточно велики, чтобы иметь различия, имеющие существенное значение для различных научных целей.

Районирование может быть проведено на основании самых разных признаков растительности и ее среды (флористических, фитоценологических, ценокомплексных, ландшафтных и др.), поэтому количество предложенных схем велико. Неоднократно делались и попытки увязать флористические и геоботанические районирования, напр., в руководствах Браун-Бланкэ [Braun-Blanquet, 1964] и особенно Шмитхюзена [Schmithüsen, 1961].

Типологическое деление растительности используется на этом уровне в основном в обобщающих сводках (например, по биологической продуктивности) и атласах (Сочава, 1964).

Последовательное разделение региональных единиц по принципу районирования на все меньшие единицы приводит, наконец, к выделам, различия которых флористически (по характерным геоэлементам флоры) и фитоценотически (по набору характерных ассоциаций или других синтаксонов) столь незначительны (малоинформативны), что не имеют ни теоретического, ни практического значения. Это и определяет нижний рубеж регионального уровня.

Некоторые ландшафтоведы [Исаченко, 1966; Калесник, 1970] считают, что на рубеже территориальных единиц, где районирование заменяется типологией, и находится **ландшафт** (используя этот термин в узком значении, как определенный таксон в ряду геокомплексов), «географический индивидуум», дальнейшее деление которого приводит уже к выявлению повторяющихся элементов «морфологии ландшафта». Хотя и можно показать [Арманд, 1975], что на лестнице ландшафтных территориальных единиц объективно нет такой «лестничной площадки», все же в практической деятельности ландшафтоведа, по видимому, имеется «точка поворота», где целесообразно исходить из задач исследования переходить от районирования к типологии.

8

Название **ландшафтный уровень** используется в литературе часто. Здесь оно введено в геоботанику взамен использованного у В. Б. Сочавы (1975) названия «топологический уровень», которое критиковалось неоднократно, так как этот термин уже занят в другой сложившейся науке.

Хотя объем понятия ландшафта остается расплывчатым и спорным, представление о **ландшафтных исследованиях** сложилось в науке прочно благодаря очень интенсивному развитию

ландшафтоведения в 50-е и 60-е годы в СССР и в социалистических странах. Ландшафтными исследованиями стали заниматься и на Западе. В настоящее время ландшафтные исследования приобретают все более комплексный и системный характер; вместо «ландшафт» используют все чаще термины природно-территориальный комплекс и геосистема. Все больше учитывается влияние хозяйственной деятельности человека на взаимоотношения между природными и антропогенными процессами вообще. Все чаще говорят об уходе за ландшафтом, о целеустремленном изменении ландшафта с целью бережного использования и охраны природных ресурсов. Хотя эти проблемы выступают на всех уровнях (включая планетарный), все же здесь они наиболее специфичны и на практике разрешимы.

В данном случае мы имеем в виду не всю гамму ландшафтных единиц, применяемых в геоботанике, а только **внутриландшафтные** подразделения, единицы т. н. морфологической структуры ландшафта. Работая в определенном районе по инвентаризации лесов, пастбищ или болот, геоботаник занимается в сущности изучением растительности в зависимости от ландшафтной структуры. Большое значение имеют при этом разные классификационные проблемы, связанные с выделением разных типов, сообществ и их сочетаний, комплексов. Не имея здесь возможности вникнуть в спорные проблемы классификации растительности (рассмотренные, например, в сводках В. Александровой [1969] и Р. Виттекера [1973]), мы можем в принципе выделить здесь два подхода.

1. Исходя из морфологии ландшафта, форм мезорельефа, водного режима и механического состава почв (а в горах еще и от экспозиции, уклонов и литологических различий материнских пород) выявляют различия в структуре растительности; эти исследования могут быть обобщены путем ординации (связывая растительность с осями изменения ведущих факторов или их комплексов) или классификации комплексов (макро- и мезокомбинаций), которая в виде легенды становится основой крупномасштабного картирования растительности.

2. Исходя из динамики ландшафта, т. е. длительных процессов развития почв и растительности (оподзоливание, оглеение, одернование, заболачивание и др.) выявляют **временные ряды** изменения растительных сообществ, стабильность последних и причины, препятствующие стабилизации. Кроме природных факторов, нарушающих ход смен (наводнения, оползни, эрозия), особое значение имеет деятельность человека. Антропогенный фактор становится на этом уровне в культурном ландшафте ведущим. Изучение растительности часто приходится начинать с различения культурных, полукультурных и более или менее естественных сообществ.

На этом уровне типологический принцип становится пре-

обладающим, так как в ландшафте повторяется много сходных выделов, индивидуальное изучение которых невозможно и излишне. Геоботаник выделяет типы лесов, лугов, болот (болотных фаций), анализирует их расположение и место во временных рядах, определяет по типам продуктивность, возможности использования и необходимость в мерах охраны. Единицы растительности этого уровня могут варьироваться в диапазоне площади от 1 до 10^2 км².

9

На ценотическом уровне основным объектом является фитоценоз.

Фитоценозом или растительным сообществом называют обычно совокупность растений, обитающих на однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями как между собой, так и условиями местобитания [Сукачев, 1954; Работнов, 1983]. Вероятно, большинство советских фитоценологов считает, что фитоценоз — элементарная частица растительного покрова, а синтаксономическая единица, полученная путем обобщения признаков однотипных фитоценозов — ассоциация, основная единица классификации растительности. Такой взгляд выработался и хорошо оправдал себя при изучении растительности лесной зоны северного полушария. Знакомство с растительностью других зон и анализ сущности фитоценоза показывает, что в ряду единиц растительного покрова фитоценоз является в такой же мере расчленимым и малочлостным как и большинство других объектов геоботаники и представляет собой более или менее условный выдел в непрерывной ткани растительного покрова (см. также [Мазинг, 1969; Василевич, 1983]). Несмотря на определенную условность выделения фитоценозов, что привело некоторых исследователей даже к отрицанию разграничиваемости сообществ, нельзя все же отрицать специфики исследования растительности на этом уровне. При исследовании растительных сообществ приходится учитывать конкурентные взаимоотношения, связи с другими организмами (симбионтами, паразитами, опылителями и др.), то есть биоценотические связи, которые можно обнаружить только при исследовании растительности на небольшой площади. С другой стороны, состояние и строение растительных сообществ (внутренняя мозаичность, наличие особых микроценозов и др. ценоэлементов, см. [Трасс, 1970]) связаны с неоднородностью почвенного покрова и абиотической среды, с нарушениями со стороны животных, с интенсивностью использования человеком и пр.

Фитоценоз изменяет потоки радиации и осадков, ниспадаю-

щие на его площадь. Сложное распределение света и влаги в пределах сообщества определяет жизнь растений подчиненных ярусов и подроста. Образуется своеобразная вертикальная структура сообщества.

Все упомянутые свойства фитоценозов подвержены сезонной и многолетней динамике.

Сказанное здесь о характере фитоценозов хорошо известно из учебников фитоценологии [Быков, 1970; Миркин, Розенберг, 1978; Работнов, 1983]. Следует только добавить, что в последнее время все больше внимания уделяют функциональной структуре, проблемам стабильности сообществ и механизмам саморегуляции (отрицательным обратным связям, удерживающим сообщества от смен).

Итак, изучение внутриценотической (инфраценотической) структуры может проводиться двумя различными путями: путем изучения пространственной структуры и ее зависимости от абиотических условий, или же путем раскрытия функциональной структуры, то есть выявления механизмов межвидовых отношений.

Площадь фитоценоза может (в зависимости от принятых критериев его выделения) достигать квадратных километров. Минимальные размеры фитоценоза зависят от величины составляющих сообщество растений (особенно доминантов) и радиуса их влияния; от этого зависит, сколько особей и при какой их плотности создают характерную для данной группировки среду, то есть образуют минимальный выдел ценоза. При решении практических задач минимальный выдел определяется масштабом карты (плана) или необходимой детальностью изучения мозаики растительности.

10

Популяционный уровень, выделяемый большинством исследователей как самостоятельный подход к изучению растительности, все же не может быть безоговорочно включен в выше-рассмотренный ряд структурных уровней. Причины следующие: 1) популяция — понятие функционально-генетическое, основанное на выделении отдельных видов, а не их сообществ; 2) пространственно, по занимаемой площади, популяции отдельных видов могут быть очень разными, даже больше по площади, чем ценотические единицы. Правда, мы можем выделить популяции в пределах фитоценозов, изучая таким образом ценопопуляции [Работнов, 1983], но такое разграничение довольно условно, поскольку оно зависит от условности границ фитоценоза.

Почему мы все же считаем возможным поместить популяционный уровень в ряд структурных подразделений раститель-

ного покрова? Закономерности сложения растительного покрова, как уже давно известно, зависят не только от среды обитания растений, но и от взаимоотношений растений. При изучении последних исследователь должен прийти до отдельного растения, до изучения его взаимоотношений с соседями. При этом недостаточно разделить отдельные виды, а в пределах вида следует выделить группы особей с одинаковым «поведением», т. е. группы одинакового возраста, жизненного состояния, иногда и отдельного пола. Все эти группировки уже несомненно относятся к внутривидовым и поэтому геоботаник должен в какой-то мере заняться экологией популяций (демэкологией). Популяционные исследования получили в последнее время значительный размах, и их значение не только для популяционной экологии, но и для фитоценологии бесспорно.

Так как на популяционном уровне отпадает необходимость выделить территориальные системы и основное значение приобретают функциональные системы, т. е. системы взаимоотношений, параметры площади объектов этого уровня не имеют существенного значения. Если все же необходимо выявить площадь «элементарной частицы» растительного покрова, то следует исходить из размеров растительных особей. Вокруг каждой особи можно представить определенное биополе (фитогенное поле по Уранову [1965]), площадь которого зависит от возраста, витальности и биологических свойств растения. Фитогенное поле минимальных компонентов растительности, которые могут быть отдельно изучены (особи лишайников, водорослей), и определяет низший предел геоботанических исследований.

11

Прежде чем перейти к общим выводам, следует остановиться на некоторых исключениях, касающихся масштаба, структуры и ведущих факторов.

Водная среда отличается кардинально как по структуре, так и по набору действующих экологических факторов. При изучении океанов на первое место выдвигается региональное деление. С типологической точки зрения наиболее существенно выделение растительности литорали и пелагиали, резко отличающихся по составу жизненных форм.

При сравнении внутренних морей и крупных озер (озерных систем) на первое место выходят их региональные различия, которые особенно обостряются вследствие изоляции. Из-за изолированности **островов** и **реликтных озер** их региональные черты остаются существенными и при довольно малых размерах площади.

Необходимость выделения территориальных единиц **горных**

стран в особый ряд познана ландшафтоведрами уже давно, так как высотная поясность, экспозиция и уклоны усложняют структуру растительности и уменьшают площадь территориальных единиц.

Подробное рассмотрение особенностей структуры водной и горной растительности выходит за рамки данной работы.

12

Общие выводы можно сформулировать в виде следующих тезисов.

1. В геоботанике мы имеем дело с изучением растительного покрова на пяти основных уровнях организованности, из которых четыре охватывают территориальные объекты. Каждому уровню соответствует свой диапазон величин территориальных единиц, свои качественные различия в структуре и свой набор ведущих факторов (см. табл. 1), что в свою очередь предопределяет принципиальные различия в принципах обобщения описательного материала.

2. На каждом уровне имеют ведущее значение для растительности две группы факторов: одна из них отражает внутреннюю и генетическую сторону, вторая — свойства среды, внешней по отношению к объекту данного уровня.

3. Комплекс факторов среды растительности одного уровня может на следующем высшем уровне перейти в состав геоконплекса, к которому относится и соответствующая растительность. На следующем нижнем уровне тот же комплекс факторов превращается в инвариантный фон, различия которого для данного уровня несущественны.

4. Определенные черты структуры рассматриваемых объектов составляют узор следующего высшего уровня и дают основания для классификации последнего. Таким образом, оказывается, что особенности структуры определенного уровня могут быть выявлены только при помощи следующего уровня.

5. На каждом уровне мы имеем дело с двумя основными альтернативными способами обобщения, один из которых — общий с нижеследующим уровнем, а другой переходит на следующий высший уровень (табл. 2).

6. Различение качественных особенностей структурных уровней растительного покрова имеет значение как при планировании (постановке задачи) и методическом оснащении, так и при использовании полученных теоретических и практических (например, прогностических) выводов. Игнорирование особенностей структурных уровней приводит к бесплодным попыткам использовать один какой-нибудь ведущий фактор или один принцип обобщения для единиц растительности любого масштаба.

Диапазон ведущих факторов среды по структурным уровням

Т а б л и ц а I

Факторы	Планетарный	Региональный	Ландшафтный	Ценотический	Популяционный
Сональная радиация, Суммы температур	—————				
Сезонные факторы (вре- мена года)	—————	—————			
Формы рельефа	—————	—————	—————		
Факторы высотной поя- сности		—————	—————		
Океаничность, континен- тальность климата		—————	- - - - -		
Поемность, эрозия			—————	- - - - -	
Антропогенное влияние		- - - - -	—————	- - - - -	
Свойства почвы (мех. состав, плодородие)			—————	—————	
Свет				—————	
Межвидовые взаимоотно- шения				—————	—————

Сравнение структурных уровней растительного покрова

Уровень; диапазон величин (км ²)	Ведущие факторы и процессы отдельных уровней		Основные принципы обобщения, общие для двух соседних уровней
	«внутренние», эндогенные	«внешние», экзогенные	
Планетарный (10 ⁶ ...10 ⁸)	Развитие материков; азональные факторы: тектоника, мегарельеф	Зональные факторы: годичное кол-во радиации, суммы температур	(Индивидуальное) районирование — разбиение территории на неповторимые комплексные хронологические единицы
Региональный (10 ² ...10 ⁶)	Флорогенез, фитоценогенез; макрорельеф	Климат: кол-во и распределение осадков, амплитуды температур; барьеры расселения	
Ландшафтный (1...10 ²)	Развитие почв и растительности (заболочивание, эрозия и пр.); мезорельеф; сток	Катастрофические факторы (наводнения, пожары и пр.), влияние человека (способ использования)	Классификация (типология) или ординация на основании взаимоотношений между растениями и средой
Ценоотический (< 1)	Межорганизменные взаимоотношения; свет; микрорельеф	Свойства почвы: механ. состав, влажность, плодородие, интенсивность использования	
Популяционный	Генофонд видов, адаптации, стратегии жизни, внутривидовые отношения	Межвидовые отношения	Различение функциональных систем на основании взаимоотношений между организмами (растениями)

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д.** Классификация растительности. Л., 1969. — 275 с.
- Арманд Д. Л.** Наука о ландшафте. М., 1975. — 255 с.
- Богоров В. Г.** Биогеоценозы пелагиали океана. — В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М., 1970. — 232 с.
- Быков Б. А.** Введение в фитоценологию. Алма-Ата, 1970. — 234 с.
- Василевич В. И.** Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. — 248 с.
- Василевич В. И. и Ипатов В. С.** Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры. — В кн.: Структурные уровни биосистем. М., 1967, с. 158—172.
- Виноградов Б. В.** Частотно-пространственный подход к формированию иерархии хронологических понятий. — В кн.: III Всесоюз. симп. по теорет. вопрос. географ. Киев, 1977, с. 126—127.
- Волкова И. Н., Крылов М. П.** Структурные уровни геопространства. — В кн.: III Всесоюз. симп. по теорет. вопрос. географ. Киев, 1977, с. 66—68.
- Грибова С. А., Исаченко Т. И.** Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника, Л., 1972, т. IV, с. 137—334.
- Завадский К. М.** Основные формы организации живого и их подразделения. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.—Л., Наука, 1966.
- Исаченко А. Г.** Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 327 с.
- Калесник С. В.** Общие географические закономерности земли. М., 1970. — 283 с.
- Лавренко Е. М.** Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 1, с. 32—46.
- Мазинг В. В.** Классификационные ряды территориальных единиц в геоботанике. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1968, вып. 211, с. 148—158 (Труды по ботанике, 8).
- Мазинг В. В.** Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Тарту, 1969. — 96 с.
- Мазинг В. В. и Трасс Х. Х.** Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 4. с. 473—485.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С.** Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. — 210 с.
- Ниценко А. А.** О критериях выделения растительных ассоциаций. — Бот. журн., т. 51, № 8.
- Работнов Т. А.** Фитоценология. — 2-е изд. — М., 1983. — 292 с.
- Солнцев Н. А.** Основные проблемы советского ландшафтоведения. — Изв. ВГО, 1962, № 1, с. 3—14.
- Сочава В. Б.** Опыт фитоценологической систематики растительных ассоциаций. — Сов. бот., 1944, № 1, с. 3—18.
- Сочава В. Б.** Классификация и картографирование высших подразделений растительности мира. — В сб.: Современные проблемы географии. 1964.
- Сочава В. Б.** Учение о геосистемах. Новосибирск, 1975. — 40 с.
- Сукачев В. Н.** Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. — В кн.: Вопросы ботаники. М.—Л., 1954, № 1, с. 449—464.
- Тахтаджян А. Л.** Флористические области земли. Л., 1978. — 250 с.
- Трасс Х. Х.** Ценоэлементы в растительных сообществах. — Тр. МОИП, 1970, 38.
- Уранов А. А.** Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. М.—Л., 1965, Ч. 1, с. 251—254.
- Шафер В.** Основы общей географии растений. М., 1956. — 380 с.

- Braun-Blanquet J.** Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien, 1964. — 865 S.
Schmithüsen J. Allgemeine Vegetationsgeographie. — Berlin: Walter de Gruyter, 1959. — 261 S.
Walter H. Allgemeine Geobotanik. — Stuttgart: E. Ulmer, 1975. — 260 S.
Whittaker R. H. Approaches to classifying vegetation. — In: Handbook of vegetation science 5. The Hague, 1973, p. 323—354.

STRUCTURAL LEVELS OF THE PLANT COVER

V. Masing

Summary

There are four levels of territorial units of the plant cover of the earth: global, regional, local or topographic (appertaining to landscape) and cenotic. The fifth is the populational level which belongs to the hierarchy of functional systems.

These levels have been characterized according to their size (scale), forcing factor, structure and principles of generalization. On every level the main factors can be divided into internal and external ones. On every level there are features in common with the previous (lower) and the following (higher) level.

It is not possible to find a single principle suitable for the classification of the whole variety of vegetation units.

**ВЛИЯНИЕ ВЫБОРА СПОСОБА НОРМИРОВАНИЯ
ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ
НА ИХ КОРРЕЛЯЦИЮ**
Предварительное сообщение

А. И. Ляэнелайд

С самого начала проведения дендрохронологических исследований обращалось внимание на преобразование рядов ширины годовых колец. Уже Ф. Н. Шведов [1892] преобразовал ширины годовых колец белых акаций для приведения их к сравнимой форме. Выражение кривой роста, связанной с возрастом дерева, заставляло исследователей принимать меры по устранению этого влияния [Таранков, 1973]. Во многих случаях для этой цели применяется пересчет годовых приростов в индексы прироста (по Рудакову [1951]: модульные коэффициенты). Но существуют большие различия в методах получения уровня среднего прироста, являющегося основой для вычисления индексов прироста. Так, В. Е. Рудаков [1951, 1958, 1978] вычисляет модульные коэффициенты из скользящих величин годового прироста. Т. Битвинскас [1974] считает целесообразным использование скользящей средней за 21 год, а в случае более длинных рядов — за 31-летний период (непарное число лет способствует более наглядному графическому изображению). С. Г. Шиятов [1970] рекомендовал использовать в качестве основы вычисления индексов прироста кривую средних максимумов, изображенную на графике приростов визуально. Для вычисления индексов прироста применяются также экспонентная и полиномиальная функции [Fritts, 1976]. Несколько иная методика используется в СССР в дендрохронологическом датировании археологических древесных образцов: годовые ширины прироста преобразовываются в логарифмы и датируются при помощи полулогарифмических графиков [Колчин, Черных, 1975, 1978; Алуве, 1980; Aluve, 1978]. Своеобразным способом преобразования данных является также фильтрование временных рядов при помощи числовых фильтров [LaMarche,

Fritts, 1972; Fritts, 1976; Schweingruber, 1983]. Несмотря на некоторые различия в методиках, их применением более или менее достигается поставленная цель: приведение рядов к «общему знаменателю», т. е. так называемое нормирование, что возможно при устранении или уменьшении влияния возрастной кривой прироста. С точки зрения последовательного корреляционного анализа немаловажен и тот факт, что при вычислении индексов прироста одновременно уменьшается автокорреляция рядов, и распределение приростов приближается к нормальному [Fritts, 1976; Läänelaid, 1980].

Несмотря на определенные преимущества индексов прироста перед их логарифмами, последние являются гораздо менее трудоемкими и могут быть вычислены по любой стандартной программе ЭВМ и даже на микрокалькуляторе. При большом фактическом материале скорость обработки данных становится существенным преимуществом.

В настоящем сообщении рассматривается влияние разных преобразований годовых приростов деревьев на величину коэффициента корреляции между ними и с некоторыми метеорологическими показателями. Ширины годовых колец были преобразованы в логарифмы, обратные величины, квадратные корни и квадраты, в некоторых случаях и в индексы прироста по 31-летней скользящей средней. Выбор способа преобразования несомненно зависит и от цели исследования. Правдоподобным признается взгляд, что не существует методики, универсальной для любого материала и всех целей исследования [Битвинскас, 1974].

