

Проблема 12. СИНЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОПТИМУМЫ ЛУГОВЫХ ВИДОВ ТРАВ

Экологический оптимум заключается в том, что по мере нарастания показателей экологических факторов, показатели мощности видов сначала нарастают, достигая максимума, а затем начинают снижаться. Точка перегиба, в которой восходящая часть кривой сменяется нисходящей, и есть оптимум.

Выявление экологического оптимума важно не только для теории, но и для практики особенно в отношении желательных видов трав, обладающих высокой кормовой ценностью, поедаемостью и высокой потенциальной урожайностью.

На лугах, как правило, определяют не синэкологические, а аутэкологические оптимумы видов трав, т.е. оптимумы к отдельно взятым экологическим факторам. Между тем все экотопические факторы прямо или опосредованно связаны друг с другом. Так, например, оптимум увлажнения почвы определяется не самим увлажнением, а аэрацией, которая по мере повышения влажности снижается. Элементы минерального питания травы поглощают в определенных соотношениях. Поэтому их оптимумы связаны. Так в полидоминантных травостоях ежа сборная (*Dactylis glomerata*) является не только нитратофилом, но и калиефилом: без одновременного повышения доз калия она на повышение доз азота не реагирует.

А ценотические факторы могут изменять аутэкологические типы видов до неузнаваемости. Так, например, вейник наземный при отсутствии синузии полуверховых рыхлокустовых злаков (тимофеевка луговая, овсяниц а луговая, ежа сборная) является эвритопом и универсальным содоминантом на тяжелосуглинистых почвах, но в Окской пойме, где на суглинистых почвах рыхлокустовые злаки являются эдификаторами, вейник наземный ведет себя как псаммофил, поскольку рыхлокустовые злаки песчаные почвы «избегают».

Необходимость изучения синэкологических оптимумов луговых трав очевидна. Проблема лишь в том, как это сделать.

Возможны 2 пути такого поиска: дифференциальный (монофакторный) и интегральный (синфакторный). При дифференциальном подходе изучаются оптимумы видов по отношению к отдельным факторам, а при интегральном — выявляются максимумы мощности видов, а затем определяются те экотопические параметры и фитоценозы, к которым эти максимумы приурочены.

Дифференциальный подход основан на ординации. Она может быть прямой — экологической (прямой градиентный анализ) или непрямой — фитоценотической (все прочие методы). При непрямой (фитоценотической) ординации градации экологических факторов «моделируются» (подменяются) градациями сходства-различия состава фитоценозов по отношению к составу «опорных» фитоценозов. Примером может служить ординация Л. Г. Раменского и др. (1956) по фактору увлажнения. В основу ее положен опорный фитоценотический ряд из 3 ступеней: сухих, влажных и сырых лугов. Эти ступени выделены, исходя из «показаний растительности, рельефа и почв». Многочисленные промежуточные ступени (градации) выделяются посредством своеобразной

фитоценотической интерполяции, а ступени, выходящие за пределы опорного ряда, — «суперсухие» (остепненные) и «суперсырые» (болотистые), — посредством аналогичной фитоценотической экстраполяции. Для каждой ступени вычисляются элективные средние проективного обилия видов. В экологических таблицах Л. Г. Раменского и др. (1956), составленных по этим данным, указываются амплитуды ступеней увлажнения для различных уровней проективного обилия каждого вида. П. Г. Плюта (1994) по данным этих таблиц построил кривые проективного обилия по градиенту увлажнения. Все они оказались одновершинными и имели симметричную колоколообразную форму. Точки перегиба кривых он рассматривает в качестве оптимумов. Однако следует иметь в виду, что тотальная однотипность кривых, их одновершинность и симметричность по сути дела «запрограммированы» самой методикой фитоценотической ординации, не связанной с реальными градиентами увлажнения и отражающей лишь градиент сходства-различия состава фитоценозов по вектору увлажнения.