РАЙОН И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Учебно-опытное лесничество Ярвселя Эстонской сельскохозяйственной академии расположено в Тартуском районе ЭССР. По ландшафтному разделению Ярвселя принадлежит к низкой Эстонии, к низменности Чудского озера. Рельеф ровный и сток очень мал. Здесь господствуют обширные леса и болота. Климатически Ярвселя относится к внутренней части Эстонии, где уже не чувствуется непосредственное влияние Балтийского моря и чаще выражаются континентальные свойства климата. По многолетним данным метеостанции Кастре-Перавалла (Ярвселя) средняя температура воздуха в июле $+17^{\circ}\text{C}$, в феврале -7°C ; среднее годовичное количество атмосферных осадков колеблется в промежутке 550...600 мм, что несколько ниже среднего для Эстонской ССР. Метеорологические условия в Ярвселя близки к условиям г. Тарту (расстояние примерно 46 км), поэтому в некоторых случаях использовались более долговре-

менные наблюдения Тартуской метеостанции (показатели солнечного излучения).

Заповедный режим в квартале № 226 с девственным лесом площадью 12,8 га установлен с 1924 года, а в 1959 г. расширен на весь квартал площадью 19 га. Осушительное влияние старой канавы по западной просеке квартала затухает уже в нескольких десятках метров и практически не влияет на условия произрастания деревьев в квартале. Образцы древесины, по два керна из каждого ствола, взяты возрастным буровом из деревьев, растущих на глубокой торфяной залежи на выделах № 3 и 4. Верхний, 50...80-сантиметровый слой — хорошо разложившийся торф, нижний — торф со средней степенью разложения. При выборе пробной площади исходили из известного в дендроклиматологии принципа, что чувствительные к климатическим факторам деревья растут в трудных условиях обитания — в данном случае на торфе. На обоих выделах растет осушенно-болотный сосняк 150-летнего возраста (по данным лесосурейства 1972/73 г.). На выделе № 3 состав насаждения 7СЗЕ, бонитет IV, на выделе № 4 — 10С+Е, во втором ярусе ель группами, бонитет V.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На выделах № 3 и 4 заповедного квартала возрастным буровом взяты образцы (керны) из стволов шести деревьев на высоте груди (1,3 м). Граница между названными выделами постепенная, в сторону выдела № 4 доля елей в составе насаждения уменьшается. Первые три пробных дерева растут на выделе № 3, остальные — на выделе № 4. Годичные кольца двух первых пробных деревьев отражали лишь изменение прироста, связанное с возрастом дерева, и были отвергнуты как малоинформативные. Пробное дерево № 3 — ель, годичные кольца которого выражают и невозрастные колебания прироста. Буровой образец проходит через ствол, так что получены ряды годичных колец для двух противоположных радиусов (рис. 1). Из-за некоторой эксцентричности ствола самые внутренние кольца пропущены. По сохранившимся кусочкам коры на концах керна можно пересчитать годичные кольца по календарным годам. Три остальных пробных дерева относятся к соснам обыкновенным, растущим на выделе № 4. Буровой образец сосны № 4 проходит сердцевину ствола на протяжении 61 годичного слоя (рис. 2), но из сравнения с метеорологическими показателями пришлось его исключить из-за отсутствия метеонаблюдений за данный период. Да и в сравнении с остальными пробными деревьями сосна № 4 представлена одним радиусом. Из ствола сосны № 5 взято 2 буровых образца, расположившихся в стволе примерно под прямым углом друг к другу

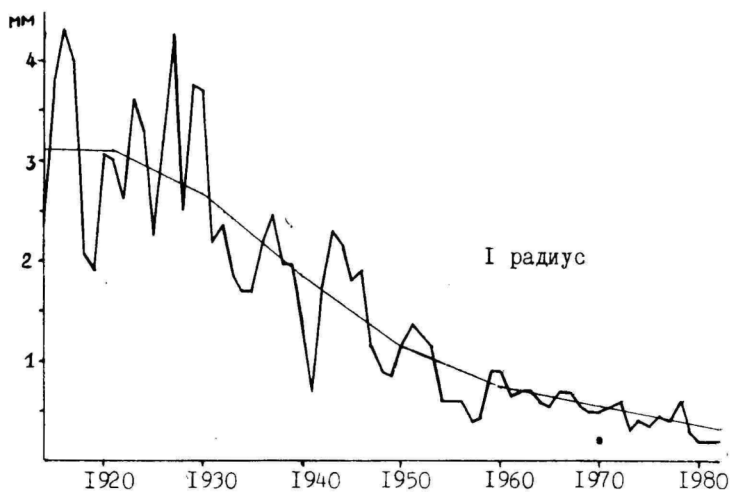
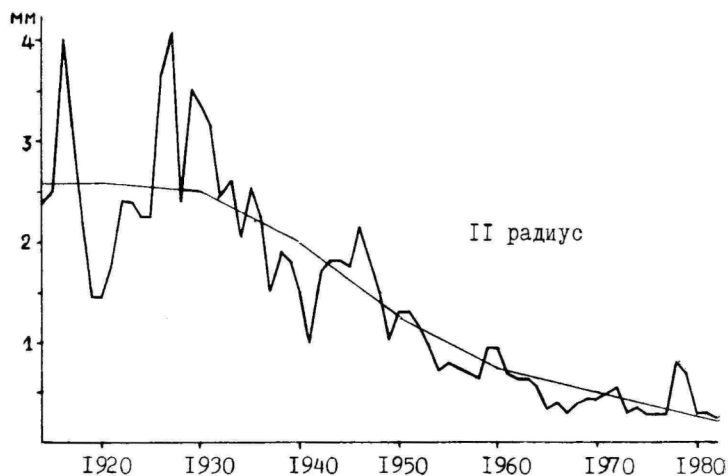


Рис. 1. Ширины годовых колец (на оси ординат) в двух радиусах ствола ели № 3, растущей в заповедном квартале в Ярвселя. На абсциссе — годы.

(рис. 3). Сосна № 6 имеет наклонный ствол, из бока которого получен I образец, а II образец взят со стороны наклона ствола и представляет собой т. н. реактивную древесину (точнее, древесину сжатия) (рис. 4). У хвойных в древесине сжатия годовые кольца растут шире, чем в противоположном радиусе ствола (в древесине растяжения). Даже сравнительно с I ра-



Рис. 2. Ширины годовых колец (внутренняя часть бурового образца) сосны № 4 в двух противоположных радиусах ствола. II радиус кончился, не доходя до коры; календарные годы образования колец в нем установлены пересчетом с сердцевины ствола. Обозначения осей см. на рис. 1.

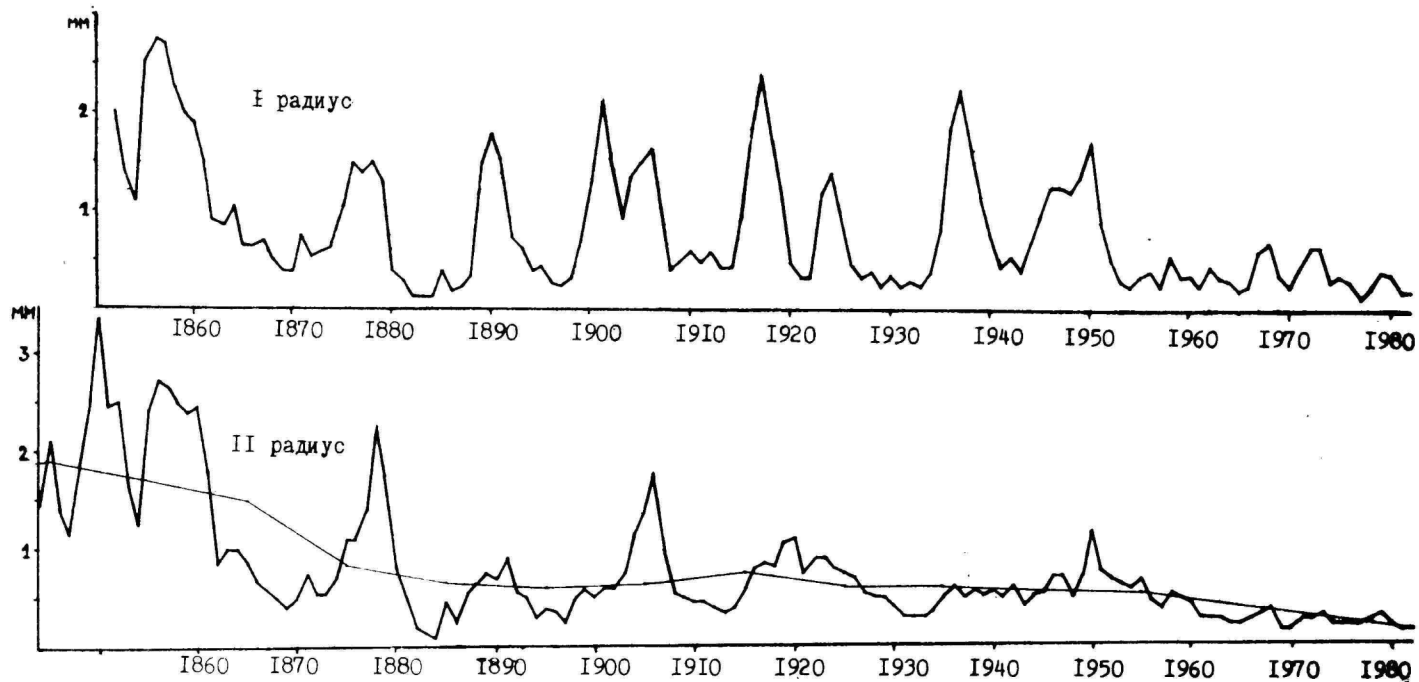


Рис. 3. Ширины годичных колец сосны № 5 в двух радиусах ствола, расположенных перпендикулярно друг другу. Обозначения см. на рис. 1.

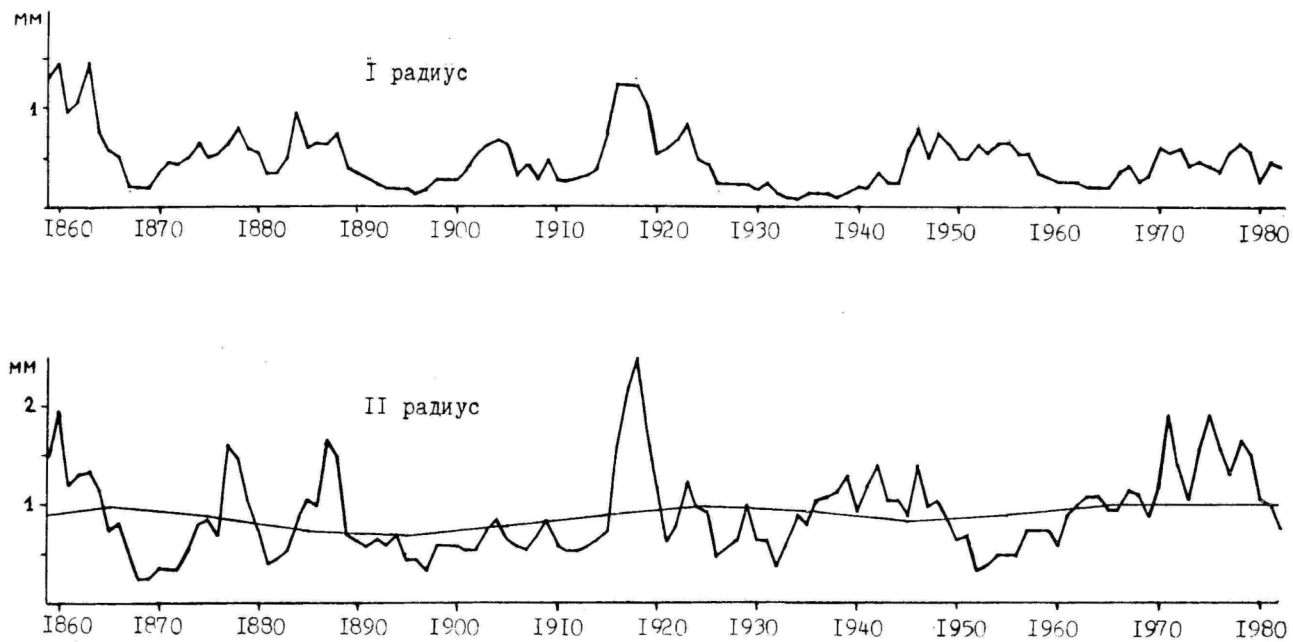


Рис. 4. Ширины годовых колец сосны № 6 в двух радиусах ствола, расположенных перпендикулярно друг другу. II радиус проходит через реактивную древесину (древесину сжатия). Обозначения осей см. на рис. 1.

диусом сосны № 6, расположенным в стволе под прямым углом к II радиусу, годичные кольца здесь почти в 2 раза шире.

Все ширины годичных колец измерены микроскопом МБИ-1 при увеличении 2×8 (за исключением пробы сосны № 4, которая измерена при увеличении 4×8), при помощи измерительного окуляра. Результаты измерений даются в делениях шкалы измерительного окуляра, где I деление соответствует 0,05 мм. Наклонно расположенные в крне годичные слои измерялись поперек годичного кольца. Влияние способов преобразований ширины годичных колец оценивалось коэффициентом парной линейной корреляции между сравниваемыми рядами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ДИСКУССИЯ

1. Прирост в разных радиусах одного и того же ствола.

Между годичным приростом в разных радиусах пробных деревьев № 3, 5 и 6 (в дальнейшем соответственные образцы обозначены как E3I, E3II, C5I, C5II, C6I и C6II) найдены коэффициенты корреляции:

E3I и E3II: $r = 0,91$ ($n = 69$);

C5I и C5II: $r = 0,60$ ($n = 69$);

C6I и C6II: $r = 0,48$ ($n = 69$),

где r — коэффициент корреляции и n — число сопоставленных пар годичных колец. У E3 коррелируемые ряды полностью включают влияние возрастной кривой прироста; у других, более старых деревьев, возрастная кульминация прироста остается в более раннем периоде и не входит в последние 69 лет, для которых вычислена корреляция. Относительно низкая корреляция у C6 объяснима древесиной сжатия в образце C6II.

Рассмотрим отдельно пробы C4. Так как образец C4II кончается до коры дерева (II проба является удлинением I пробы в противоположном радиусе), то здесь применялась программа «Корреляция со сдвигом», составленная начальником машины Т. Петерсоном в вычислительном центре ТГУ для «Наири-2». По этой программе сравниваемые ряды сдвигаются в отношении друг друга по одному году и при каждом положении следует вычислить коэффициент линейной корреляции между рядами. Вычисление коэффициентов корреляции начинается и кончается при числе сравниваемых пар приростов не менее 20-и. Так было возможно проверить соответствие места наивысшей корреляции месту действительного расположения рядов на временной оси (рис. 5). Наивысшая корреляция оказалась при сдвиге внешних концов образцов C4II и C4I на 168 лет. Но действи-

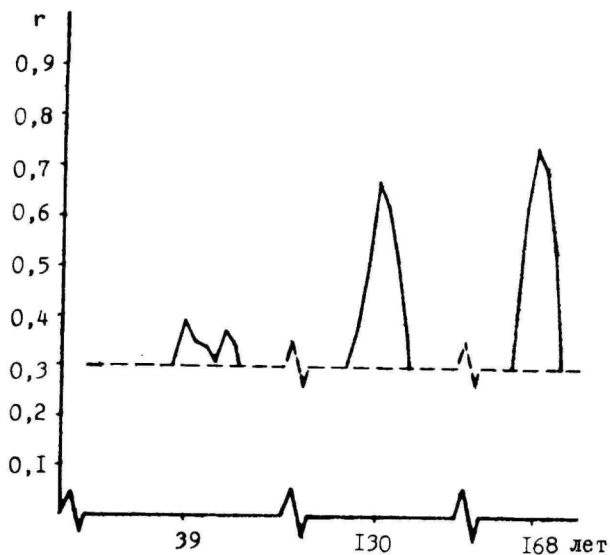


Рис. 5. Корреляция между ширинами годичных колец в I и II радиусах ствола сосны № 4 при сдвигении рядов приростов в отношении друг друга. На оси ординат — коэффициент корреляции (на графике изображены только коэффициенты выше уровня 0,3); на оси абсцисс — сдвиг ряда I радиуса по II-му в годах (с перерывами), начиная с взаимного расположения их наравне с внешними концами (нулевой сдвиг).

тельному расположению этих проб на оси времени соответствует вторая по величине корреляция, по которой сдвиг между С4I и С4II равняется 130 годам (т. е. образец С4II охватывает внутреннюю часть радиуса и кончается в 130 лет до коры). Мы видим, что при коррелировании коротких рядов случайные совпадения ритмов прироста сравниваемых рядов могут дать корреляцию выше, чем при синхронном положении этих рядов. Ввиду этого необходимо при датировке древесных образцов способом «Корреляция со сдвигом» всегда проверять правильность датировок при помощи третьих образцов.

2. Сравнение прироста пробных деревьев

Самые лучшие корреляции получаются между образцами С4I и С5II, Е3I и С4I, Е3I и С5II. Мы предполагаем, что высший уровень совместных колебаний прироста указывает на одинаковую реакцию деревьев на колебания факторов среды. «Степень общности» деревьев в какой-то мере должна отражаться и в среднем уровне корреляции каждой пробы с остальными

образцами: E3I — $\bar{r} = 0,45$; E3II — $\bar{r} = 0,42$; C4I — $\bar{r} = 0,44$; C5I — $\bar{r} = 0,45$; C5II — $\bar{r} = 0,47$; C6I — $\bar{r} = 0,31$; C6II — $\bar{r} = 0,20$. Низкая средняя корреляция образцов C6 объясняется наклонным положением ствола этого дерева. Оказывается, что прирост реактивной древесины колеблется практически независимо от прироста в прямостоящих стволах.

2.1. Влияние преобразований на корреляцию прироста деревьев. Для изучения влияния преобразований вычислены коэффициенты корреляции между приростом деревьев при следующих преобразованиях: обратные величины, квадратные корни, логарифмы и квадраты годичного радиального прироста. Рассмотрим случаи, когда оба коррелируемых ряда преобразованы одинаково. По самым коротким рядам (образцы E3) длина всех рядов бралась равной 69 годам. Прирост E3I преобразован и в индексы прироста, так как в годичных кольцах этого дерева хорошо выражен возрастной ход прироста. Образцы C6 опущены из анализа из-за содержания реактивной древесины. Результаты корреляции преобразованных величин представлены в таблице 1, по которой можно сделать следующие выводы: 1) коэффициент корреляции повышается при преобразовании ширины годичных колец в логарифмы, квадратные корни и (в большинстве случаев) в обратные величины; 2) коэффициент корреляции понижается при преобразовании прироста в квадраты и индексы прироста.

Таблица 1

Корреляция рядов прироста между образцами при разных преобразованиях ширины годичных колец

Пары образцов	Коэффициент корреляции					Индексы прироста
	Ширины годичных колец t	При разных способах преобразования рядов				
		$\frac{10}{t}$	Логарифмы t	$2\sqrt{t}$	$\frac{t^2}{4}$	
E3I и C4I	0,60	—0,60	<u>0,71</u>	0,68	0,42	0,12
E3I и C5I	0,41	—0,50	<u>0,48</u>	0,44	0,37	
E3II и C4I	0,54	—0,68	<u>0,71</u>	0,64	0,29	
E3II и C5II	0,36	—0,52	<u>0,46</u>	0,42	0,28	
E3I и C5I	0,58	—0,74	0,71	0,66	0,43	
E3II и C5II	0,50	—0,80	0,71	0,62	0,28	
C4I и C5I	0,52	—0,41	0,53	<u>0,54</u>	0,45	
C4I и C5II	0,61	—0,54	<u>0,64</u>	<u>0,64</u>	0,52	

Самая высокая корреляция для данной пары образцов подчеркнута.

* Оба ряда преобразованы в индексы прироста.

2.2. **Корреляция прироста деревьев для разных промежутков времени.** Из-за разновозрастности пробных деревьев коэффициенты корреляции между их приростом вычислены для рядов разного протяжения. Использование 20-летних и 46-летних рядов прироста обусловлено длиной имеющихся рядов наблюдений метеорологических факторов (табл. 2). Мы видим, что в большинстве случаев относительно наивысшая корреляция наблюдается при 69-летних рядах; дальнейшее удлинение рядов до 100 лет обычно понижает корреляцию.

Таблица 2

Корреляции прироста в рядах разного протяжения

Пары образцов	Протяжение рядов, лет			
	20	46	69	100
Е3I и Е3II	0,44	0,94	0,91	
С4I и С5I			0,52	0,24
С4I и С5II			0,61	0,24
С4I и С6I			0,16	0,32
С4I и С6II			0,19	0,17
С5I и С5II	0,74	0,45	0,60	0,63
Т5I и С6I			0,41	0,29
С5I и С6II			0,37	0,17
С5II и С6I			0,50	0,35
С5II и С6II			0,04	-0,04
С6I и С6II	0,58	0,11	0,48	0,49

3. Корреляция прироста с некоторыми метеорологическими показателями при разных преобразованиях первых.

Для корреляции с радиальным приростом деревьев выбраны следующие показатели солнечного излучения: продолжительность солнечного сияния (в часах) в мае, июне, июле, с IV по VIII месяц, в текущем и в предыдущем году; число дней без солнечного сияния с IV по VIII месяцы и в году. Использовались наблюдения по солнечному излучению на Тартуской метеостанции за 20 лет. Рассмотрим, как изменяется корреляция прироста деревьев с показателями солнечного излучения при разных преобразованиях ширины годовых колец. Из таблицы 3 видно, что корреляция прироста с продолжительностью солнечного сияния в году обычно оказывается наивысшей при использовании **обратных величин** прироста древесины. То же самое утверждается при корреляции прироста с продолжительностью солнечного сияния с IV по VIII месяц (табл. 4), и с числом дней без солнечного сияния в году (табл. 5).