Примером изучения монофакторных экологических оптимумов луговых трав по данным прямого градиентного анализа могут служить исследования Н. Ellenberg (1958) распределения видов по градиенту рН. При этом для ряда видов, в частности для *Festuca rubra*, им было установлено 2 оптимума: один — в зоне кислых почв, другой — в зоне щелочных. Подобные монофакторные оптимумы, установленные посредством прямой ординации, отражают реальность. Однако практически невозможно от этих монофакторных оптимумов (по отношению к отдельным факторам) перейти к синэкологическому оптимуму, отражающему оптимальное для вида сочетание всех факторов. Предложение фактического совмещения монофакторных оптимумов (Межжерин, 1994) исходит из 2 ложных предпосылок: 1) облигатной одновершинности и симметричности монофакторных кривых; 2) отсутствия взаимодействия факторов как между собой, так и в их воздействиях на растения.

Еще более существенным недостатком монофакторных экологических оптимумов является то, что при их установлении фитоценотический фактор «выносится за скобку» и, как таковой, не учитывается. Между тем именно фитоценотические факторы во многих случаях определяют положение монофакторных оптимумов.

Интегральный подход в противоположность дифференциальному исходит не из экопараметров, а из параметров мощности видов: искомые оптимумы находятся там, где эти параметры максимальны. Остается лишь определить экотопические и фитоценотические «координаты» (параметры) найденных оптимумов.

Но при этом главной трудностью является необходимость полевого поиска на лугах синэкологических оптимумов для каждого компонента луговых фитоценозов.

Однако, здесь на помощь приходит экологическая классификация растительности лугов, экологические типы фитоценозов которой представляют готовый синтез синэкологической совокупности факторов экотопа и приуроченного к ней фитоценоза, содержащего искомые «мощности» (проективное обилие), входящих в его состав компонентов (Куркин, Ярошенко, 1992).

Таким образом, экологические классификации природных лугов являются готовым материалом для выявления синэкологических оптимумов луговых трав и последующего анализа их приуроченности и закономерностей их распределения (Куркин, 2001). Для примера рассмотрим эти вопросы на основе разработанной нами экологической классификации растительности лугов Окской поймы.

Материалы для нее собирались нами в течение 7 лет — с 1983 по 1989 г. С целью поиска и анализа синэкологических оптимумов по каждому из 25 экологических типов фитоценозов вычислены средние (моды) основных экопараметров и верхние тертили проективного обилия видов из числа доминантов и субдоминантов.

Для каждого вида синэкологически оптимальными считались те типы (или группы синэкологически близких типов), к которым были приурочены явные максимумы проективного обилия (в 2 раза и более превышающие уровень обилия в других синэкологически смежных типах).

Данные таблицы позволяют рассмотреть видовые различия по числу и характеру синэкологических оптимумов, а также закономерности их распределения по экологическим типам фитоценозов.

Распределение синэкологических оптимумов видов по экологическим типам невыпасаемых («ПД» до 4.0) лугов Окской поймы