Корреляция прироста с продолжительностью солнечного сияния в году при разных преобразованиях прироста

Образец	Ширины годовых колец т	Логариф- мы т	$\frac{10}{\tau}$	$2\sqrt{\tau}$	$\frac{\tau^2}{4}$	Индексы прироста
ЕЗІ	0,29	0,32	<u>-0,34</u>	0,30	0,25	-0,08
ЕЗІІ	0,17	0,22	<u>-0,26</u>	0,19	0,11	
С4І	<u>-0,34</u>	-0,33	<u>0,31</u>	0,33		
С5І	0,23	0,32	<u>-0,40</u>	0,27	0,17	
С5ІІ	0,04	0,05	<u>-0,05</u>	0,05	0,04	<u>-0,31</u>
С6І	-0,49	-0,52	<u>0,55</u>	-0,50	-0,45	
С6ІІ	-0,04	-0,07	<u>0,09</u>	-0,06	-0,01	-0,04

Подчеркнут наивысший коэффициент корреляции для каждого образца.

Таблица 4

Корреляция прироста с продолжительностью солнечного сияния с IV по VIII месяц при разных преобразованиях прироста

Образец	Ширины годовых колец т	Логарифмы т	$\frac{10}{\tau}$	$2\sqrt{\tau}$	$\frac{\tau^2}{4}$	Индексы прироста
ЕЗІ	0,28	0,33	<u>-0,36</u>	0,30	0,23	-0,01
ЕЗІІ	0,15	0,20	<u>-0,25</u>	0,18	0,10	
С4І	<u>-0,32</u>	-0,31	<u>0,29</u>	<u>-0,32</u>		
С5І	<u>0,27</u>	0,34	<u>-0,41</u>	<u>0,30</u>	0,21	
С5ІІ	0,11	0,10	<u>-0,08</u>	0,10	0,12	<u>-0,20</u>
С6І	-0,26	-0,29	<u>0,33</u>	-0,27	-0,23	
С6ІІ	0,13	0,10	<u>-0,06</u>	0,11	<u>0,16</u>	0,13

Подчеркнут наивысший коэффициент корреляции для каждого образца.

Из показателей атмосферных осадков для корреляции с радиальным приростом деревьев выбраны количества осадков с IV по X месяц и в гидрологическом году (протяжением с 1 сентября по 31 августа). Наблюдения осадков проведены в метеопункте Ярвселья в течение 46 лет. Таблица 6 показывает некоторое преимущество **обратных величин** прироста в повышении корреляции с количеством осадков за IV—X месяцы. Несмотря на то, что при коррелировании прироста с осадками гидрологического года мы такого предпочтительного преобразования не

Таблица 5

Корреляция прироста с числом дней без солнечного сияния в году при разных преобразованиях прироста

Образец	Ширины годовых колец t	Логарифмы t	$\frac{10}{t}$	$\frac{1}{2t}$	$\frac{t^2}{4}$	Индексы прироста
E3I	<u>-0,36</u>	-0,36	0,36	-0,36	-0,36	0,03
E3II	<u>-0,29</u>	-0,32	<u>0,33</u>	-0,31	-0,25	
C4I	<u>0,17</u>	0,15	<u>-0,14</u>	0,16		
C5I	<u>-0,06</u>	-0,15	<u>0,25</u>	-0,10	0,01	
C5II	0,07	0,07	<u>-0,07</u>	0,07	0,07	<u>0,45</u>
C6I	0,52	0,56	<u>-0,60</u>	0,54	0,47	
C6II	0,22	0,24	<u>-0,25</u>	0,23	0,19	0,20

Подчеркнут наивысший коэффициент корреляции для каждого образца.

находим, использование обратных величин наряду с логарифмами прироста часто дает хорошие результаты (табл. 7). Пре-

Таблица 6

Корреляция прироста с суммой атмосферных осадков за IV—X месяцы при разных преобразованиях прироста

Образец	Ширины годовых колец t	Логарифмы t	$\frac{10}{t}$	$\frac{1}{2t}$	$\frac{t^2}{4}$	Индексы прироста
E3I	<u>0,26</u>	0,24	-0,15	0,26	0,25	0,15
E3II	<u>0,34</u>	<u>0,36</u>	-0,35	0,35	0,32	
C4I	0,03	<u>0,09</u>	<u>-0,12</u>	0,06	-0,02	
C5I	-0,00	-0,03	<u>0,05</u>	-0,02	0,02	
C5II	0,19	0,21	<u>-0,22</u>	0,20	0,17	0,14
C6I	0,24	0,17	<u>-0,09</u>	0,20	<u>0,28</u>	
C6II	-0,38	<u>-0,41</u>	<u>0,41</u>	-0,40	<u>-0,34</u>	-0,39

Подчеркнут наивысший коэффициент корреляции для каждого образца.

образование ширины годовых колец деревьев в обратные величины и логарифмы как будто «увеличивает» долю узких колец и «уменьшает» долю широких. Если мы получили повышение корреляции прироста с метеорологическими показателями, используя данные прироста с «увеличенной» долей низких величин, то это еще раз подтверждает положение, что лучше коррелируют узкие годовые кольца [Ловелиус, 1979]. Это по-

ложение в свою очередь основывается на известной закономерности Ю. Либиха о лимитирующем факторе (законе минимума действия экологических факторов).

Таблица 7

Корреляция прироста с количеством осадков в гидрологическом году при разных преобразованиях прироста

Образец	Ширины годовичных колец т	Логарифмы т	$\frac{10}{t}$	$2\sqrt{t}$	$\frac{t^2}{4}$	Индексы прироста
ЕЗI	<u>0,29</u>	0,25	-0,15	0,28	<u>0,29</u>	0,13
ЕЗII	<u>0,35</u>	<u>0,37</u>	-0,37	0,36	<u>0,33</u>	
С4I	0,09	<u>0,09</u>	-0,09	0,09	0,07	
С5I	0,01	-0,03	0,03	-0,02	<u>0,07</u>	
С5II	0,13	0,18	-0,23	0,16	<u>0,08</u>	0,06
С6I	0,15	0,10	-0,03	0,12	<u>0,18</u>	
С6II	-0,30	<u>-0,33</u>	0,32	-0,32	<u>-0,25</u>	-0,31

Подчеркнут наивысший коэффициент корреляции для каждого образца.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нетронутом человеком заповедном лесном квартале в Ярвселья (Юго-Восточная Эстония) взяты буровые образцы из стволов некоторых деревьев для определения корреляции прироста с выбранными метеорологическими показателями. Главной целью анализа было изучение влияния разных способов преобразований годовичных радиальных приростов деревьев на величину коэффициента корреляции между деревьями и с метеорологическими факторами. Несмотря на явно недостаточное количество пробных деревьев, из результатов анализа можно сделать некоторые предварительные выводы.

1. При анализе связи образцов годовичного прироста деревьев между собой наивысшие коэффициенты корреляции получены при использовании логарифмов прироста. Это свойство логарифмов может быть успешно применено при перекрестной датировке древесных образцов в дендроархеологии.

2. При связи годовичного прироста деревьев с выбранными метеорологическими показателями наивысшие абсолютные величины коэффициента корреляции получены обычно при использовании обратных величин прироста. Данное преобразование годовичного прироста деревьев может оказаться полезным в дендроклиматологических исследованиях.

3. Преобразование ширины годовых колец в индексы прироста, вычисленные по скользящему среднему, обычно понижало корреляцию с метеорологическими показателями. Это вызывает сомнение в целесообразности использования индексов прироста в некоторых дендроклиматологических исследованиях.

4. Предложенные выводы являются первоначальными и достоверность их требует проверки на более широком материале.

ЛИТЕРАТУРА

- Алуве К.** О дендрохронологической датировке памятников архитектуры Западной Эстонии. — Изв. АН ЭССР. Том 29. Общественные науки, 1980, № 4, с. 342—354.
- Битвинскас Т. Т.** Дендроклиматические исследования. Л., 1974. — 170 с.
- Колчин Б. А., Черных Н. Б.** Абсолютные дендрохронологические шкалы северных регионов Восточной Европы протяжением в 12 столетий. — В кн.: Биоэкологические основы дендрохронологии: Мат. к симп. XII-го междунар. бот. конгр. Л., 1975, с. 27—31.
- Колчин Б. А., Черных Н. Б.** Ильинский раскоп (стратиграфия и хронология). — В кн.: Археологическое изучение Новгорода. М., 1978.
- Ловелиус Н. В.** Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л., 1979. — 230 с.
- Рудаков В. Е.** Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годовых колец деревьев. — Докл. АН Арм. ССР, 1951, т. 13, № 3, с. 75—79.
- Рудаков В. Е.** О методе изучения влияния колебаний климата на ширину годовых колец дерева. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1708—1712.
- Рудаков В. Е.** Сходство в колебаниях годового прироста деревьев — основа дендрохронологических построений. — В кн.: Тр. шестого всесоюзного совещания по проблеме «Астрофизические явления и радиоуглерод» Тбилиси, 1978, с. 193—198.
- Справочник по климату СССР.** Вып. 4. Эстонская ССР. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л., 1968. — 225 с.
- Таранков В. И.** Введение в дендроклиматологию Дальнего Востока. — Тр. Биолого-почвенного ин-та Дальневосточного научного центра АН СССР, 1973, вып. 12 (115): Гидроклиматические исследования в лесах советского Дальнего Востока, с. 7—23.
- Шведов Ф. Н.** Дерево, как летопись засух. — Метеорологический вестник, 1892, № 5.
- Шиятов С. Г.** К методике расчета индексов прироста деревьев. — Экология, 1970, № 3, с. 85—87.
- Aluve K.** Eesti NSV lääneosa ehitusmälestiste dendrokronoloogilisest dateerimisest. — Ehitus ja Arhitektuur, 1978, nr. 2, lk. 18—23.
- Fritts H. C.** Tree Rings and Climate. London, New York, San Francisco, 1976. — 567 p.
- LaMarche V. C. Jr., Fritts H. C.** Tree-rings and sunspot numbers. — Tree-Ring Bulletin, 1972, vol. 32, p. 19—33.
- Läänelaid A.** Aastarõngad arvutisse. — Eesti Loodus, 1980, nr. 12, lk. 764—772.
- Schweingruber F. H.** Der Jahrring: Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. Bern, Stuttgart, 1983. — 234 S.

A STUDY OF THE EFFECTS OF DIFFERENT TRANSFORMATIONS OF THE DENDROCHRONOLOGICAL SERIES ON THEIR CORRELATION

Summary

A. Läänelaid

Linear correlation among tree-ring series and between the ring widths and some climatic factors was studied, using different transformations of the ring widths: to reciprocals, squares, square roots, and logarithms. In some cases the ring widths were also transformed to growth indices (after Rudakov, 1951). Three Scots pines and a Norway spruce growing in Järvselja Protected Forest Quarter, East Estonia, were selected sample trees for the study. Two cores from each tree were obtained, using a Swedish increment borer.

The correlation between tree-ring series was the highest when logarithms of the ring widths were used. The correlation of the tree rings with some climatic variables appeared to be the best with the use of the reciprocals of the ring widths. In general, the tree ring indices gave lower correlations than the transformations mentioned above.

These preliminary results might prove to be of some use for selection of the more satisfactory standardization method of tree-rings for further dendrochronological and dendroclimato-logical studies.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И ЭКОТОПА ПРИБРЕЖНЫХ АЛЬВАРОВ ЭСТОНИИ

М. Цобель

Нами исследованы различные аспекты динамики и экологии прибрежных альварных растительных сообществ Эстонской ССР. Благодаря интенсивному тектоническому поднятию земной коры (2...3 мм/г) [Валлнер, Желниц, 1975; Раукас, 1978], в прибрежной зоне Западной Эстонии и на островах довольно хорошо прослеживается процесс первичной сукцессии. Самые подходящие условия для изучения первичных смен имеются в случае закрытых лагун, где ряд сообществ вдоль градиента высоты над уровнем моря хорошо отражает последовательность сообществ во времени (темпоральный ряд). В других случаях прибрежное движение льда зимой является фактором, нарушающим процесс сукцессии. Но влияние этих факторов зависит от конкретного расположения изучаемых сообществ; самое существенное влияние наблюдается на таких берегах, которые подвергаются действиям западных штормов.

Сукцессионные изменения в составе, структуре и видовом богатстве прибрежных альварных сообществ описаны нами в двух работах [Цобель, 1983, 1984а]. По традиционным взглядам, в ходе сукцессии происходит смена отдельных видов и целых сообществ. Но некоторые авторы [Drury, Nisbet, 1973] указывали на факт, что иногда в процессе сукцессии смены видов не происходит, определенные виды только распространяются и растут медленнее, поэтому они предположительно встречаются в последних стадиях. Такой вид динамики сообществ назван «прямой сукцессией» [Whittaker, Levin, 1977]. Здесь проявляются некоторые таутологические проблемы [Horn, 1975; Peters, 1976]. Если сама сукцессия определена как процесс заселения организмами местообитания, где их раньше не было, то характеристика сукцессии такими явлениями как «постепенное добавление новых видов в состав сообщества» или «увеличение видового богатства» по существу повторяет то же самое, что нам известно уже через приведенное определение. Сукачев

[1928, 1954] назвал первичное население субстрата организмами сингенезом. После сформирования сомкнутого сообщества микросреда изменяется и начинается смена сообществ (по Сукачеву эндоэкогенез). Классическое учение о сукцессии [Clements, 1916; Tansley 1920, 1935], которое излагается во многих учебниках [Одум, 1975; Whittaker, 1977; Collier et al., 1974; McNaughton, Wolf, 1973 и др.], посвящено главным образом рассмотрению эндоэкогенеза. Но современная критика в адрес классической теории [Drury, Nisbet, 1973; Colinvaux, 1973; Miles, 1979; Glenn — Lewin, 1980 и др.] главным образом указывает на такие процессы, которые можно классифицировать как сингенез.

Наши результаты показывают, что первые этапы сукцессии являются действительно примерами сингенеза, так как никакой смены видов там не происходит, а наблюдается только постепенное включение новых видов в состав сообщества. Хотя в самых первых стадиях наблюдаются виды, которые можно классифицировать как г-стратегисты по Мак-Артуру [MacArthur, 1972] или рудералы по Грайму [Grime, 1979], вскоре появляются и типичные альварные виды. Положение изменяется, когда усиливается влияние со стороны моря. В таких случаях рудералов (список травянистых видов приведен в книге Грайма; *Erysimum hieraciifolium*, *Isatis tinctoria*, *Linaria vulgaris* и др.) значительно больше. В большинстве случаев поднимающийся из моря субстрат содержит остатки водорослей, часто происходит и дополнительное отложение их во время шторма. Относительное богатство субстрата питательными веществами, особенно азотом, благоприятствует росту т. н. конкурентных растений (по Грайму), среди которых можно назвать *Anthriscus sylvestris*, *Galeopsis bifida*, *Geranium pratense*, *Urtica dioica* и т. д. Они следуют первоначальной стадии рудералов. После первичного образования сообщества его судьба зависит от двух факторов — нагрузки пастьбы и степени выветривания материнской породы (влияние материнской породы на растительность и почву обсуждалось в наших других работах [Цобель, 1984б, 1985]; а влияние пастьбы в другой статье в данном сборнике). При существовании регулярной пастьбы, а также при монолитных материнских породах развитие сомкнутых кустарникового и древесного ярусов притормаживается и структура сообщества остается открытой. Микросреда практически не изменяется, и виды, включенные в сообщество во время первых стадий, продолжают оставаться в его составе. Но если экологическая ситуация позволяет развитие сомкнутых верхних ярусов, изменяется и общий видовой состав. На место типичных светолюбивых альварных видов приходят более темнотлюбивые лесные растения. В таких случаях можно уже говорить о смене видов в ходе сукцессии. Очевидно, что первые стадии, а при

сохранении открытой структуры сообщества весь ход первичной сукцессии можно объяснить при помощи т. н. модели толерантности (или Т-модели)*; а при развитии сомкнутых верхних ярусов для объяснения изменений во второй половине сукцессии лучше подходит модель благоприятствования (или F-модель). Отметим, что такое положение характерно не только для альварных сообществ [Christensen, Peet, 1981; Masing, Zobel, Pomets, in press]. Но, несмотря на характер конечного, стабилизированного сообщества, в состав его входят виды, которые приспособлены расти в условиях лимитированных ресурсов. Грайм [Grime, 1979] называет такие виды стресс-растениями.

Видовое богатство альварных сообществ [Цобель, 1984, б] весьма высокое, обычно на 4 кв. м встречается более 20 видов. Но даже после первичного формирования сообщества видовое богатство различается в разных сообществах. Высокое содержание питательных элементов в субстрате обуславливает преобладание двух-трех видов С-стратегистов, которые оттесняют другие растения. Число видов на 4 кв. м тогда обычно меньше 15. Сомкнутость верхних ярусов имеет нелинейную связь с видовым богатством, так как при низких величинах его видовое богатство увеличивается вследствие возникновения мозаичной микросреды, а при больших величинах опять падает.

Пастьба оказывает на видовое богатство косвенное влияние через кустарниковый и древесный ярусы, но существует и определенное прямое влияние. На заброшенных альварных пастбищах видовое богатство иногда (но не всегда) уменьшается, так как наблюдается преобладание некоторых злаков (*Helictotrichon pratense*, *Briza media*, *Brachypodium pinnatum*). Небольшое уменьшение числа видов наблюдается и при перевыпасе. В большинстве случаев наивысшее видовое богатство наблюдается при средних нагрузках пастьбы.

Покрытие травянистого яруса прямо зависит от сомкнутости верхних ярусов — под сомкнутым кустарниковым или древесным покровом он становится разреженным, неоднородным. Существенное влияние оказывает и степень выветривания материнской породы. На монолитном известняке (долomite) покрытие травянистого яруса остается низким: встречаются обнаженные участки, где растут только единственные экземпляры видов *Sedum acre* и *S. album*. Влияние пастьбы ясно не выражается. При перевыпасе оно заметнее, так как дерн местами разрушается. На оставленных пастбищах иногда наблюдается уменьшение покрытия в связи с преобладанием злаков и понижением числа разнотравья.

Динамика альварных почв основательно описана в работах

* Концептуальные модели сукцессий изложены и обсуждены в известной работе Коннеля и Слаттера

АЛЬВАРНАЯ ЭКОСИСТЕМА

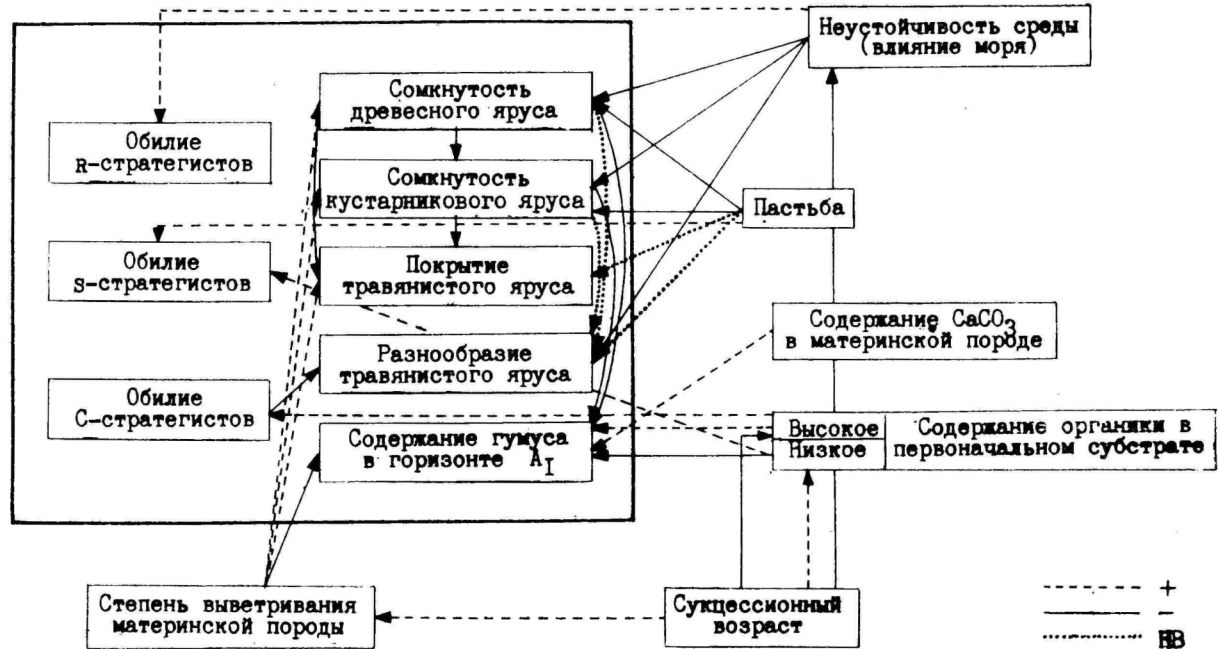


Рис. 1. Схема для объяснения некоторых связей между различными показателями прибрежной альварной экосистемы. + обозначает положительную линейную, — отрицательную линейную, а НВ — нелинейную (вначале положительное, позже отрицательное влияние) связь.