№ экологического типа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Количество объектов	19	22	20	10	7	7	23	14	28	85	11	36	23	12	10	37	6	23	14	7	7	5	3	16	18	
Степень поемности	ок	ск	ук	ук	ук	ук	ок	ук	ок	ук	ок	ук	ук	ук	с	с	уд	уд	укс	удс	уд	уд	од	од	од	
Гранулометрический профиль	n	n	n	n	с	с/n	n	n	с/n	с/n	с	с	n/с	сл	n	с	n	с	с	с	с	с	n	с	с	
Увлажнение («У»)	60	62	65	73	73	82	58	59	54	59	62	63	62	66	72	75	86	86	70	78	86	88	93	96	96	
Аллювиальность («А»)	1	1.5	1.5	2	3.8	3.5	1.5	3.5	1.5	2	2.5	3.5	5	7.5	7	7	8.5	7	4	4	3	2.5	7	6.5	3	
pH	4.6	4.6	4.6	4.2	5.9	5.2	6.2	5.8	5.8	5.6	7.4	6.2	6.3	6.1	6.6	6.7	7.6	5.9	5.1	5.4	4.9	4.6	7.3	5.6	4.5	
Богатство почвы («Б—З»)	11	10	10	9.5	13	12	13	12	13	12	13	13	13	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	
№ п/п	Вид	Проективное обилие, % (верхний тертиль)																								
1	<i>Agrostis tenuis</i>	5	5.5	1.5	0.8	sol	rr																			
2	<i>Carex praecox</i>	3.5	4	1.5	rr	3.5		2.5	6	2.3	2	sol	1.3	6		1.3				0.5	rr	rr				
3	<i>Potentilla argentea</i>	2.3	1	sol				5	5		sp		2													
4	<i>Sedum acre</i>	5	rr					10	4																	
5	<i>Artemisia campestris</i>	5						1																		
6	<i>Poa angustifolia</i>	2	3	1.5				2	1	0.5	3	3	6.5	2	sp											
7	<i>Berteroa incana</i>	sol						1.5	0.1	cop ₁																
8	<i>Achillea millefolium</i>	rr	0.5	0.5	2	0.5		0.5	1.5	3.5	1.5	cop ₁	2	1	rr		sol									
9	<i>Hieracium pilosella</i>		30																							
10	<i>Nardus stricta</i>			22.5	32																					
11	<i>Galium verum</i>			sp				cop ₁	rr	4	3	cop ₁	2	2						rr						
12	<i>Festuca rubra</i>					10	3			0.8	3		un													
13	<i>F. pratensis</i>			sol		0.5	rr				cop ₁	6	3									6	5			
14	<i>Deschampsia caespitosa</i>					13.5	20	29														sp	12.5			
15	<i>Phleum pratense</i>				rr	0.5	0.5				sol	0.5	1									10	7.5			
16	<i>Glechoma hederacea</i>				2	2.5	0.5															1.5	2			
17	<i>Poa pratensis</i>				1.5	1.5	cop ₁															0.5	rr			

№ п/п	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
18	<i>Ranunculus acris</i>				1.3	2.5														sol	sp					
19	<i>R. auricomus</i>				0.6	1.5														1	sp					
20	<i>Filipendula ulmaria</i>				0.5	sp	rr																15			
21	<i>Viola epipsila</i>				rr		14																			
22	<i>Lysimachia nummularia</i>					5.5														7.5		9				
23	<i>Carex leporina</i>					1.5	sol																			
24	<i>Ranunculus repens</i>					1																4.5	12		4	
25	<i>Carex acuta</i>					rr	5														sol	rr	25	2.5	38	9
26	<i>Juncus filiformis</i>						4																			
27	<i>Potentilla anserina</i>					4	3																			
28	<i>Elytrigia repens</i>							1	1	1.3	1.5	5	7	0.5	0.8	3	20	rr		7	19	9				
29	<i>Alopecurus pratensis</i>				2						sol	cop ₁	1		1.5		sol			sp	9	cop ₁	sp			
30	<i>Festuca valesiaca</i>						1			19																
31	<i>Medicago falcata</i>						2.5			1.5	1.5	2.5	2.3	3												
32	<i>Calamagrostis epigeios</i>							15							5		4.5									
33	<i>Astragalus danicus</i>									1.5	1.5															
34	<i>Filipendula vulgaris</i>									rr	3															
35	<i>Fragaria viridis</i>								2		10		2		rr											
36	<i>Geranium pratense</i>											10	1.5								1.5					
37	<i>Thalictrum minus</i>											1.5	rr													
38	<i>Bunias orientalis</i>											5														
39	<i>Phlomis tuberosa</i>											1														
40	<i>Bromopsis inermis</i>											sp	un	5	33	33	20	sp		sol	sp					
41	<i>Artemisia abrotanum</i>														sol	11		14								
42	<i>Phalaroides arundinacea</i>																							0.5	un	17
43	<i>Poa palustris</i>																				sp	cop ₁	3.5	11	cop ₁	
44	<i>Galium rubioides</i>																				sp	1.5	rr			
45	<i>Carex vulpina</i>																				sp		3	15		
46	<i>Trifolium repens</i>																				rr	5				