Рейнтама [1971, 1975]. Нами [Цобель, 1985] изучены сукцессионные изменения почв прибрежных альваров. В ходе сукцессии происходит интенсивное накопление гумуса. Достигнутый уровень зависит прямо от характера материнской породы. При слабой выветренности породы (особенно на крупных известняковых галечниках), если кристаллические четвертичные наносы практически отсутствуют, содержание гумуса в почве будет чрезвычайно высоким. Если условия увлажненности более благоприятные или содержание кальция меньше, благодаря существованию бескарбонатных кристаллических наносов, содержание гумуса остается ниже. Уменьшение содержания гумуса наблюдается и под возникающим древесным ярусом. Как известно, в растворимом гумусе альварных почв значительную долю составляют фульвокислоты, связанные с кальцием, которые в аридных условиях не подвергаются существенному перемещению. Но под сомкнутым древесным ярусом локальные условия увлажненности улучшаются, и гумусовые вещества в меньшей степени закрепляются на месте. Содержание гумуса очень высоко скоррелировано с тремя показателями — общим содержанием азота, удельной поверхностью и, по данным Китсе и Роома [1984], емкостью поглощения.

Из вышесказанного следует, что различные компоненты растительного сообщества, а также факторы среды взаимно связаны довольно сложным путем. Общая схема их взаимодействия дана на рис. 1. Предложенная схема, конечно, упрощена и не представляет всего разнообразия важнейших экологических связей. Используются только три типа взаимоотношений: положительное линейное (увеличение интенсивности фактора обуславливает и увеличение величины изучаемого параметра), отрицательное линейное (увеличение интенсивности фактора обуславливает уменьшение величины изучаемого параметра) и линейное параболическое (увеличение интенсивности фактора в начале обуславливает увеличение, а потом уменьшение величины изучаемого параметра). Набор факторов определен не строго, один компонент растительного сообщества может быть фактором в отношении другого компонента и т. д. Более детальное изучение определенных взаимоотношений, а также создание числовой модели — это задачи уже дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Валлнер Л. А., Желнин Г. А. Новая карта изобаз территории ЭССР. — В кн.: Современные движения территории Прибалтики. Тарту, 1975, с. 48—57.
- Китсе Э., Роома И. Емкость поглощения и удельная поверхность рендзин ЭССР. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1974, 92, вып. 92, с. 33—41.
- Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, — 1975. 740 с.
- Раукас А. Плейстоценовые отложения ЭССР. — Таллин: Валгус, 1978. — 310 с.

- Рейнтам Л.** Почвообразование на моренах и двучленных породах Эстонии. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1971, вып. 75, с. 3—77.
- Рейнтам Л.** Образование и развитие рендзин. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1975, вып. 100, с. 3—29.
- Сукачев В. Н.** Растительные сообщества. — Л.: Книга, 1928. — 232 с.
- Сукачев В. Н.** Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. — В кн.: Вопросы ботаники I. — М.—Л.: Изд-во АН, 1954, с. 291—309.
- Цобель М.** Экологический анализ первичных сукцессий прибрежных альваров. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1983, т. 32, с. 254—260.
- Цобель М.** Динамика альварных экосистем в Эстонии. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1984а, вып. 662, с. 72—94.
- Цобель М.** Экологический анализ альварных растительных сообществ Эстонской ССР. — Экология, 1984б, № 4, с. 15—21.
- Цобель М.** Экология и динамика почвы и растительности прибрежных альваров Эстонской ССР. — Почвоведение, 1985, № 12, с. 14—23.
- Christensen N. L., Peet R. K.** Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. — In: Forest Succession / Ed. D. C. West, H. H. Shugart, D. B. Botkin. / N. Y.: Springer, 1981, p. 230—245.
- Clements F.** Plant Succession. Washington, 1916. — 512 p.
- Colinvaux P.** Introduction to Ecology. — N. Y.: J. Wiley, 1973, 621 p.
- Collier B. D., Cox G. W., Johnson A. W., Miller P. C.** Dynamic Ecology. — London: Prentice Hall, 1974. — 563 p.
- Connell J. H., Slatyer R. O.** Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. — Amer. Nat., 1977, vol. 111, p. 1119—1144.
- Drury W. H., Nisbet I. C. T.** — Succession. J. Arnold. Arb., 1973, vol. 54, p. 331—368.
- Glenn-Lewin D. C.** The individualistic nature of plant community development. — Vegetatio, 1980, vol. 43, p. 141—146.
- Grime J. P.** Plant Strategies and Vegetation Processes. — N. Y.: J. Wiley, 1979. — 222 p.
- Horn H. S.** The ecology of secondary succession. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1974, vol. 5, p. 25—37.
- Masing V., Zobel M., Homets M.,** Dynamics of bog communities in Estonia (in press).
- MacArthur R. H.** Geographical Ecology. — N. Y.: Harper and Row, 1972. — 269 p.
- McNaughton S. J., Wolf L. L.** General Ecology. — N. Y.: Holt, Rinehart, Winston, 1973. — 710 p.
- Miles J.** Vegetation Dynamics. — London: Chapman a. Hall, 1979. — 80 p.
- Peters R. H.** Tautology in evolution and ecology. Amer. Nat., 1976, vol. 110, p. 1—12.
- Tansley A. G.** The classification of vegetation and the concept of development. — J. Ecol., 1920, vol. 8, p. 118—149.
- Tansley A. G.** The use and abuse of vegetational concepts and terms. — Ecology, 1935, vol. 16, p. 284—307.
- Whittaker R. H.** Communities and Ecosystems. — N. Y.; MacMillan Publ. Co., 1975. — 385 p.
- Whittaker R. H., Levin S. A.** The role of mosaic phenomena in natural communities. — Theor. Pop. Biol, 1977, vol. 12, p. 117—139.

INTERRELATIONS BETWEEN PLANT COMMUNITIES AND ECOTOPE IN THE COASTAL ALVARS OF ESTONIA

Summary

M. Zobel

The coastal communities develop in conditions where the land uplift is approximately 2...3 mm/yr, so different stages of primary succession are found. Another kind of community dynamics is caused by changes in grazing pressure. The successional dynamics of species richness and total coverage in different layers is discussed. The main ecological relations between different components of ecosystem are represented in the figure. The necessity for more precise determination of different parameters in further investigation is stressed.

ВЛИЯНИЕ ПАСТЬБЫ НА СТРУКТУРУ И СОСТАВ АЛЬВАРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

М. Цобель

Большинство альварных экосистем исторически образовалось в условиях длительной постоянной пастьбы. Согласно В. Вестхофу [Westhoff, 1971] такие сообщества, которые переформировались под влиянием деятельности человека, но в основном состоят из естественных видов, называются полуестественными. К ним относятся и сообщества альварных пастбищ. Определяющая роль пастьбы в образовании растительности альваров была отмечена уже Т. Вильбергом [Vilberg, 1927]. В настоящее время большинство альваров считается по происхождению вторичными. Но есть и некоторые данные, указывающие на существование т. н. первичных альваров [Lippmaa, 1934; Eilart, 1963; Laasimer, 1965; Rebassoo, 1980; Krall et al., 1980]. Это возможно в двух случаях: при слабой выветренности материнского известняка, вследствие чего развитие более сомкнутой растительности невозможно; или в случае относительно молодого субстрата (менее 1000 лет). Но большинство типичных альварных сообществ сформировалось в условиях пастьбы.

Традиционно экологические факторы различаются по характеру их материального посредника (абиотические — свет, температура, влажность и т. д.; биотические), а также по интенсивности их влияния (прямые, косвенные). Реже встречается деление по периодичности факторов. Примером служит деление Монджадского (см. [Дажо, 1975]), по которому факторы разделяют на первичные периодические и непериодические. В ходе эволюции у организмов возникают адаптации в первую очередь к таким факторам, которые носят регулярный характер, т. е. влияние которых в какой-то мере предсказуемо. Именно это позволяет некоторым авторам [Slobotkin, Sanders, 1969] говорить о предсказуемой среде.

В экологических работах нередко используется выражение «внешнее нарушение», или просто «нарушение экосистемы», но обычно содержание этого понятия не строго определено. Един-

ственное определение было нами найдено в книге Грайма [Grime, 1979] — нарушением является частное или полное уничтожение сообщества. Такое определение слишком узкое, под нарушением надо понимать и такие влияния, которые прямо не уничтожают организмов, т. е. носят более косвенный характер (например, загрязнение атмосферы, эвтрофикация). Следовательно, нарушением относительно определенной экосистемы является именно влияние непредсказуемого (или непериодического) фактора.

Вышесказанное позволяет уточнить характер влияния пастбы на альварные сообщества. Если сообщества настраивались (сущность этого процесса освещена в работе [Zobel, Коррел, 1984]) в условиях длительной пастбы, пастба не представляет собой нарушение, а является одним из компонентов нормальной предсказуемой среды. Но если интенсивность пастбы существенно изменяется, нормальный режим среды нарушается и последуют изменения как в растительном сообществе, так и в почве. По принципу существует два вопроса: перевыпас и оставление альварного пастбища (или существенное понижение нагрузки пастбы).

Нами изучены главным образом прибрежные альвары Кингисепского, Хийумааского и Хаапсалуского районов, только некоторые анализы сделаны до 5 км от берега моря. Климат изучаемой территории описан в книгах Советская Эстония, [1972], Eesti NSV agrokliima... [1976]. Длительный вегетационный период и высокая средняя зимняя температура благоприятствуют росту южных видов, но из-за недостаточного снежного покрова, малых осадков и сильных ветров местами образуются экстремальные (в масштабах Эстонии) условия. Коренные породы состоят из ордовикских и силурийских известняков и доломитов [Орвику, 1960; Калью, 1970]. Почвы примитивного характера, гумусовый горизонт часто находится прямо на материнской породе. Основательная характеристика альварных почв дана в некоторых работах [Lillema, 1958; Rooma, Sepp, 1977; Rooma, 1976; Рейнтам, 1971, 1975]; отметим лишь, что дефицит влаги и обилие кальция заметны всюду.

В ходе полевых работ растительные сообщества описали в квадратах размером 4 м². Количество травянистых видов оценивали с помощью 10-балльной шкалы Маарела [Maarel, 1979]. Кустарниковый и древесный ярусы охарактеризовали в квадратах 10×10 м. С каждого квадрата взяли почвенные пробы на глубине 5 см (для близрасположенных квадратов одна проба на два или три квадрата). В лаборатории определили содержание углерода по тюрину, содержание азота по кьельдалю, удельную поверхность, рН_{H₂O} и долю фракции >5 мм. На каждом трансекте или специальном участке выкапывали и одну яму для характеристики почвенного профиля. Степень выветренности

материнской породы описана с помощью 10-балльной шкалы.

Некоторые трудности возникли при описании влияния ключевого фактора — пастбы. Иногда невозможно определить даже настоящей нагрузки пастбы, так как на многих пастбищах заборы практически отсутствуют и на соседних участках действительная нагрузка различается в два-три раза. Кроме того, число овец (коров) сильно изменяется даже в течение нескольких лет. Гораздо труднее выяснить режим пастбы в течение последних 30—40 лет, хотя это очень важно при изучении изменений сообществ. Поэтому была использована следующая полуколичественная шкала оценок: 1 — непастбищное сообщество, 2 — оценка пропущена для увеличения различия между пастбищными и непастбищными сообществами, 3 — оставленное пастбище, 4 — низкая нагрузка пастбы, 5 — нормальная нагрузка пастбы, 6 — сильная нагрузка пастбы, 7 — явный перевыпас.

Отмечали также экспозиции и ориентации пробных площадок, описали рельеф и всевозможное влияние со стороны человека.

На эстонских альварах перевыпас не представляет серьезной проблемы, поэтому и проведено мало исследований в этой области. Вильберг [Vilberg, 1935] отмечает, что при чрезмерной пастбе уменьшается видовое разнообразие и увеличивается роль злаковых. Лаасимер [Laasimer, 1975, 1979] утверждает, что в случае перевыпаса дерн разрушается и обнажается известняк, часто за этим следует вторжение нитрофильных видов. Больше встречается перевыпасов на шведских альварах [Königsson, 1968; Sjögren, 1973; Rosen, Sjögren, 1973; Rosen, 1978, 1982], результатами являются разрушение кустарникового яруса и дерна, вторжение новых видов, увеличение амплитуд колебаний микроклиматических показателей. По данным этих авторов наиболее чувствительны к пастбе именно злаковые. На альварах с более выветренной материнской породой устойчивость сообщества к перевыпасу наибольшая.

В прибрежной зоне Западной Эстонии пастба была выше нормы местами на альварах Карала, Саарнаки и Пуйзе. Это отразилось на немногих экземплярах нитрофильных видов (*Cirsium arvense*, *Cirsium vulgare*, *Urtica dioica*). На острове Саарнаки и в Пуйзе местами обнажилась материнская порода (щебеночная морена). Но говорить в таких случаях об изменениях общих характеристик экосистемы трудно. На разрушенных местах растения не растут и отсутствует гумусовый горизонт почвы, а рядом, где прямого разрушения нет, видовой состав, видовое богатство и содержание гумуса в почве существенно не изменялись.

Наибольшее внимание было уделено процессу зарастания брошенных альварных пастбищ. По данным Ауг и Кокка [Aug,

Кокк, 1983], такие альвары образуют приблизительно 40% от общей площади альваров Эстонии.

Геоботанические анализы были сгруппированы при помощи кластерного анализа. Использовали метод одной связи [Эрмаа, 1976], из числа индексов сходства выбрали индексы Серенсена и Вишарта. Сразу следует отметить, что пастбищные и оставленные сообщества в дендрограммах практически не различались. Такое смешанное расположение описаний пастбищных и брошенных альварных сообществ указывает на факт, что при сохранении открытой структуры изменения в видовом составе после прекращения пастьбы небольшие. Приведем в качестве примера альвары в Карала (о-в Сааремаа). Там рядом в идентичных эдафических условиях находятся участок, где нагрузка пастьбы высокая (более 3 овец на га), и альвар, оставленный 25—30 лет тому назад. Плотность сложения и рН почвы различались мало (на пастбищном альваре 1,1 г/см³ и 7,6, на брошенном — 1,0 г/см³ и 7,7). Содержание углерода в верхнем слое почвы пастбищного альвара составляло 3,1%, в почве брошенного альвара — 3,8%; содержание азота было соответственно 0,33% и 0,42%. Различия в видовом составе тоже небольшие, число общих травянистых видов равнялось 23. На пастбищном альваре встречалось в среднем 20 видов на 4 м², на оставленном — 21 вид. Более характерными для пастбищного альварного сообщества были *Festuca rubra*, *Medicago lupulina*, *Trifolium repens*. *Antennaria dioica*, *Festuca ovina* и *Helictotrichon pratense* чаще встречались на брошенном альваре. Доминирование гораздо лучше выражено в пастбищном сообществе. Сомкнутость кустарникового яруса (можжевельник) была 0,1 на пастбищном и 0,3 на оставленном альваре.

Изучение других оставленных альварных пастбищ подтверждает мнение, что их различия, по сравнению с пастбищными сообществами, небольшие. В обоих типах сообществ встречаются виды, которые распространены всюду на альварах, и нельзя утверждать, что какой-либо из них служит хорошим индикатором нагрузки пастьбы. Более тесно коррелирует с нагрузкой пастьбы распространение вида *Brachypodium pinnatum*, который местами доминирует на оставленных альварах. *Trifolium repens*, *Festuca rubra* и *Agrostis stolonifera* типичны для пастбищных сообществ. Но в общем различия заметнее в физиогномии, чем в видовом составе.

Отметим, что высказанные здесь положения действительны только для таких сообществ, где сохранилась полуоткрытая структура. Скорость образования более сомкнутых верхних ярусов зависит от многих факторов, в первую очередь, от наличия семян, степени выветривания материнской породы и ранних антропогенных влияний. На большинстве брошенных альваров более сомкнутые верхние ярусы пока не образовались, но почти

всюду встречались молодые экземпляры кустарников (в основном *Juniperus communis*, реже *Rhamnus cathartica*, *Frangula alnus* и др.) и деревьев (в основном *Pinus sylvestris*, реже *Betula pendula*, *Picea abies*). Следовательно, на изученных альварах аллогенная сукцессия идет в направлении сомкнутого кустарника и альварного леса. На монолитных известняковых породах скорость зарастания значительно медленнее.

Влияние древесного яруса было изучено на пробных участках на о-вах Кессе, Сымери, Саарнаки и в Атла (о-в Сааремаа), результаты приведены в таблице 1.

Таблица 1

Влияние древесного яруса на видовое богатство травянистого яруса на четырех пробных участках

Пробный участок	Общее число видов	Число видов, растущих только под древесным ярусом	Среднее число видов на 4 м ² под древесным ярусом	Число видов, растущих только на открытых участках	Среднее число видов на 4 м ² на открытых участках	Число видов, растущих на обоих участках
о-в Кессе	51	5	32	11	39	35
о-в Сымери	36	1	12	24	25	11
о-в Саарнаки	48	15	23	13	31	20
Атла (о-в Сааремаа)	46	6	19	25	31	15

На о-ве Сымери и в Атла на части альваров произрастают сомкнутые насаждения сосны; на о-ве Кессе древесный ярус состоит из ели, а на о-ве Саарнаки — из березы. При наличии древесного яруса различия в составе травянистого яруса более заметны. Под сомкнутым верхним ярусом (вначале смыкается кустарниковый ярус, но под влиянием деревьев он скоро становится разреженным) уменьшается видовое разнообразие. Особенно хорошо заметно это на о-ве Сымери, где число видов на 4 м² под древесным ярусом в 2 раза меньше, чем на полуоткрытом альваре (II—12 и 19—29 видов). Под деревьями значительно уменьшается и покрытие травянистого яруса: на открытых местах оно достигает 65—85%, а под деревьями обычно не превышает 30—40%. Изменение видового состава носит уже более сложный характер. Из таблицы I видно, что число видов, общих для сообществ с древесным ярусом и без него, довольно высокое, а число видов, характерных только для заросших альварных сообществ, мало (за исключением о-ва Саарнаки). Среди видов, которые в пределах этих пробных площадок были

обнаружены только на заросших альварах, встречаются такие, которые обычны и для открытых альваров: например, *Lotus corniculatus*, *Draba incana*, *Ranunculus polyanthemos* в Атла; *Pimpinella saxifraga* на о-ве Кецце; *Sieglingia decumbens*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago lanceolata* на о-ве Саарнаки и т. д. Но остальные виды, характерные для заросших альваров (*Galium mollugo*, *Geum urbanum*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*), на открытых альварах встречаются редко. Очевидно, для них нужно более обильное увлажнение. Хотя под сомкнутым верхним ярусом встречаются и виды, которые почти не распространяются на открытых альварах (например, *Melampyrum sylvaticum* на о-ве Кецце, *Hepatica nobilis* и *Melica nutans* на о-ве Саарнаки), главные изменения в видовом составе (а также в видовом разнообразии) обусловлены исчезновением светолюбивых альварных видов (*Thymus serpyllum*, *Festuca ovina*, *Hieracium umbellatum*, *Helianthemum nummularium* и др.). При дальнейшем развитии сообщества сомкнутость древесного яруса может уменьшиться, и светолюбивые виды снова распространятся. В зрелых альварных лесах количество светолюбивых альварных видов довольно высокое.

Сформирование древесного яруса оказывает свое влияние и на почвенные процессы [Цобель, 1985], наблюдается уменьшение содержания углерода и азота в горизонте A_1 и местами также понижение рН.

Процесс зарастания интересовал уже первых исследователей альваров. П. Томсон [Thomson, 1923] и Г. Вильберг [Vilberg, 1927 a] указывают, что при оставлении альварных пастбищ там появляется лес. Т. Липпмаа [Lippmaa, 1934] утверждает, что первой после оставления альварного пастбища появляется сосна, а ель страдает от колебаний температуры. Л. Лаасимер [Laasimer, 1946] пишет, что при прекращении пастбы сообщества альваров начинают развиваться в направлении ельника. Позднее она [Laasimer, 1979] отмечает, что при прекращении пастбы вначале возникают сомкнутые можжевеловые кустарники, где не могут расти многие светолюбивые виды. Зарастание альваров описано и шведскими исследователями [Pettersson, 1965; Sjögren, 1971; Rosen, Sjögren, 1973; Rodenborg, 1976; Ammar, 1978; Rosen, 1978, 1982]. На шведских альварах нагрузка пастбы уменьшилась в 40-е годы, теперь местами наблюдается перевыпас. При прекращении (уменьшении) пастбы вторгаются кустарники (*Juniperus communis*, *Prunus spinosa*, *Rosa sp.*, *Potentilla fruticosa*), а потом деревья (*Betula sp.*, *Quercus robur*). Конечной стадией является лиственный лес. Существенно изменяется микро-среда, эти вопросы обстоятельно рассмотрены в работе Э. Розена (Rosen, 1982). Еще в начале века, когда нагрузка пастбы была велика всюду, отсутствие деревьев на альварах острова

Эланд объясняли эдафическими условиями. Но теперь видно, что при уменьшении нагрузки пастьбы довольно скоро развиваются кустарниковые сообщества, а потом леса. На монолитном известняке более богатая растительность встречается все же только около трещин [Pettersson, 1965; Königsson, 1968; Rosen, op. cit.]. Изменение микросреды уже существующими кустами и деревьями еще более улучшает условия для прорастания их семян.

Следовательно, после прекращения пастьбы на альваре начинается т. н. процесс зарастания, вследствие чего возникает сомкнутое кустарниковое сообщество и/или лес. Но вполне ясно, что скорость этого процесса прямо зависит от характера материнской породы. Если на хорошо выветрившемся материале лес развивается относительно быстро, то при монолитном коренном известняке более развитая растительность встречается только около трещин. Таких плитняковых альваров, где несмотря на прекращение пастьбы зарастание практически отсутствует, можно найти в Атла и Лью (о-в Сааремаа). Но большинство эстонских альваров характеризуется хорошо выветрившейся материнской породой, и процесс зарастания является там серьезной проблемой.

ЛИТЕРАТУРА

- Дажо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.
- Кальо Д. (ред.) Силур Эстонии. — Таллин: Валгус, 1970. — 343 с.
- Орвику К. К. Геология СССР. М., 1960. Т. 28. Геологическое описание и полезные ископаемые ЭССР. — 512 с.
- Рейнтам Л. Почвообразование на моренах и двучленных породах Эстонии. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1971, вып. 75, с. 3—77.
- Рейнтам Л. Образование и развитие рендзин. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1975, с. 3—29.
- Советская Эстония. — Таллин: Валгус, 1979 — 439 с.
- Цобель М. Экология и динамика альварных почв и растительности прибрежной зоны Эстонской ССР. — Почвоведение, 1985, № 12, с. 14—23.
- Эеремаа Р. В. Кластер-анализ при задаче таксономии. — Труды ВЦ Тарту-та, 1976, вып. 36, с. 59—80.
- Eesti NSV agrokliima ressursid. — Tallinn, 1976, Valgus. — 142 lk.
- Eilart J. Pontiline ja pontosarmaatileine element Eesti flooras. Tartu, 1963. — 264 lk.
- Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. — N. Y.: Wiley, 1979 — 222 p.
- Krall H., Pork K., Aug H., Püss O., Rooma I., Teras T. Eesti NSV looduslike rohumaade tüübid ja tähtsamad taimekooslused. — Tallinn, 1980, 88 lk.
- Königsson L.-K. The Holocene history of the Great Alvar of Öland. — Acta Phytog. Suec., 1968 vol. 55, p. 1—172.
- Laasimer L. Loometsa ökoloogiast. — TRÜ toimetised, 1946 vihik 2, lk. 1—83.
- Laasimer L. Eesti NSV taimekate. — Tallinn, Valgus, 1965. — 397 lk.
- Laasimer L. Eesti lood ja loometsad, nende kaitse. — Rmt.: Eesti loodusharulduste kaitseks. Tallinn, Valgus, 1975, lk. 90—101.
- Laasimer L. Loometsade ja loodude taimekatte dünaamika. — Rmt.: XII Eesti loodusuurijate päev. Tallinn, 1979, lk. 13—19.

- Lillema A.** Eesti NSV mullastik. Tallinn, 1958. — 199 lk.
- Lippmaa T.** Vegetatsiooni geneesist maapinna tõusu tõttu merest kerkivate saartel Saaremaa looderannikul. — Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tart., 1934, lk. 3—38.
- Maarel E. van der** Transformation of cover-obundance values in phytosociology and its effects on community similarity. — Vegetatio, 1979, vol. 39, p. 97—114.
- Pettersson B.** Gotland and Öland. Two limestone islands compared. — Acta Phytog. Suec., 1965, vol. 50, p. 131—143.
- Rebassoo H.** Vilsandi Riikliku Looduskaitseala taimkatte geneesist. — Rmt.: Vilsandi RL 70. aastapäevale pühendatud ettekannete teesid. Tallinn, 1980, lk. 23—25.
- Rodenborg L.** Boddennutzung, Pflanzenwelt und ihre Veränderungen in einem alten Weidegebiet auf Mittel-Öland, Schweden. — Växtek. Stud., 1976, Bd. 7, S. 1—210.
- Rooma I.** Paepälsed mullad Eestis. — ELUS Aastaraamat, 1976, nr. 64, lk. 65—78.
- Rooma I., Sepp R.** Alvar soils (limestone rendzinas) in the Estonian SSR. — In: Estonia: Geographical Studies. Tallinn, 1972, p. 55—60.
- Rosen E.** Application of permanent sample plots for conservation of vegetation on the alvar heath of Öland. — Phytocoenosis, 1978, vol. 7, p. 317—332.
- Rosen E.** Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of South Öland, Sweden. — Acta Phytog. Suec., 1982, vol. 72, p. 1—104.
- Rosen E., Sjögren E.** Sheep grazing and changes of vegetation on the limestone heath of Öland. — ZOON Suppl., 1973, p. 137—151.
- Sjögren E.** The influence of sheep grazing on limestone heath vegetation on the Baltic island of Öland. — In: The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation. Oxford: Blackwell Sc. Publ., 1971, p. 487—495.
- Slobotkin L. B., Sanders H. L.** On the contribution of environmental predictability to species diversity. — Brookhaven Symp. Biol., 1969, vol. 22, p. 82—95.
- Zobel M., Koppel A.** Stabiilsuse kategooriad ökoloogias. — ELUS Aastaraamat, 1984, nr. 69, lk 36—48.
- Thomson P.** Zur Frage der regionalen Verbreitung und Entstehung der gehölzwiesen und Alvartrüften in Nord-Estland. — LUS Aruanded, 1923, nr. 31, lk. 45—53.
- Vilberg G.** Loost ja lootaimkonnast Ida-Harjumaal. — LUS Aruanded, 1927, nr. 34, lk. 11—139.
- Vilberg (Vilbaste) G.** Lood ehk loopealsed Ida-Harjumaal. — Loodusvaatleja, 1935, nr. 6, lk. 145—149.
- Westhoff V.** The dynamic structure of plant communities in relation to the objectives of conservation. — In: The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation. Oxford: Blackwell Sc. Publ., 1971, p. 31—14.

THE INFLUENCE OF GRAZING ON THE STRUCTURE AND COMPOSITION OF ALVAR COMMUNITIES

M. Zobel

Summary

Most of alvar communities have developed under the influence of permanent grazing, so the grazing belongs to «normal environment». The changes due to the increase or decrease of grazing pressure are discussed. There are only few examples of overgrazed communities. No general trends in community parameters are mentioned, in places the invasion of nitrophile species and abundance of certain graminoids (*Festuca rubra*, *Agrostis stolonifera*) should be observed. In case of abandonment of alvar pastures the changes in community composition and structure are small (the increase of the abundance of *Helictotrichon pratense*, invasion of young junipers), until the dense shrub and/or tree layer develop. The invasion depends on the distance of seed sources. Under the dense canopy the species composition changes considerably, the carbon and nitrogen content in the humus layer decrease.

СТРУКТУРА БИОМАССЫ НИЗКОБОНИТЕТНОЙ ЕЛИ

Я. Палуметс

Структура биомассы высокопроизводительных еловых древостоев детально изучена, этой теме посвящено множество работ в СССР [Ремезов и др., 1959; Смирнов, 1971; Малиновский, 1975 и др.] и за рубежом [Vyskot, 1980]. В Эстонии опубликованы работы Кылли и Кяхрик [1970а, б].

В то же время остались без внимания древостои низких бонитетов, которые дополняли бы картину о производительных возможностях ели и о зависимостях последних от экологических факторов разных рангов в особенности. В настоящее время имеющиеся работы о структуре биомассы низкобонитетных (IV—V классы бонитета) елей касаются древостоев северной тайги в Коми АССР, в Мурманской и Архангельской областях [Вакуров, Полякова, 1982; Экол.-биол. основы..., 1981; Забоева и др., 1973; Чепурко, 1972; Руднева и др., 1966; Марченко, Карлов, 1962; Манаков, 1961]. Меньше работ относительно средней тайги: Коми АССР, Вологодская область [Экол.-биол. основы..., 1981; Забоева и др., 1973; Смирнова, 1971; Паршевников, 1962] и только одна работа посвящена южной тайге [Структура и..., 1973]. Характерной чертой всех вышеуказанных работ является высокий возраст древостоев — старше 100 лет (исключение — Экол.-биол. основы..., 1981).

В итоге видим, во-первых, что изучение распределения биомассы низкобонитетных ельников сосредоточено на севере и востоке Европейской части СССР. Это объясняется широким распространением этих древостоев в тех регионах. Во-вторых, все изученные древостои являются высоковозрастными. Поэтому цель настоящей работы заключается в подробной характеристике структуры биомассы елей Va класса бонитета двух возрастов северной подзоны широколиственно-смешанных лесов [Laasimer, 1965] западной территории Европейской части СССР.

Описание места полевых работ и сообщества

Место полевых работ расположено в Северо-Западной Эстонии, в 2 километрах южнее железнодорожной станции Вазалемма. Область подстилается известняками среднего ордовика [Rõõmusoks, 1983], которые местами открываются на поверхности, а чаще покрыты немощными песками. Характерен высокий уровень грунтовых вод, который вызывает распространяющуюся заболочивание. Рельеф равнинный. В 300 м южнее пробного участка расположена маловыраженная долина реки Вазалемма. Микрорельеф кочкарный, у оснований деревьев находят кочки высотой порядка 0,4 м, которые состоят из очень рыхлого малоразложившегося мохового и древесного торфа. Имеются и осоковые кочки.

Тип местопроизрастания леса — осоковый.

Почва буро-глеевая лессивированная.

Описание почвенного профиля

A_0A_1 — осоково-моховой торф, мощность 30—40 см, степень разложения 35—50%, черный, мажущий, содержит малое количество песка. Корни растений обнаруживаются только в верхнем 5—10 см слое. Переход на следующий горизонт резкий. Плотность залегания $0,30 \text{ г см}^{-3}$.

A_2 — беловато-серый мелкозернистый песок, 10 см, иногда несколько желтоватый. Переход на следующий горизонт резкий.

B_g — буро-желтый горизонт, 10—15 см, состоит из белого песка, более крупнозернистого, чем в предыдущем горизонте, и буро-желтого аморфного вещества. Имеются отдельные коричневые пятна, 1—2 см в диаметре. Горизонт насыщен водой. Переход на следующий горизонт плавный.

C — беловатый крупнозернистый песок. Насыщен водой. Уровень грунтовой воды во время описывания авг. 1984 г. 80 см. Во влажные времена года часто наблюдается верховодка.

Кислотность корнеобитаемого слоя: прикормлевая кочка pH_{H_2O} 4,37, pH_{KCl} 3,04, торф pH_{H_2O} 6,65, pH_{KCl} 5,84.

Причиной почти нейтральной реакции торфа может служить контактирование с грунтовыми водами, налегающими на известняках. Торф прикормлевой точки из-за своей рыхлости и повышенного положения с грунтовыми водами не контактируется, реакция среды там сильноокислая.

Древостой

Древостой смешанного характера и разновозрастный, приблизительный состав 5ЕЗВ2С + ед. Ос. На 1 га приходится 470 елей, 250 берез, 150 сосен и 50 осин. Пространственное распре-

деление деревьев неоднородное. Лесные участки чередуются с прогалинами. Сомкнутость крон в лесных участках 0,5—0,6, на прогалины приходится около одной трети общей площади. Средняя высота берез и сосен 12—13 м. Популяция ели состоит из трех поколений:

1) одиночные деревья высотой 11—12 м, возраст порядка 130 лет;

2) господствующее поколение, 80% особей, возраст порядка 90 лет, высота 7—11 м;

3) молодое поколение, 20% особей, возраст 60—70 лет, высота 7—8 м.

Бонитет по ели Va.

Модельные деревья в возрасте 45 лет взяты на прогалине, где росли в отдельности.

На прогалинах растет обильный подлесок из крушины.

Напочвенный покров

Напочвенный покров хорошо развит, всего отмечено 42 вида высших растений и 11 видов мхов. Характерно чередование и смешивание разных экологических групп видов. Виды темнохвойных лесов на прикомлевых кочках — *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Rubus saxatilis*, *Rhodococcus vitis-idea*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa* — чередуются с растениями болотных лесов — *Carex nigra*, *C. pulicaris*, *C. panicea*, *Crepis paludosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Galium palustre*, *Viola uliginosa*. Часто встречаются и виды бедных лугов — *Lathyrus pratensis*, *Potentilla erecta*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acer*. В малом количестве попадают некоторые неморальные виды — *Paris quadrifolia*, *Poa nemorosa*, *Ficaria verna*, *Ranunculus vernus*. Типичными видами постоянством выше 80% являются *Carex nigra*, *Crepis paludosa*, *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Potentilla erecta*. Постоянством выше 60% обладают *Carex pulicaris*, *Equisetum sylvaticum*, *Lathyrus pratensis*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Viola uliginosa*. Моховый ярус развит хорошо, жизненность его высокая. Характерные виды — *Climacium dendroides*, *Mnium affine*, *Sphagnum sp.*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Mnium undulatum*.

Методика

Для изучения биомассы пользовались методом модельных деревьев, следуя в несколько упрощенном виде методике, разработанной в лаборатории экосистем Тартуского ГУ, которая опирается на методики В. В. Смирнова [1971], А. И. Уткина и

Н. В. Дылиса [1966] и коллектива под руководством В. Г. Карпова [Структура..., 1973]. Полевые работы велись в августе-сентябре 1982 и 1984 года. Модельные деревья выбирали пропорционально классам диаметра — 6 деревьев для 91-летних елей и 5 для 45-летних. Высоту деревьев измеряли стальной измерительной лентой, $D_{1.3}$ определяли линейкой на спиле соответствующей высоты в двух направлениях. Массу ветвей определяли по 10 высотным слоям живой кроны. Для определения соотношений масс разных фракций кроны было выбрано 5 модельных ветвей, одна на две последующие секции, средних по своим показателям. Все ветви взвешивались по секциям кроны. Те ветви, которые находились ниже кроны, — по 1-метровым секциям ствола. Сухую часть в составе живых ветвей рассчитывали в сумму сухих ветвей соответствующей секции. Модельные ветви для камеральной обработки транспортировали в полиэтиленовых мешках. При необходимости перед обработкой ветви содержались в подвале при температуре около 12° в тех же мешках не более суток. Побег первого и второго года отделяли и определяли их вес. Соотношение оси и хвои определяли по 5 модельным побегам. Остальную хвою отделяли от оси и взвешивали. Все фракции модельных ветвей, а также модельных корней и модельные отпилы ствола высушивали при 105° не менее 24 часов и определяли их сухой вес. По проценту сухой массы переходили на суммарные массы соответствующих фракций. Вес ствола определяли по секциям метровой длины, модельные отпилы брали через каждые 2 метра, у невысоких 45-летних деревьев через каждый метр. При изучении подземной части модельных деревьев следовали методике Лыхмуса и Оя [1983]. Корни выкапывали как можно полностью, чему способствовала мягкая торфяная почва. Перед взвешиванием корни тщательно очищались от остатков торфа. У модельных деревьев 1—4 и 11 обрабатывали камерально все корни, в остальных случаях (1984 г.) от этого отказались из-за большой трудоемкости и выбрали 2 модельных корня на каждое дерево. При камеральной обработке корни делили на 10 секций. В каждой секции корни распределяли по диаметру на следующие классы: менее 2 мм, 2—5 мм, 5—10 мм, 10—20 мм и свыше 20 мм и определяли их сухой вес. Следует учесть, что фракцию диаметром до 2 мм при выкопке не удастся полностью извлечь, поэтому их масса понижена. Остальные фракции представлены практически полностью.

Результаты

Результаты исследований биомассы Вазалеммаских елей Va класса бонитета приведены в таблицах 1—5. В таблицах 2 и 3

Таблица 1

Таксационные данные модельных деревьев

№	Возраст	Высота м	Ди.с см	Кл. бон.	Живая крона м	Длина корн. м	Сухая масса, кг							
							Ствол	Ветви		Хвоя	Надземн. часть	Кормель	Корни	Всего
								живые	сухие					
1	85	10,75	13,0	Va	8,83	3,01	41,95	23,77	1,34	12,96	80,02	10,43	35,73	126,18
2	90	7,90	11,5	Va	5,40	2,27	21,34	6,30	3,61	4,10	35,35	4,17	10,02	49,54
3	85	7,30	10,8	Va	5,95	2,09	14,29	6,95	1,35	6,36	28,95	4,34	10,69	43,98
4	95	8,40	16,0	Va	6,90	3,73	37,59	17,41	5,31	13,33	73,64	16,10	26,66	116,40
5	95	11,50	13,2	Va	9,22	2,75	38,56	13,14	1,98	11,17	64,85	5,96	18,60	89,41
6	95	7,20	8,6	Va	4,98	2,51	11,24	5,56	1,60	6,44	24,84	3,53	12,72	41,09
ср.	91	8,85	12,2	Va	6,88	2,73	27,50	12,19	2,53	9,06	51,28	7,42	19,07	77,77
7	45	1,55	1,3	<Va	1,53	1,34	0,46	0,60	0,03	0,81	1,90	0,21	0,56	2,67
8	43	3,30	3,9	Va	2,54	1,55	2,03	1,43	0,66	1,54	5,66	0,53	1,64	7,83
9	49	3,25	4,5	Va	2,75	1,56	2,90	2,57	0,97	2,12	8,56	1,08	2,08	11,72
10	44	3,00	4,2	Va	2,61	1,33	2,66	1,78	0,67	1,94	7,06	0,69	1,75	9,50
11	46	3,50	3,5	Va	3,37	1,40	1,67	0,90	0,08	1,29	3,94	0,35	0,75	5,04
ср.	45	2,90	3,5	Va	2,56	1,44	1,94	1,46	0,48	1,54	5,42	0,57	1,36	7,35

Таблица 2

Структура массы кроны 91-летней ели по высотным слоям, сухая масса, г

с	Ветви		Хвоя		Сух. ветви		Всего	
	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%
1	1349	5,77	629	2,69	361	1,54	2339	10,01
2	2177	9,32	1031	4,41	429	1,84	3637	15,56
3	1438	6,15	906	3,88	466	1,99	2810	12,03
4	1976	8,46	1227	5,25	426	1,82	3629	15,53
5	1873	8,02	1642	7,03	192	0,82	3707	15,86
6	1532	6,56	1276	5,46	132	0,56	2940	12,58
7	941	4,03	1128	4,83	74	0,32	2143	9,17
8	618	2,64	705	3,02	37	0,16	1360	5,82
9	234	1,00	420	1,80	—	—	654	2,80
10	53	0,23	95	0,41	—	—	148	0,63
	12191	52,18	9059	38,78	2117	9,05	23367	100,00

Таблица 3

Структура массы кроны 45-летней ели по высотным слоям, сухая масса, г

с	Ветви		Хвоя		Сух. ветви		Всего	
	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%
1	180	5,28	83	2,43	132	3,87	395	11,58
2	160	4,69	88	2,58	120	3,52	368	10,79
3	167	4,90	155	4,55	52	1,52	374	10,97
4	286	8,39	242	7,10	54	1,58	582	17,07
5	216	6,33	251	7,36	33	0,97	500	14,66
6	159	4,66	195	5,72	16	0,47	370	10,85
7	146	4,28	239	7,01	5	0,15	390	11,44
8	92	2,70	158	4,63	2	0,06	252	7,39
9	42	1,23	111	3,26	—	—	153	4,49
10	7	0,21	19	0,56	—	—	26	0,76
	1455	42,67	1541	45,20	416	12,14	3410	100,00

не отражается сухая масса мертвых ветвей ниже кроны. Это соответственно 415 г для 91-летних елей и 65 г для 45-летних.

Таблица 4

Структура массы корней 91-летней ели, сухая масса, г

Диаметр	свыше 20 мм		20—10 мм		10—5 мм		5—2 мм		менее 2 мм		Всего	
	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%
1	8069	42,31	173	0,91	57	0,30	42	0,22	29	0,15	8370	43,89
2	3470	18,20	448	2,35	176	0,92	134	0,70	95	0,50	4323	22,67
3	1727	9,06	369	1,93	280	1,47	227	1,19	159	0,83	2762	14,48
4	746	3,91	281	1,47	217	1,14	214	1,12	137	0,72	1595	8,36
5	214	1,12	257	1,35	178	0,93	147	0,77	121	0,63	917	4,81
6	56	0,29	113	0,59	133	0,70	125	0,66	98	0,51	525	2,75
7	31	0,16	55	0,29	91	0,48	88	0,46	61	0,32	326	1,71
8	22	0,12	1	0,01	34	0,18	65	0,34	39	0,20	161	0,84
9	15	0,08			2	0,01	30	0,16	21	0,11	68	0,36
10	6	0,03					11	0,06	7	0,04	24	0,13
	14356	75,28	1697	8,90	1168	6,12	1083	5,68	767	4,02	19072	100,00

Таблица 5

Структура массы корней 45-летней ели, сухой вес, г

Диаметр	Свыше 2 мм		20—10 мм		10—5 мм		5—2 мм		меньше 2 мм		всего	
	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%	масса	%
1	345	25,42	79	5,82	25	1,84	17	1,25	11	0,81	477	35,15
2	80	5,90	80	5,90	52	3,83	33	2,43	18	1,33	263	19,38
3			64	4,72	58	4,27	37	2,73	22	1,62	181	13,34
4					63	4,64	53	3,91	33	2,43	149	10,98
5					38	2,80	37	2,73	37	2,73	112	8,25
6					17	1,25	22	1,62	29	2,14	68	5,01
7					15	1,11	21	1,55	20	1,47	56	4,13
8					6	0,44	12	0,88	13	0,96	31	2,29
9							5	0,37	9	0,66	14	1,03
10							1	0,07	5	0,37	6	0,44
	425	31,32	223	16,43	274	20,19	238	17,54	197	14,52	1357	100,00

Сравнение распределения биомассы еловых древостоев V—Va классов бонитета в процентах

Источник	Возраст	Ствол	Ветви	Хвоя	Надземн. часть	Подземн. часть
Наст. работа	45	26,4	26,4	21,0	73,7	26,3
	91	35,4	18,9	11,7	65,9	34,1
Забоева и др., 1973	110	37,2	16,7	7,8	61,7	38,3
Разные *	116±5	58,2±1,2	11,4±0,9	5,8±0,8	76,2±1,5	23,8±2,3

* Структура..., 1973, 120-летний древостой; Забоева и др., 1973, 130 лет; Чепурко, 1972, 100 лет; Руднева и др., 1966, 125 лет; Манаков, 1961, 100 и 120 лет.

Обсуждение

Как уже отмечалось во введении, в литературе имеются данные о распределении биомассы между разными фракциями низкобонитетных ельников только для очень старых древостоев начиная со ста лет. Поэтому трудно выявить место Вазалемаской ели среди изученных видов. В случае 45-летних деревьев возможность сравнения отсутствует, но 90-летние можем сравнивать с более старыми деревьями V—Va классов бонитета в возрасте 100—130 лет. Данные о таких древостоях, имеющиеся в распоряжении автора с единственным исключением, о котором будет сказано ниже, характеризуются чрезвычайным однообразием для данных этого рода (табл. 6, «разные»). Как видим, ели Вазалемма имеют значительно повышенные доли массы подземной части, хвои, ветвей и низкие доли массы ствола и надземной части. Это соотношение указывает на крайнюю неблагоприятность местопроизрастания для ели. Чем более неблагоприятные условия для жизни дерева, тем крупнее у него доли ливствы, ветвей и корней и соответственно меньше доля ствола [Waring, 1980]. Отсюда вытекает, что ель сравнительно толерантна к гидролого-почвенным условиям, даже толерантнее, чем к низким значениям ФАР и температуры, так как на крайнем севере, на границе ареала, где лимитирующими рост факторами являются недостаток ФАР и низкая температура [Freu, 1981], она таких пропорций массы не достигает [Мар-

ченко, Карлов, 1962]. Иными словами, на основании распределения биомассы мы можем считать экологическую амплитуду ели относительно гидролого-почвенного градиента шире, чем к радиационному и температурному факторам.

Фракционный состав Вазалеммаской ели настолько своеобразен, что в литературе ему можно найти только один аналог — 110-летний древостой из Коми АССР [Забоева и др., 1973], при котором отмечается значительное совпадение всех пропорций массы (табл. 6). Однако причины такого совпадения остаются неясными. Вряд ли это обусловлено климатическим фактором, так как остальные изученные древостои данного региона носят иной характер распределения биомассы [Эколога... , 1981; Забоева и др., 1973]; (табл. 6). О почвенных условиях трудно судить, ибо характеристика места произрастания у Забоевой слишком поверхностная. Во всяком случае она отмечает подзолистые почвы и очаги заболачивания (скопления сфагновых мхов).

Низкобонитетные ельники отличаются низкими темпами роста по сравнению с древостоями высших классов бонитета. Приведем для сравнения географически близкие данные Рокъяниса [1981, 1982] относительно елей I класса бонитета из Латвии.

	Бон.	Масса дерева кг			
		48 лет	414.06	89 лет	1053.11
Латвия, Елгава	I	48 лет	414.06	89 лет	1053.11
Эстония, Вазалемма	Va	45 лет	7,35	91 год	77,77

Скорость накопления биомассы в близких климатических условиях у деревьев примерно одного и того же возраста может различаться в зависимости от местных гидрологических и эдафических условий до несколько десятков раз. Древостои разных классов бонитета развиваются разными темпами. Суммарная масса высокопродуктивных еловых древостоев в возрастном интервале 45—90 лет увеличивается примерно в 2—3 раза, от 100—150 т до 300—350 т на га [Головенко, Герасимова, 1981; Экология... 1980; Ремезов и др., 1959]. Сколько раз в этом возрастном интервале может изменяться биомасса древостоев V класса бонитета, трудно сказать, так как соответствующие данные в литературе отсутствуют. Масса Вазалеммаской ели с 45 лет до 91 года жизни увеличивается в 10 раз. Соотношение масс Вазалеммаских и Елгавских деревьев уменьшается с 56,3 в 45 лет до 13,6 в 90 лет. Следовательно, максимумы относительного прироста у сравниваемых елей достигаются в разное время: у высокобонитетных раньше, низкобонитетных позже. Такое явление отмечено для разных поясов тайги. Кульминация

прироста в ельниках южной тайги по Ватковскому [Ватковский, 1976] происходит в возрасте 40—60 лет, а в ельниках средней тайги это наблюдается в 80 лет [Анишин, 1968].

Таким образом, ель одного и того же географического происхождения может расти и развиваться весьма различно в зависимости от местных гидролого-почвенных условий.

ЛИТЕРАТУРА

- Анишин П. А. Прирост по запасу разновозрастных ельников. — В кн.: Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера. Л.: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968, с. 111—116.
- Вакуров А. Д., Полякова А. Ф. Круговорот азота и минеральных элементов в низкопродуктивных ельниках северной тайги. — В кн.: Круговорот химических элементов в лесу. М.: Наука, 1982, с. 20—43.
- Ватковский О. С. Анализ формирования первичной продуктивности лесов. — М.: Наука, 1976.
- Головенко С. В., Герасимова М. И., Лазукова Г. Г., Шуйцев Ю. К. К оценке лесорастительных возможностей ландшафтов Валдая для прогнозирования продуктивности лесной растительности. — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981, с. 161—193.
- Забоева И. В., Русанова Г. В., Слобода А. В. Биопродуктивность ельников-зеленомошников средней и северной тайги Коми АССР. — Растительные ресурсы, 1973, т. 9, № 1, с. 100—106.
- Кыллы Р., Кяхрик Р. Фитомасса и ее зольный состав в ельнике и сосняке кисличного типа произрастания леса. — Сб. науч. тр. Эстонской СХА, 1970а, № 65, с. 233—261.
- Кыллы Р., Кяхрик Р. Фитомасса и ее прирост в лесах землянично-печеночницевого типа. — Сб. науч. тр. Эстонской СХА, 1970б, № 65, с. 69—91.
- Лыхмус К. Н., Оя Т. А. К методике изучения подземной части древостоев. — Лесоведение, 1983, № 4, с. 56—62.
- Малиновский К. А. Продуктивность горных сообществ СССР. — В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975, с. 43—55.
- Мананов К. Н. Поглощение растительностью минеральных элементов и азота из почвы в лесах Кольского полуострова. — Почвоведение, 1961, № 8, с. 34—41.
- Марченко А. И., Карлов Е. М. Минеральный обмен в еловых лесах северной тайги и лесотундры Архангельской области. — Почвоведение, 1962, № 7, с. 52—66.
- Паршевников А. Л. Круговорот азота и зольных элементов в связи со смесью пород в лесах средней тайги. — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 52.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1959.
- Рокьянис Б. Ф. Запасы фитомассы, азота и зольных элементов в чистых еловых древостоях на моренных равнинах. — Тр. Латвийской СХА, 1982, № 194, с. 33—41.
- Рокьянис Б. Ф. Продуктивность, запасы азота и зольных элементов в чистых еловых древостоях на моренных равнинах. — Экология и защита леса, 1981, № 6, с. 4—12.
- 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, с. 14—25.

- Смирнов В. В.** Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. — М.: Наука, 1971. — 362 с.
- Чепурко Н. Л.** Структура и годовой баланс биомассы в лесах Хибинского горного массива. — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М., 1972, вып. 1, с. 94—116.
- Экология** и продуктивность лесов Нечерноземья (на примере Валдая). М., 1980.
- Эколого-биологические основы** повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. — Л.: Наука, 1981.
- Frey T. E. A.** Preliminary results of the IBP research into the Norway spruce. — In: Structure and ecology of the temperate forest ecosystems. Tartu: Acad. Sci. Est., p. 9—16.
- Laasimer L.** Eesti NSV taimkate. — Tallinn: Valgus, 1965. — 396 lk.
- Lõhmus E.** Eesti metsakasvukohatüübid ja metsamuldade kaardistamisüksused. Tartu, 1982.
- Rõõmusoks A.** Eesti aluspõhja geoloogia. — Tallinn: Valgus, 1983. — 223 lk.
- Vyskot M.** Analyza biomasy smrku. — Acta Universitatis Agriculturae (Brno). Series C, 1980, vol. 49, N 2 — 4, p. 209—245.
- Waring R. H.** Site, leaf area, and phytomass production in trees. — Techn. Pap. Forest Res. Inst. NZ Forest Serv., 1980, N 70, p. 125—135.

BIOMASS STRUCTURE OF THE WEAK NORWAY SPRUCE

J. Palumets

Summary

In five tables the below- and underground biomass structure of 45- and 91 years old Norway spruces of Va productivity class from Vasalemma, North-West Estonia, is given. Growth site belongs to the moist sedge-type on gley-brown-lessive soil. The crown is treated in 10 vertical strata, masses of needles, live and dead branches are reported. The root system is treated in 10 longitudinal sections of normalized length, dividing the roots into five diameter classes. Spruces under study show weak growth and extremely high percentages of underground biomass, needles and branches and respectively low percentages of stem. Some problems of growth of weak Norway spruces are discussed.

ESTONIAN *JUNCUS SUBNODULOSUS*-COMMUNITIES

E. Roosaluuste

Juncus subnodulosus Schrank — the blunt-flowered rush — is one of the rarest plant species in Estonian nature. It is mainly distributed in Central, Western and Southern Europe and Asia Minor [Meusel et al., 1965; Hegi, 1939]. In Soviet Union *Juncus subnodulosus* grows only in the Ukrainian SSR and the Estonian SSR [Флора УССР, 1950; Флора Европейской..., 1976]. In Estonia blunt-flowered rush grows on northern border of its area and has been met only in western part of island Saaremaa — on Sõrve peninsula and in Viidumäe Nature Reserve. It has probably spread to this territory along the Baltic sea coast during the Atlantic climatic period and represents an Atlantic element in our spontaneous flora [Lippmaa, 1935]. It grows here in calcareous spring fens situated under the ancient Ancyclus-terraces and has persisted only due to the mild marine climatic conditions. *Juncus subnodulosus* as a very rare species is carried into Red Book of the USSR and the Estonian SSR [Красная Книга СССР, 1978; Punane Raamat, 1982].

In our literature the blunt-flowered rush was first mentioned in 1853, when it was found near Kasti on island Saaremaa [Fleischer, 1953]. Nevertheless, it has been considered to be a mistake by K. R. Kupffer [Kupffer, 1905]. K. R. Kupffer itself found one of the richest habitat of *Juncus subnodulosus* in surroundings of Viidumäe [Kupffer, op. cit.] in 1902. The extensive habitat on Sõrve peninsula was discovered later, in the middle of 30-ties [Saarsoo, 1938].

In many places of its area *Juncus subnodulosus* forms dense stands. These are described as *Juncus subnodulosus*-communities [Ellenberg, 1978; Oberdorfer, 1957; Dierssen, 1982]. Their syntaxonomy is not clear. Some authors have considered them to belong to independent association *Juncetum subnodulosi*, the others — into subassociations of various associations. A short survey about different understandings of syntaxonomy of *Juncus subnodulosus*-communities is represented in table I.

In Estonian geobotanical literature there are also different opinions about the position of *Juncus subnodulosus*-communities in syntaxonomy.

In his paper on vegetation of Sõrve peninsula A. Tomson has named *Juncus subnodulosus* stands a union of unistratal unit [Tomson, 1937]. H. Trass has considered these an independent association [Trass, 1955; 1958]. L. Laasimer has placed blunt-flowered rush communities into association *Schoenus ferrugineus* — *Scorpidium scorpioides* as a subassociation [Laasimer, 1965]. Similar view is expressed by V. Masing in his typological system of Estonian mires [Masing, 1975]. Little attention has been paid to detailed study on *Juncus subnodulosus*-communities in Estonia because of their limited distribution.

In summer 1982 investigations of plant cover in calcifereous spring fens were carried out on the island of Saaremaa. Study of the *Juncus subnodulosus*-communities was a part of this work. For this purpose there were selected six sample areas. *Juncus subnodulosus* grew on four of them.

In Viidumäe Nature Reserve blunt-flowered rush has been met on two sample areas. Its main habitats are spread along the foot of high Ancylyus terrace that runs through the nature reserve in direction NW-SE. Fens spreading under the slope of terrace are influenced by drainage. One of the sample areas was situated in district No. 276. The main part of this fen represents *Schoenus ferrugineus*-community but now as a result of drainage *Molinia coerulea* is playing an essential role in the plant cover. *Molinia*-tussocks are changing microrelief and creating drier habitat conditions for such species as *Potentilla erecta*, *Sesleria coerulea*, *Succisa pratensis*, *Linum catharticum*. The fen is growing over with trees and shrubs (mainly *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Frangula alnus*).

Juncus subnodulosus grows here just under the terrace where water supply is sufficient. Its abundance and vigour is low.

The second sample area in Viidumäe is partly influenced by drainage too. It is situated in northern part of the reserve area. Compared with the other sample areas the terrace is low (3—4 m) here. The fen is divided into two parts by a ridge. The width of the upper, narrower part is ca 20 m. The southern part of this fen is influenced by old ditches. In summer months the springs always dry up and their water supply is negligible. A weak stand of *Juncus subnodulosus* spreads here sparsely all over the fen. The northern part is less influenced by drainage, water supply is sufficient and dense stands of *Juncus subnodulosus* are spreading here. The rush is flowering abundantly, water table is high, *Molinia*-tussocks are absent.

Ecologically interesting is the rush stand situated on the other side of the ridge. Under low terrace open springs are rich

in water and flow slowly down the slope. *Juncus subnodulosus* grows abundantly near openings of the springs and on the slope.

The other two sample areas representing *Juncus subnodulosus*-communities were situated on Sörve peninsula. Spring fens occur here in quite narrow strips (10—20 m) under Ancylyus terrace. A remarkable zonal alternation of different plant groupings can be observed. *Juncus subnodulosus*-stands are spreading as the lower most zone under the slope where water moves slowly and water table is relatively high. Both sample areas on Sörve peninsula are quite similar.

In order to investigate the plant cover of calciferous spring fens there were described 167 sample plots (size of each 1×1 m) on all sample areas. Species composition, general coverage of field and moss layer, and coverage of each species were determined. Depth of peat layer was measured in several places. *Juncus subnodulosus* has been met on 39 sample plots. These relevés were separated from the others, representing mainly *Schoenus ferrugineus* — communities.

There was made an attempt to organize relevés into different groups on the basis of species composition and cover values. As a result three groups of relevés were established (table 1). Mean values are given in table 2.

Table 1

Syntaxonomy of *Juncus subnodulosus*-communities

	Ellenberg, 1978; Oberdorfer, 1957	Dierssen, 1982	Wheeler, 1980; 1984
Vegetation class	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> Tx. 37		<i>Parvocaricetea</i> den Held et Westhoff 1969
Order	<i>Molinetalia</i> W. Koch 26	<i>Caricetalia davallianae</i> Br.-Bl. 49	<i>Tofieldietalia</i> Preisling apud Oberdorfer 1949
Alliance	<i>Calthion</i> Tx. 36	<i>Caricion davallianae</i> Klika 34	<i>Caricion davallianae</i> Klika 1934
Association	<i>Juncetum subnodulosi</i> s. str.	<i>Juncetum subnodulosi</i> (Allorge 22) Koch 26	<i>Schoeno-Juncetum subnodulosi</i> Allorge 1922

The first group contains 20 relevés. The cover value of *Juncus subnodulosus* is the lowest comparing with the other groups. Essential role has *Molinia coerulea*, remarkable abundance and frequency have *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, *Sesleria coerulea*. Moss layer is not dense because of mosaic microrelief created by *Molinia*-tussocks. The most frequent species is *Drepanocladus intermedius*. Into this group belong relevés representing the first sample area and this part of the second sample area that was influenced by drainage.

To the second group of relevés high values of *Juncus subnodulosus* and *Schoenus ferrugineus* are characteristic. The role of *Molinia* is negligible. *Menyanthes trifoliata* is present, indicating wet habitat conditions. In dense moss layer *Calliergonella cuspidata* plays an essential role. This kind of vegetation has been met on the second sample area in Viidumäe Nature Reserve where effect of drainage is not noticeable.

The third group is the most different comparing with the others. Abundant *Cirsium oleracium* and *Eupatorium cannabinum* practically lacking in the other groups are growing here. On the other hand, *Schoenus ferrugineus*, *Sesleria coerulea*, *Linum catharticum* are absent here. Moss layer is dense and *Ctenidium molluscum*, *Calliergonella cuspidata* and *Drepanocladus vernicosus* are prevailing. On some sample plots grew *Tomenthypnum nitens*. Such kind of *Juncus subnodulosus*-communities is characteristic of the spring fens of Sörve peninsula.

On the basis of these differential groups an attempt was made to determine their place in classification system (table 3).

Table 3

Mean cover values (%) of three main releve groups

	I group	II group	III group
Field Layer	19,70±1,06	21,29±3,29	26,55±2,99
<i>Juncus subnodulosus</i>	1,05±0,18	5,14±1,35	5,91±1,04
<i>Molinia coerulea</i>	4,65±0,60	2,29±0,75	1,77±0,53
<i>Schoenus ferrugineus</i>	6,40±0,48	9,36±3,51	—
<i>Potentilla erecta</i>	2,00±0,28	—	0,41±0,13
<i>Parnassia palustris</i>	0,43±0,03	0,57±0,41	0,59±0,19
<i>Carex panicea</i>	0,45±0,09	0,79±0,34	3,91±0,79
<i>Primula farinosa</i>	0,98±0,19	0,57±0,28	0,41±0,20
<i>Succisa pratensis</i>	2,33±0,43	—	0,55±0,25
<i>Sesleria coerulea</i>	0,68±0,15	—	—
<i>Cirsium oleraceum</i>	—	—	5,36±1,72
<i>Eupatorium cannabinum</i>	—	—	2,05±0,78
Moss Layer	9,20±0,74	50,00±8,45	46,45±4,93

It can be concluded that the third group of relevés is the most similar to the native *Juncus subnodulosus*-communities described in Western Europe. It contains a great number of species common with blunt-flowered rush stands found in England: *Carex panicea*, *Equisetum palustre*, *Molinia coerulea*, *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Eupatorium cannabinum*, *Epipactis palustris*, *Carex hostiana*, *C. flacca*, *C. flava*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Filipendula ulmaria*, *Drosera anglica*, *Ctenidium molluscum*, *Calliergonella cuspidata*, *Campylium stellatum*, *Tomenthypnum nitens* [Wheeler, 1980]. In general, English *Juncus subnodulosus*-communities consist of more species than ours. *Schoenus nigricans* is one of the most important species there, whereas in Estonian communities it is lacking. In England such communities are classified as *Schoeno-Juncetum subnodulosi* association [Wheeler, 1980, 1984]. K. Dierssen has similar communities joined into association *Juncetum subnodulosi* [Dierssen, 1982]. *Juncus subnodulosus*-communities in spring fens on Sõrve peninsula can be considered as fragments of true association *Juncetum subnodulosi* (or *Schoeno-Juncetum subnodulosi*). The second group of relevés (Viidumäe Nature Reserve) seems to represent a poorer variant of the same association. Rush communities of I group belong obviously to *Schoenus-Molinia* communities influenced by drainage.

Juncus subnodulosus and *Calliergonella cuspidata* are considered to be character species of this association. There is no need to distinguish differential species: subassociations are not separated. Constant companions are *Molinia coerulea*, *Carex panicea*, *Cirsium oleracium*, *Eupatorium cannabinum*, *Ctenidium molluscum*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus* spp.

There are little data about autecology of *Juncus subnodulosus*. In its main distributional area it grows in different plant communities of mires and meadows. It is probably the reason why it is not easy to classify its stands. *Juncus subnodulosus* needs a good water supply with rich nutrient content, especially Ca-compounds. Usually water pH is 6,5—8,0. It is sensitive to the lowering of water table [Dierssen, 1982; Wheeler, 1980, 1984]. Usually it spread in spring fens, valley fens, headwater fens [Wheeler, 1980; Haslam, 1965].

In Estonia the sufficient water supply is the most important ecological factor as well. Here this rush prefers habitats with slowly flowing water or places immediately near by openings of springs. The thickness of peat layer seems not to play an essential role, it is varying between 50 cm—120 cm. It is known that because of unsuitable climatic conditions seeds of *Juncus subnodulosus* in Estonia do not ripen and the reproduction is vegetatively only. Blunt-flowered rush flowers here only in shadow.

Juncus subnodulosus as a rare species and its communities need special conservation measures [Laasimer, 1975, Trass, 1975]. All habitats in surroundings of Viidumäe belong to the territory of Nature reserve. The site conditions of rush are different here. It is essential to explain what kind of succession, natural or anthropogenetic, influences the development of *Juncus*-communities. It will help to take means for management of these communities.

On Sõrve peninsula one part of *Juncus subnodulosus*-communities is under protection and belongs into Viieristi reserve. The second part is not yet protected but it will be incorporated into a larger protective area. Rush communities are here endangered by gravel opencast in immediate neighbourhood of spring fens. If the gravel digging will last there is a great danger of cutting through the spring water supply. It will be catastrophically destructive for plant cover of spring fens. Hydrological investigations are necessary here.

Juncus subnodulosus-communities are floristically and ecologically very interesting and in urgently need of further investigation and conservation.

LITERATURE

- Dierssen K.** Die Wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve, 1982. — 382 S.+XXXII.
- Ellenberg H.** Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, 1978. — 982 S.
- Fleischer J. G.** Flora von Esth-, Liv- und Kurland. 2. vermehrte Auflage. Mitau und Leipzig, 1853. — 291 S.
- Haslam S. M.** Ecological Studies in the Breck Fens. I. Vegetation in Relation to Habitat. — J. Ecol., 1965, vol. 53, N 3, p. 599—619.
- Hegi G.** Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1939, Bd. II. — 320 S.
- Kupffer K. R.** Kleine Notizen. — Korr.-bl. Natf. Ver. zu Riga, XLVIII, 1905, S. 213—239.
- Laasimer L.** Eesti NSV taimkate. Tallinn, 1966. — 397 lk.
- Laasimer L.** Haruldaste taimekoosluste olukord ja kaitse probleemid Eestis. — In: Eesti loodusharulduste kaitseks. Tallinn, 1975, lk. 20—33.
- Lippmaa T.** Eesti geobotaanika põhihooni. — Acta et Comm. Univ. Tart., 1935, A 28, 4, lk. 1—151.
- Masing V.** Mire Typology of the Estonian S.S.R. — In: Some Aspects of Botanical Research in the Estonian S.S.R. Tartu, 1975, p. 123—136.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E.** Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Text. Jena, 1965. — 583 S.
- Oberdorfer E.** Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — Pflanzensoziologie, 1957, Bd. 10, S. 1—564.
- Punane Raamat.** Tallinn, 1982. — 245 lk.
- Saarsoo B.** Floristilisi märkmeid IV. — Eesti Loodus, 1938, nr. 1/2, VI, lk. 74—77.
- Tomson A.** Sõrve taimkate. — Eesti Loodusteaduste Arhiiv, II seeria, XVI kd., 1/2 vihik, Tartu, 1937, lk. 1—86.
- Trass H.** Geobotaanika teooria probleeme seoses madalsoode taimkonna klassi-

- fitseerimisega. — TRÜ toimetised, vihik 64, Botaanikaalased tööd, Tartu, 1958, lk. 38—58.
- Trass H.** Madalsoode kaitsetvajavatest taimekooslustest Eestis. — In: Eesti loodusharulduste kaitseks. Tallinn, 1975, lk. 36—51.
- Wheeler B. D.** Plant Communities of Rich-Fen Systems in England and Wales. II. Communities of Calcareous Mires. — *J. Ecology*, 1980, vol. 68, N 2, p. 405—420.
- Wheeler B. D.** British Fens: A Review. — In: *European Mires*. London, 1984, p. 237—281.

Красная Книга СССР. М., 1978. — 460 с.
Флора Европейской части СССР. Том II. Л., 1976. — 236 с.
Флора УССР. Том III. Киев, 1950. — 425 с.

MANUSCRIPTS

- Trass H.** Lääne-Eesti madalsoode floora ja vegetatsioon. Väitekirj biol.-tead. kandidaadi tead. kraadi taotlemiseks. Tartu, 1955, 467 lk.

СООБЩЕСТВА *JUNCUS SUBNODULOSUS* В ЭСТОНИИ

Э. И. Роосалусте

Резюме

Ситник подузловатый является очень редким видом во флоре СССР. Он встречается только в Эстонии и на Украине. Сообщества ситника подузловатого развиваются в Эстонии на ключевых болотах в западной части острова Сааремаа.

Методом табличной обработки 39 описаний были выделены три группы описаний, в которых встречался ситник подузловатый (табл. 2). Оказалось, что флористический состав и экология сообществ, встречаемых на Сырвеском полуострове (III группа), больше всего похожи на сообщества, известные в Западной Европе (особенно в Англии). Такие сообщества можно рассматривать как фрагменты ассоциации *Juncetum subnodulosi* (Allorge 22) Koch 26 (или *Schoeno-Juncetum subnodulosi* Allorge 1922).

II группа описаний представляет собой более бедный вариант этой ассоциации. I группа описаний содержит много видов, которые свойственны сообществу схенуса ржавого. Существенное покрытие имеет молиния голубая, которая указывает здесь на влияние осушения.

Сообщества ситника подузловатого отличаются своеобразной флорой и экологией и нуждаются в дальнейшем изучении и охране.

ДЕШИФРИРОВАНИЕ ФАЦИЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ЭСТОНИИ НА АЭРОФОТОГРАФИЯХ

К. Аавиксоо

Введение

Болота как относительно широкораспространенные элементы ландшафта представляют собой сложные комплексы, состоящие из торфа, воды и растительности, развитие и современный облик которых обусловлены многими особенностями природного и антропогенного развития данного ландшафта. Благодаря комплексности, создаваемой в процессе взаимодействия растительности, водного режима и климата, поверхность болота никогда не бывает однородной. На аэрофотоизображениях болота представлены сложными узорами или рисунками, где чередуются однородные участки, пятна и полосы различной тональности и в разных комбинациях. Детали этих узоров обусловлены различными сочетаниями растительных сообществ болота. Чем крупнее масштаб снимка, тем лучше распознаются мелкие классификационные единицы растительного покрова.

Ландшафтные единицы выделяются на снимках масштаба меньше 1 : 1000, что соответствует масштабам обычного аэрофотографирования. На этом уровне вырисовывающиеся единицы — болотные фации [Лопатин, 1949] могут быть исследованы аэрометодом. Рисунок болотных фаций создается из повторяющихся гряд, мочажин и озерков. В масштабе 1 : 10 000 видны уже целые болотные массивы, узоры которых обусловлены расположением фаций.

Задачей настоящей работы является на основе наземных описаний и черно-белых крупномасштабных (в среднем М 1 : 10 000) аэрофотоматериалов найти соответствие между болотными фациями и фото-выделами, характеризующимися узором фотоизображения.

Аэрофотометод

Ценность аэроснимка в том, что он позволяет изучать некоторые общие особенности ландшафта, которые не видны при

наземных исследованиях в природе или на картах. Главные преимущества этого метода — документальность и объективность, а также обзорность, существенно облегчающие выбор маршрутов полевых работ. Наличие повторных аэроснимков одного объекта важно и при изучении его динамики.

Первые данные об использовании аэрофотоматериалов при описании лесных болот (swamp) известны с 1862 года [Howard, 1970], когда в Ричмонде (штат Виргиния) во время гражданской войны изучали разные растительные сообщества и водный режим в целях разведки.

В 30-х годах аэрометоды стали проникать в болотоведение, оказывая помощь гидрологам (труды Г. Самойловича, И. Федорова и Н. Дюкарева), а затем и торфоведам. В 40-х годах наряду с исследованием отдельных компонентов ландшафта встала также проблема комплексного изучения болот. Широкое внедрение аэрофотоматериалов в исследования явилось толчком к развитию комплексного изучения болот, которое опирается на его генезис и связи с окружающей средой. Это направление называют ландшафтным [Кирюшкин 1980], основоположниками которого в болотоведении являются Е. А. Галкина в Советском Союзе и Н. Радфорт в Канаде.

Дешифровочные признаки болот

Основной рабочий материал болотоведа составляют черно-белые панхроматические снимки, на которых полезная информация искажена по двум группам причин: природными (время года и дня, уклон солнца и т. д.) и техническими (съёмочный и проявительный процесс). Поэтому затрудняется сопоставление повторных снимков в виде динамических рядов и однозначное определение некоторых параметров. При этих обстоятельствах становится особенно важным выделение таких параметров, свойства которых не зависят прямо от качества съёмки и снимка. Таким образом, главное значение имеют не только прямые (непосредственно воспринимаемые) дешифровочные признаки и косвенные признаки (связи между компонентами, предполагающие знания исследователя о географии, геологии, геоморфологии и др. компонентах местности), но и их сочетания — **комплексные** дешифровочные признаки. К комплексным признакам относятся сочетания прямых признаков объектов, образующих природно-территориальные комплексы [Богомолов, 1976, с. 17]. Эти признаки являются наиболее определенными и устойчивыми при выявлении характера ландшафта и составляют основу ландшафтного метода дешифрирования. Они связаны со **структурой** объекта, которая отражается на рисунке фото-выдела.

Структура и отражение ее на аэроснимках

Структура растительного покрова болот выражает совокупность признаков, формирующихся в длительном процессе взаимосвязей растительности с внутренними и внешними компонентами болотного ландшафта.

Пространственная и функциональная структура в своей динамике создают интегральную картину, от которой на снимке непосредственно видны лишь ее горизонтальные расчленения, образующие разные рисунки. Функциональные и динамические связи фитоценоза выявляются только в процессе изучения и осмысления последних. Хорошую помощь при этом оказывают степень формированности рисунка, а также местоположение фото-выделов в отношении других и целого болотного массива.

О структуре болотных фаций Е. А. Галкина отмечает [1966], что светло- и темно-серые участки на снимке имеют своеобразный рисунок, который складывается из закономерного или беспорядочного чередования микроучастков различной яркости. В более ранних работах употреблялся ею следующий набор структур болотных фаций: однородные, мозаичные, пятнистые и комплексные [Галкина, 1955, 1961]. Классификация В. Мазинга [1972] базируется на картировании болотных морфоструктур; он приводит следующие структуры: радиальные, полосатые и ячеистые, которые в различных сочетаниях без явной упорядоченности создают различные сложные типы структуры.

Часто некоторые авторы, а особенно занимающиеся проблемами дешифрирования, отождествляют структуру растительного покрова с отражением последней на снимках. Так, например, немецкие авторы ([Scholz et al, 1980] приводят обширную классификацию аэрофотографических структур (Grundstrukturen). В работе В. И. Аковецкого [1983] также говорится о структурах природно-территориальных комплексов и выделяются следующие: однородная, зернистая, квадратная, полосчатая, древо-видная, струйчатая, полигональная, бородавчатая, пятнистая, перистая, клиновидная, мозаичная и бордюрная. При составлении обзора рисунков фаций эстонских болот некоторые подобные из них были нами использованы. Но для достижения терминологической ясности обязательно надо различать структуры объекта и отражение ее на снимках и картах.

В развивающемся направлении т. н. аэрофотоэкологии (aerial photo-ecology) [Howard, 1970] вместо термина «структура» используются некоторые другие названия:

1) **узор** (pattern), макрохарактеристика, которая описывает пространственную структуру в понимании В. Мазинга [1972]. Это понятие все больше употребляется в географии и экологии и отражает разные единицы растительности на снимках [vege-

tation pattern: Wynn & Kiefer, 1987; pattern of plant communities: Driscoll, 1981];

2) **текстура** (texture), которая содержит микрохарактеристику узора. Текстура зависит от частоты изменений тона фотоизображения [Colwell, 1952] и показывает степень однородности фотоизображения [Avery, 1977]. Обстоятельная классификация текстур (Elementartexturen) приведена в работе авторов ГДР [Scholz et al, 1980];

3) **сайт** (site) — сумма факторов, влияющих на рост растений [Howard, 1970], т. е. местообитание или экотоп, или площадь, которая характеризуется для всех практических целей на всем своем протяжении подобными местными условиями в отношении климата, рельефа, геологии и почв [Bougne, 1931, цит. по Виноградову, 1980]; понятие в аэрофотографии, которое описывает отношение места (объекта) на аэрофотоснимке к его окружению (Howard, 1970).

4) **ассоциация** (association) — растительное сообщество с определенным флористическим составом, с одинаковой физиогномией и с однородными условиями местообитания [Churchill & Stitt, 1955]. В аэрофотоэкологии используется термин «ассоциация» в широком смысле, т. е. как синоним корреляции, которое отображает сходство или соответствие одного класса объектом, хорошо различимых на снимке, с другим классом объектов, который прямым образом на снимке не выделяется (Howard, 1970).

В настоящей работе при описании фотоизображений наземных морфоструктур нами используются «рисунок» и «узор» как синонимы.

Материал и методика

При ландшафтной фото-интерпретации следует ознакомиться со всеми литературными и картографическими материалами, которые имеются об изучаемом объекте. После этого следует связать полученные данные с фотоизображениями, выбрать ключевые участки для их детального изучения на местности. Такова суть ландшафтного метода дешифрирования, называемого также ландшафтно-ключевым аэронадземным методом [Киришкин, 1980].

Материал данной работы собран с трех болотных массивов — Нятси-Вылла, Кеава и Меениконна — класса водоразделов, впадин подножий склонов и урочищ замкнутых впадин [по Киришкину, 1980]. Собрано около 60 описаний из каждого болота, расположенных в западной, центральной и восточной частях Эстонии. Места описаний определены внутри камерально выделенных фаций. Так как растительный покров, с одной стороны,

хорошо индицирует экологические условия местообитания каждого элементарного болотного участка, а с другой стороны, является самым выразительным признаком фото-выдела, то главное внимание при изучении рисунка уделялось его детальному описанию.

Объект изучения

Детальность элементов, видимых на аэрофотоснимках, зависит от масштаба исследования (снимка). Со всех трех болот имелись снимки крупного масштаба, т. е. М 1 : 8 000 и 1 : 10 000, которые определяли уровень исследований — фациальный [Мазинг, 1974], при котором объектом исследования являлась **болотная фация**.

Предложенный В. Д. Лопатиным в 1949 г. термин «болотная фация» включает группы и комплекс схожих по флористическому составу, строению и экотопу биогеоценозов, распространенных сплошными территориями [Лопатин, 1980]. В данной статье фация рассматривается как тип болота в узком смысле, размещение которого определяется сходными экологическими условиями. Такие однородные участки болот болотоведы называют по-разному, например микроландшафт [Галкина, 1946; Иванов, 1975], микрокомбинация [Исаченко, 1969], фитоценоз [Тюремнов, 1976]. В английской литературе на этом уровне исследования часто говорят также о фации (facet, facies), которая близка понятию сайта [Becket & Webster, 1962], охарактеризованному выше. (Экологически разные участки болота Кеава зарисованы на рисунке 1.)

Мелко- и среднемасштабные снимки позволяют идентифицировать сообщества только на физиономическом или формационном уровне, а крупномасштабные — на уровне **комплексов ассоциации**, являющихся типологическими единицами [Мазинг, 1960, 1962; Боч и Мазинг, 1979; Виноградов, 1980]. Такие комплексы хорошо характеризуют не только флористический состав, но и гидрологические и геоморфологические типы болот и их изменение по экологическим градиентам. Таким образом, они являются очень информативными и способствуют оценке и контролю исследуемой территории [Dierssen, 1979].

Имеющиеся в литературе дешифровочные признаки болот связываются с разными критериями. Самым первым источником в области болотоведения является работа Н. П. Дюкарева с 1934 года, где он характеризует дешифровочные признаки низинных и верховых болот [по Господинову, 1961]. Со временем увеличились детальность и научность этих работ благодаря тому, что методы дешифрирования получили достаточное теоретическое обоснование в болотоведении. Труды по дешифрированию болот преследовали разные цели. Основная работа Е. А.

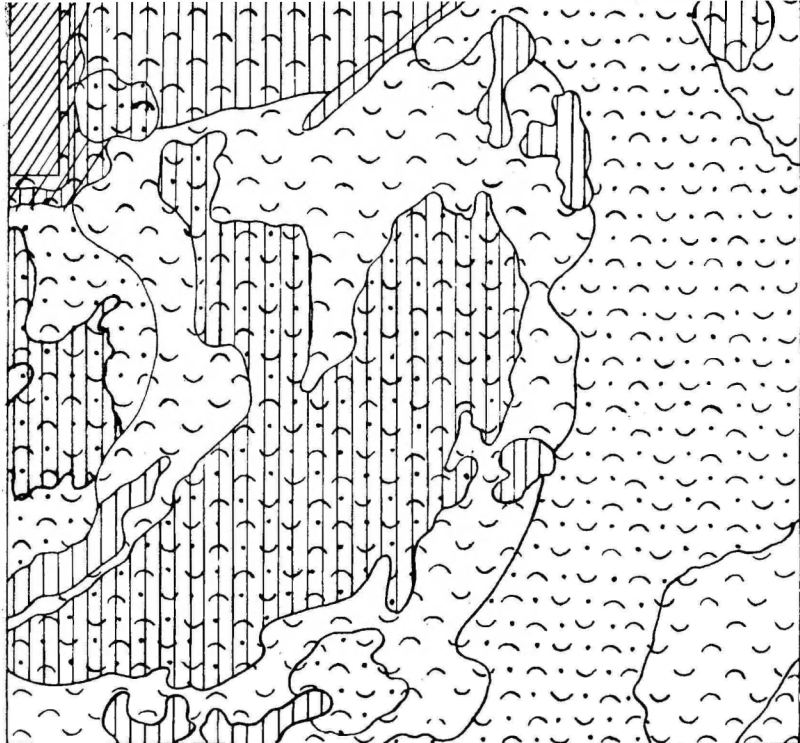






Рис. 1. Фации болота Кеава, вырисованные на основе крупномасштабного снимка.

Компоненты фации (однокомпонентные фации*):


 древесные сообщества (Д)


 сообщества кочек (К)

 сообщества мочажин (М)


 озерки (О)

Антропогенное воздействие:

 фрезерное поле

 влияние антропогенного фактора (А)

Многокомпонентные фации*:

 ДК

 ДМ

 КМ

 КМО

 ДКМО

*Наименования фации см. табл. 1.

Галкиной [1946] посвящена выявлению развития болотных массивов. Большинство из них основано на гидрологическом изучении болот [Галкина и др., 1949; Иванов, 1975; Романова, 1961; Савельева, 1977, 1980]. Практическое значение имеют также исследования, предназначенные для лесоведов [Использование..., 1975] и торфоведов [Методическое..., 1967]. Работ, основанных на описании фаций, немного [Глебов и Горожанкина, 1979; Кирюшкин, 1980]. Данное исследование учитывает морфоструктурные различия болотных фаций Эстонии и является дополнением к последним. Из иностранной литературы известны нам только некоторые работы [Eurola, 1962; Ruuhijärvi, 1960, 1963; Wastenson, 1982], рассматривающие типы болот в нашем понимании.

Целью настоящей работы было рассмотрение существующих и неоднократно проверенных в условиях Эстонии классификационных схем болотных фаций с точки зрения аэрометода. Работа основывается на последней классификации В. Мазинга [Masing, 1982] (табл. 1). С приведенными там описаниями были сопоставлены позже фото-выделы.

Аэрофотографическое описание фаций

Дешифровочные признаки даны иначе, чем в ранее указанных работах. Такое представление (табл. 2) имеет своей целью более четкое и однозначное определение фации, которое могло бы служить определителем и способствовать формализации с целью автоматизированной обработки.

При выделении основных дешифровочных признаков наиболее подходящими при минимальном их числе оказались **тон, зернистость и узор**.

Как выяснилось, 7-ступенчатую шкалу от белого до черного тона (такое количество тонов хорошо различимо человеческим глазом) можно сократить до 3-ступенчатой: светлый, серый и черный. С каждым компонентом классификации таблицы 1 можно при этом соотнести свой основной тон, исключение составляют древесные фации, которые характеризуются специфической зернистостью. Применение основного тона также позволяет комбинировать разные компоненты, следовательно, и узнавать многокомпонентные фации на photographиях. В работе Р. Андерсена и Ф. Воббера [Anderson & Wobber, 1973] тон и разные комбинации его оказались основными признаками при выделении ассоциаций.

Второй дешифровочный признак важен при определении типа фации по ее облесенности. Здесь мы определяли этот признак по зернистости. Зернистость как индикатор облесения (на верховых болотах сосной) выделяется на снимках очень четко.

Классификация фаций верховых болот Эстонии по В. Мазингу
[Masing, 1982]

Компоненты			
Древесные сообщества на грядах и др. сухих местообитаниях Д	Кочки, гряды с сообществами кочек К	Мочажины с травяными сообществами М	Озерки с сообществами погруженных растений О

Гомогенные фации (однокомпонентные)

Древесные багульниковые	Кочковатые кустарничковые	Мочажинные пушицевые	Озерковые дистрофные
-------------------------	---------------------------	----------------------	----------------------

Двухкомпонентные

+К	Древесно-кочковатые Д+К		
+М	Древесно-грядово-мочажинные Д+М	Грядово-мочажинные К+М	
+О	Древесно-грядово-озерковые Д+О	Грядово-озерковые К+О	Мочажинно-озерковые М+О

Трехкомпонентные

Древесно-грядово-кочковато-мочажинные Д+К+М		
Грядово-мочажинно-озерковые К+М+О		

Четырехкомпонентные

Древесно-грядово-кочковато-мочажинно-озерковые Д+К+М+О
--

Дешифровочные признаки черно-белых крупномасштабных панхроматических снимков болотных фаций Эстонии

Тон	Зернистость	Узор	Шифр названия фаций*
I Тон компонентов однородных фаций			
серый	>20 зерн/10 мм ²	безузорный	Д
серый	отсутствует	мелкоузорный	К
светло-серый	отсутствует	мелкоузорный	М
черный	отсутствует	безузорный	О
II Тон сочетаний компонентов фаций			
серый	10—20	мелкоузорный	ДК
серый+светло-серый	10—20	крупноузорный	ДМ
серый+светло-серый	отсутствует	крупноузорный	КМ
серый+черный	>20	крупноузорный	ДО
серый+черный	отсутствует	крупноузорный	КО
светло-серый+черный	отсутствует	крупноузорный	МО
серый+светло-серый	10—20	крупноузорный	ДКМ
серый+светло-серый+черный	отсутствует	крупноузорный	КМО
серый+светло-серый+черный	10—20	крупноузорный	ДКМО

* Наименования фации см. табл. 1.

Губчатая поверхность древостоя обычно покрыта темными штрихами — тенями деревьев. Густота зернистости зависит от сомкнутости древостоя. Сомкнутость 0,3 обычно считают в лесной таксации границей между облесенными верховыми болотами и верховыми сфагновыми сосняками. На снимках среднее число зерен соответственно 10 (на редкооблесенных) и 30 (в сосновых болотных лесах) на 10 квадратных миллиметров при масштабе 1 : 10 000.

Признаком микрорельефа фации является узор фото-выдела. Здесь имеет значение величина деталей, образующих характерный узор. 3-ступенчатая шкала позволяет группировать фото-выделы болот на **безузорные** или **гомогенные**, **мелкоузорные** или **пятнистые** и **крупноузорные** или **сетчатые**. Как видно из таблицы 2, такое деление не очень информативное, так как 8 из 13 фаций представляют собой на снимках сетчатые образования. С другой стороны, как показывают литературные источники, характеристика каждой фации (микрорельефа, типа болотного массива) своим собственным узорным признаком не оп-

равдывает себя, так как усложняет процесс распознавания и содержит значительную долю субъективности. Три предлагаемых ступени в то же время очень хорошо различаются на снимках характерными узорами внутри фаций. На снимках масштаба 1 : 10 000 безузорные поверхности образуют только однокомпонентные фации. Характерные величины пятен мелкоузорных фото-выделов не превышают 3 мм, обычно их диаметр 0,2—0,5 мм. Средние размеры «петлей сетки» сетчатых фото-выделов составляют обыкновенно 7 мм в длину и от 0,5 до 3 мм в ширину.

Таким образом, мы получаем комплекс дешифровочных признаков для каждой болотной фации. Как видно из таблицы 2, каждая фация имеет свою отличительную комбинацию признаков. Поэтому, исходя из данной классификационной схемы, для рассматриваемого класса фотоматериалов не требуется добавлять другие признаки. Надо иметь в виду, что мы рассматривали только черно-белые фотоснимки определенного масштаба — при использовании цветных, спектральнозональных, а также мультиспектральных снимков приведенная таблица требует соответствующих дополнений.

Наземное описание фации

На основе материалов, собранных в процессе полевых работ, составлена таблица 3, где приведены наземные характеристики описанных фото-выделов. Однако не все приведенные в таблице 2 фации отражены в ней, поэтому мы ограничились фациями, площадь которых превышает 1 га, и исключили фации, число описаний которых не представлятельно. В то же время некоторые фации (Д, К, ДК) возможно четко разделить на две группы на основе существенного различия в экологических условиях местообитания. Выделенная группа «А» характеризует те фации, которые распространены в непосредственной зоне влияния осушения (вблизи фрезерного поля или осушительных канав). Изучение антропогенного влияния на экологию фаций выходит за рамки настоящей работы.

Описания растительного покрова основаны на характеристике древесного, травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Доминанты и содоминанты второго яруса определялись на основе их обилий. При одинаковом обилии учитывались показатели покрытия. Большое количество содоминантов в таблице указывает на одинаковую представленность их в ярусе. В таблице отражаются и некоторые региональные особенности характерные для эстонских болот. Два из изученных болот — Меениконна и Няпси-Выма, относятся соответственно к восточному и западному типу верховых болот [Masing, 1982], тогда как

Наземная характеристика более распространенных фаций изученных верховых болот

Наименование фаций	Древесный ярус	Доминанты и содоминанты травяно-кустарничкового яруса	Sphagnum	Polytr.	Bryales	Lichenes	Местоположение фаций	
1	2	3	4	5	6	7	8	
ГОМОГЕННЫЕ	Древесные Д	состав: 10 сосен, сомкн. ≥ 0.4 ; $\bar{p}=28$ выс. 4—15 м	<i>Ledum/Calluna</i> <i>Chamaedaphne/Ledum</i>	75	8	15	2	Полосами вокруг сложного или простого болотного массива, а также между фациями ДМ и КМ разного возраста. Вдоль зимних дорог
	АД	Сосна/береза: 8/2 сомкн. ≥ 0.4 ; $\bar{p}=32$ выс. 12—18 м	<i>Calluna/Vaccinium</i>	42	3	34	9	Осушенный сфагновый сосняк, распространенный в виде четырехугольников на окраинах болота. Между четырехугольниками бывшие осуш. канавы
	Кочковатые* К	одиночные сосны $\bar{p}=2$, выс. 1.5—3 м	<i>Chamaedaphne/</i> <i>Eriophorum</i> <i>Empetrum/Ledum</i>	90	+	—	10	Полосами на склоне болотного массива
	АК	одиночные сосны выс. до 2 м	<i>Calluna/Eriophorum</i> <i>Eriophorum/Calluna</i>	31	4	1	5	Распространены до 20 м от фрезерного поля
	Мочажинные* М	очень одиночные сосны, выс. до 1.5 м	<i>Eriophorum/Andromeda</i> <i>Scheuchzeria/Drosera</i>	100	—	—	—	На краевых пологих участках, часто между отдельными участками бол. массива. На сильно обводненных местах растет шейхцерия
	Озерковые О	—	берег: 0.2—2 м <i>Rhynchospora/</i> <i>Andromeda</i>	100	—	+	—	В центральной части или в середине болота

1	2	3	4	5	6	7	8
Древесно-кочковатые ДК	Состав: сосна, $\bar{п}=19$, выс. 1—8 м	<i>Ledum/Calluna</i> , <i>Chamaedaphne</i> , <i>Empetrum</i>	95	1	+	4	На склонах бол. массива или его участков, а также между фациями ДМ, КМ и Д
АДК	Сосна/береза: 9/1 $\bar{п}=15$, выс. 1—5 м	<i>Calluna/Ledum</i> <i>Chamaedaphne/Ledum</i>	62	5	14	3	Вокруг фаций К у фрезерного поля шириной 20—80 м
Древесно-грядово-мочажинные ДМ	Состав: сосна $\bar{п}=7$, выс. 1—5 м	гряд: <i>Calluna/Ledum</i> , <i>Chamaedaphne</i> , <i>Empetrum</i> моч.: <i>Eriophorum/</i> <i>Andromeda</i> , <i>Scheuchzeria/</i> <i>Rhynchospora</i>	81	—	—	6	Полосами между центральной и периферийной частями бол. массива
Грядово-мочажинные КМ	Очень одиночные сосны	гряд: <i>Calluna/Chamaedaphne</i> , <i>Eriophorum</i> , <i>Trichophor</i> моч.: <i>Rhynchospora/</i> <i>Drosera</i> <i>Eriophorum/</i> <i>Scheuchzeria</i>	82	+	3	9	Полосами вокруг центра, иногда концентрически, чаще без ориентировки. Также на краевых участках
Древесно-грядово-озерковые ДО	Состав: сосна, $\bar{п}=30$, сомкн. ≥ 0.4 выс. 1—5 м	гряд: <i>Ledum/Calluna</i> <i>Chamaedaphne/</i> <i>Ledum</i> озерко: <i>Andromeda/</i> <i>Rhynchospora</i>	73	16	8	3	Вокруг центра (реже в центре) полосами

1	2	3	4	5	6	7	8
Грядово-мочажинно-озерковые КМО	Очень одиночные сосны	гряд: <i>Calluna/Betula n.</i> моч.: <i>Eriophorum/Rhynchospora</i> озерко: <i>Andromeda/Rhynchospora</i>	80	10	—	10	Вокруг центра бол. массива
Древесно-грядово-кочковато-мочажинно-озерковые ДКМО	Состав: сосна $\bar{n}=17$, выс. 1—3	гряд: <i>Calluna/Ledum, Betula nana</i> моч.: <i>Eriophorum/Drosera</i> озерко: <i>Andromeda/Rhynchospora</i>	80	9	5	6	В водораздельной или вокруг центр. Части бол. массива

* В основном вторичные сообщества

А — В непосредственной зоне торфоразработки распространенные (антропогенные) фации

\bar{n} — средняя плотность сосны на 10 м²

третье (Кеава) имеет промежуточное (переходное) положение, что отражается также во флористическом составе растительного покрова. Последнее обстоятельство затрудняет однозначное выделение содоминантов.

Расчленение мохового яруса на 4 части отражает стадию развития фаций, а также степень антропогенного влияния.

Заключение

Сопоставление собранных полевых данных болотных фаций с узорами их фотоизображений дало возможность выяснить соответствие между ними и точно определить их. Узоры каждого фото-выдела описаны минимальными дешифровочными признаками (тон, зернистость, узор) с целью дать однозначный комплекс признаков для их определения. Краткая наземная характеристика растительности и расположения фаций на болотном массиве характеризует экологические условия фаций и их сочетаний.

ЛИТЕРАТУРА

- Аковецкий В. И. Дешифрирование снимков. М., 1983. — 375 с.
- Богомолов Л. А. Дешифрирование аэроснимков. М., 1976. — 144 с.
- Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. — 188 с.
- Виноградов Б. В. О пространственной структуре растительного покрова. — Современные проблемы биогеографии. Л., 1980, с. 13—19.
- Галкина Е. А. Болотные ландшафты и принципы их классификации. — В кн.: Сборник работ БИН АН СССР, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941—1943). М.—Л., 1946, с. 139—156.
- Галкина Е. А. Болотные ландшафты лесной зоны. — В кн.: Географический сборник. М.—Л., 1955, вып. 7, с. 75—84.
- Галкина Е. А. Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта (на примере болотных ландшафтов). — В кн.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. М.—Л., 1961, с. 84—108.
- Галкина Е. А. Методы использования аэроснимков для изучения болотных массивов. — В кн.: Теория и практика дешифрирования аэроснимков. М.—Л., 1966, с. 109—117.
- Галкина Е. А., Глиев С. Г., Иванов К. Е., Романова Е. А. Применение материалов аэрофотосъемки для гидрологического изучения болот. — Труды ГГИ, 1949, вып. 13/67, с. 5—25.
- Глебов Ф. З., Горожанкина С. М. Влияние ландшафтной структуры на особенности болотообразования. — В кн.: Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск, 1979, с. 109—134.
- Господинов Г. В. Дешифрирование аэроснимков. М., 1961. — 186 с.
- Иванов К. Е. Водообмен в болотных ландшафтах. Л., 1975. — 279 с.
- Исаченко Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969, с. 20—32.
- Использование лесохозяйственной классификации болот при проектно-исследовательских работах: Методические рекомендации. Л., 1975. — 38 с.
- Кирюшкин В. Н. Формирование и развитие болотных систем. Л., 1980. — 88 с.
- Лопатин В. Д. Очерк растительности Гладкого болота. — Уч. зап. Ленингр. ун-та. 1949, Сер. геогр. наук, № 5, с. 152—174.

- Лопатин В. Д.** О некоторых общих вопросах болотоведения. — В кн.: Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980, с. 5—17.
- Мазинг В. В.** Развитие географических комплексов верховых болот Эстонии. — Уч. зап. Латв. ун-та, 1960, т. XXXVII, Геогр. науки IV, № 34, с. 377—386.
- Мазинг В. В.** Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности. — В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л., 1962, с. 47—53.
- Мазинг В. В.** Что такое структура биогеоценоза? — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1972, с. 148—157.
- Мазинг В. В.** Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении. — В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974, с. 6—11.
- Методическое** руководство по типологическому дешифрированию торфяных месторождений. М., 1967. — 86 с.
- Романова Е. А.** Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. Л., 1961. — 244 с.
- Савельева Т. С.** О дешифровочных признаках болот. — Труды ГГИ, 1977, вып. 236. Вопросы гидрологии болот, с. 12—29.
- Савельева Т. С.** Изучение структуры внутриболотных водосборов по материалам аэрофотосъемки и связь ее с максимальным стоком — Труды ГГИ, 1980, вып. 276, с. 93—99.
- Тюремнов С. Н.** Торфяные месторождения. 3-е изд. М., 1976. — 488 с.
- Anderson R. R. & Wobber F. J.** Wetlands Mapping in New Jersey. — Photogram. Engng., 1973, vol. 39, N 4, p. 353—358.
- Avery T. E.** Interpretation of Aerial Photographs. Third edition. Minneapolis, 1977. — 392 p.
- Becket P. H. & Webster R.** The Storage and Collation of Information on Terrain. Christchurch, 1962.
- Churchill E. A. & Stitt R. L.** Association analysis applied to the interpretation of aerial photographs. — In: Photogramm. Engng., 1955, vol. 21, p. 598—602.
- Colwell R. N.** Photographic interpretation for civil purposes. — In: Manual of Photogrammetry, 1952, p. 536—545.
- Dierssen K.** A classification of community complexes in mires by phytosociological methods. — In: Proc. of the Int. Symp. on Classif. on Peat and Peatlands. Hyytiälä, Finland, September 17—21, 1979, IPS 1979, p. 33—41.
- Driscoll R. S.** Remote sensing: its role in meeting information needs. — In: Mach. Process. Remote Sensed Data Spec. Emphas. Range, Forest and Wetland Assessment. 7th Int. Symp., West Lafayette, 1981, p. 2—6.
- Eurola S.** Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. — Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 1962, Bd. 33 (2), S. 1—243.
- Howard J. A.** Aerial photo-ecology. London, 1970. — 325 p.
- Masing V.** The plant cover of Estonian bogs: a structural analysis. — In: Peatland ecosystems. Tallinn, 1982, p. 50—92.
- Ruuhijärvi R.** Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. — Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 1960, Bd. 31 (1), S. 1—360.
- Ruuhijärvi R.** Zur Entwicklungsgeschichte der nordfinnischen Hochmoore. — Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 1963, Bd. 34 (2), S. 1—360.
- Scholz E., Tanner G., Jänckel R.** Einführung in die Kartographic und Luftbildinterpretation. Leipzig, 1980. — 238 S.
- Wastenson L.** New Swedish maps of vegetation and geomorphology based on air photo interpretation. — Cartographica, 1982, vol. 19, N 2, p. 88—99.
- Wynn S. L. & Kiefer R. W.** Monitoring vegetation changes in a large impacted wetland using quantitative field data and quantitative remote sensing data. — In: 4th Joint Conf. Sens. Environ. Pollutants. 6—11 nov. 1977. New Orleans, 1978, p. 178—180.

INTERPRETATION OF ESTONIAN MIRE SITES FROM AERIAL PHOTOS

K. Aaviksoo

Summary

The aim of the present paper was to establish the correspondence between mire sites of Estonian bogs and their aerial photoimages (black-and-white panchromatic, 1/10 000).

Integrated interpretative features have been used instead of separate direct and indirect characteristics, as they reflect better the specific features of landscape, its genesis and relations with the environment. The integrated features are closely related to the structure of landscape, which is best reflected in the pattern of photoimages.

Field sampling was performed on three bogs in Middle, Eastern and Western Estonia. Mire sites were distinguished on aerial photographs proceeding from the classification scheme of Masing (1982, Tab. 1). Every mire site was characterized by a minimum number of features — tone, graininess and pattern (Tab. 2). This simple scheme provides a distinct and unambiguous means of site recognition and may serve as a basis for computerized processing.

Table 3 presents the field data — descriptions of tree, field, moss and lichen layers and site locations in the bog as an indicator of ecological conditions. Small mire sites (less than 1 ha) have been omitted as have been some rare sites for the lack of representative material. Alongside with natural habitats anthropogenously influenced sites have been also considered.

СОДЕРЖАНИЕ • CONTENTS

I Персоналия • Personalia

- В. МАЗИНГ.** Крупнейший эстонский флорист и этноботаник Г. Вильбасте (Вильберг) — 100 лет со дня рождения (1885—1967) . . . 3
- V. Masing.** Prominent Estonian plant taxonomist and ethnobotanist G. Vilbaste (Vilberg) — a hundred years birth anniversary. Summary 13
- Х. ТРАСС.** Выдающийся эколог и геоботаник (к 100-летию со дня рождения профессора Л. Г. Раменского) 14
- H. Trass.** Eminent ecologist and geobotanist (a hundred years birth anniversary of professor L. Ramensky). Summary 24

II Статьи • Articles

- H. TRASS.** Cryptoindication of the level of atmospheric air pollution and ecological monitoring 25
- Х. Трасс.** Криптоиндикация степени загрязненности атмосферного воздуха и экологический мониторинг. Резюме 31
- Х. ТРАСС, А. ПЯРН, К. ЦОБЕЛЬ.** Лихеноиндикационная оценка степени загрязненности атмосферной среды южного Прибайкалья . 32
- H. Trass, A. Pärn, K. Zobel.** Lichen indicational evaluation of the air pollution level in the Southern Lake Baikal Region. Summary . . . 45
- К. ZOBEL.** Use of epiphytic lichens as bioindicators of atmospheric pollution level in the Khamar-Daban mountains (Lake Baikal Region) 47
- К. Цобель.** Использование эпифитных лишайников как биоиндикаторов загрязненности атмосферного воздуха в горах Хамар-Дабан. Резюме 65
- А. ПЯРН.** Род *Bryoria* Brodo & Hawksw в Эстонии 67
- A. Pärn.** Genus *Bryoria* Brodo & Hawksw. in Estonia. Summary . . . 83
- Т. РАНДЛАНЕ.** Род *Caloplaca* Th. Fr. в Эстонии 84
- T. Randlane.** Genus *Caloplaca* Th. Fr. in Estonia. Summary 115

Я. ТООМ. Течение воды и сапробность водорослей	116
J. Toom. Saprobity of flowing and stading water algae. Summary	121
В. МАЗИНГ. Структурные уровни растительного покрова	122
V. Masing. Structural levels of the plant cover. Summary	141
А. ЛЯЭНЕЛАЙД. Влияние выбора способа нормирования дендрохро- нологических рядов на их корреляцию (предварительное сообще- ние)	142
A. Läänelaid. A study on the effects of different transformations of the dendrochronological series on their correlation. Summary	157
М. ЦОБЕЛЬ. Взаимоотношения растительных сообществ и экотопа при- брежных альваров Эстонии	158
M. Zobel. Interrelations between community and ecotope in coastal alvars of Estonia. Summary	164
М. ЦОБЕЛЬ. Влияние пастыбы на структуру и состав альварных рас- тительных сообществ	165
M. Zobel. The influence of grazing on the structure and composition of alvar communities. Summary	173
Я. ПАЛУМЕТС. Структура биомассы низкобонитетной ели	174
J. Palumets. Biomass structure of the weigh Norway Spruce. Summary	185
Е. ROOSALUSTE. Estonian <i>Juncus subnodulosus</i> communities	186
Э. Роосалусте. Сообщества <i>Juncus subnodulosus</i> в Эстонии. Резюме	192
К. ААВИКСОО. Дешифрирование фаций верховых болот Эстонии на аэрофотографиях	193
K. Aaviksoo. Interpretation of Estonian raised bog sites from aerial photos. Summary	206

Ученые записки Тартуского государственного университета. Выпуск 812. Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Труды по ботанике. На русском и английском языках. Резюме на английском и русском языках. Тартуский государственный университет. ЭССР, 202400, г. Тарту, ул. Юликооли, 18. Ответственный редактор Х. Трасс. Корректоры И. Пауска, М. Кальмус. Сдано в набор 26. 12. 1985. Подписано к печати 13. 05. 1988. МВ 02715. Формат 60×90/16. Бумага печатная № 2. Высокая печать. Литературная. Учетно-издательских листов 13,69. Печатных листов 13,25 + 0,25 п. л. вклеек. Тираж 500. Заказ № 5223. Цена 2 руб. 70 коп. Типография им. Х. Хейдеманна, ЭССР, 202400, г. Тарту, ул. Юликооли, 17/19. I

Table 2

The distribution of 49 observation sites according to their absolute height and the summarized coverage of 17 species. The symbols mean: h — absolute height; C — coverage of a species at a site; O — the null hypothesis (H_0 — h and C are independant variables) has not been rejected; + — H_0 rejected (the species shows elevation-sensitivity) at $p < 0,05$; ++ — H_0 rejected at $p < 0,01$; +++ — H_0 rejected at $p < 0,005$.

	<i>Bryoria sp.</i>		<i>Cetraria pinastri</i>		<i>C. laureri</i>		<i>Cetrelia cetrarioides</i>		<i>Evernia mesomorpha</i>		<i>Hypogymnia bitteri</i>		<i>H. physodes</i>		<i>H. vittata</i>		<i>Mycoblastus sanguinarius</i>		<i>Parmelia olivacea</i>		<i>P. saxatilis</i>		<i>P. sulcata</i>		<i>Parmeliopsis aleurites</i>		<i>P. ambigua</i>		<i>P. hyperopta</i>		<i>Platismatia glauca</i>		<i>Usnea sp.</i>	
	C < 5%	C ≥ 5%	C < 3%	C ≥ 3%	C < 2%	C ≥ 2%	C = 0%	C > 0%	C < 1%	C ≥ 1%	C < 10%	C ≥ 10%	C < 30%	C ≥ 30%	C < 1%	C ≥ 1%	C = 0	C = 0%	C < 1%	C ≥ 1%	C < 30%	C ≥ 30%	C ≥ 30%	C ≥ 30%	C = 0%	C > 0%	C = 0	C > 0%	C = 0%	C > 0%	C = 0%	C > 0%	C < 4%	C ≥ 4%
h < 750 m	18	8	17	9	17	9	17	9	13	13	15	11	14	12	10	16	12	14	13	13	8	18	13	13	7	19	17	9	7	19	17	9	15	11
h ≥ 750 m	9	14	9	14	12	11	18	5	10	13	10	13	9	14	12	11	7	16	9	14	17	6	11	12	7	16	4	19	6	17	16	7	7	16
results of the chi ² test	+		+		0		0		0		0		0		0		0		0		+++		0		0		+++		0		0		0	