№ п/п	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
47	<i>Eleocharis palustris</i>																				sol	1.5	sp	1.5		
48	<i>Achillea cartilaginea</i>																	sol	sp		sol	1				
49	<i>Galium palustre</i>																				un	4			rr	un
50	<i>Beckmannia eruciformis</i>																					5				
51	<i>Stellaria palustris</i>																					3				
52	<i>Carex vesicaria</i>																						15			5
53	<i>Agrostis stolonifera</i>															0.8										3
54	<i>Mentha arvensis</i>															un		1								9
55	<i>Equisetum fluviatile</i>																									5
56	<i>Stachys palustris</i>																									2.5
57	<i>Alisma plantago-aquatica</i>																									1
58	<i>Glyceria maxima</i>																								9	30
	Число оптимулов	5	4	1	5	12	5	3	3	4	5	6	3	3	2	3	3	1	1	7	7	9	3	7	2	2
	В том числе светолюбивых эксплерентов	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	5	0	0
	Их суммарное проективное обилие, %	0	0	0	0	5	3	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	21	0	21	0	0

Примечание. I. Экологические типы (фитоценозов): 1 — равниннопопынно-едкоочитково-тонкополевицевый с лишайниками; 2 — тонкополевицево-волосистоястребинковый; 3 — белоусовый; 4 — щучково-белоусовый; 5 — красноовсяницево-щучковый; 6 — осоково-ситниково-щучковый; 7 — серебристопынно-едкоочитковый с пылью равнинной и типчаком; 8 — серебристопынно-раннеосочково-наземнойниковый с очитком едким; 9 — тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковый; 10 — красноовсяни-цево-настоящеподмаренниково-клубничный; 11 — свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый; 12 — луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейный; 13 — кострецово-ран-неосочково-наземнойниковый; 14 — кострецовый с бутенем прескотта; 15 — наземнойниково-высокопопынно-кострецовый; 16 — кострецово-пырейно-канареечниковый; 17 — канареечниково-высокопопынно-ивовый; 18 — канареечниковый; 19 — луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковый; 20 — лисохвостово-щучково-пырейный; 21 — болотномятли-ково-ползучелютиково-лисьеосоковый; 22 — таволгово-крупноосоковый; 23 — ползучелютиково-топянохвощово-мятовый с ситнягом болотным; 24 — канареечниково-манниково-остроосоковый; 25 — остроосоково-манниковый. II. Ступени поемности: *ок* — особо краткопоемная; *ск* — собственно краткопоемная; *ук* — умеренно краткопоемная; *с* — среднепоемная; *укс* — укороченно среднепоемная; *удс* — удлиненно среднепоемная; *уд* — умеренно долгопоемная; *од* — особо долгопоемная. III. Гранулометрический профиль: *n* — песчаный; *с* — суглинистый; *с/п* — суглинисто-песчаный (двуслойный); *п/с* — песчано-суглинистый (обратно-двуслойный); *сл* — слоистый. IV. Увлажнение («У»), аллювиальность («А»), богатство почвы («Б—3») в ступенях по шкапам Л. Г. Раменского и др. (1956). V. Названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987). Обилие по Друде с придержками А. А. Уранова (1935). Оптимумы видов заключены в рамки.

Видовые различия числа и характера синэкологических оптимумов

Из представленных в таблице видов лишь один (*Medicago falcata*) не имеет ясно выраженного оптимума: среди тех 6 синэкологически смежных типов (7, 9, 10, 11, 12 и 13), в которых *Medicago falcata* представлена и является субдоминантом, нет ясно выраженного максимума ее проективного обилия.

Отсутствие оптимума определяется, вероятно, антропогенным фактором (внесением на луга азотных удобрений). Люцерна серповидная, как все бобовые травы, резко снижает обилие при внесении азота. В пользу такой причины отсутствия у люцерны оптимума говорит тот факт, что на лугах, расположенных вблизи границ между районами, на которых авиаподкормку не проводят, люцерна на соответствующих ей типах достигает 60% проективного обилия.

Один оптимум имеют 36 видов. По мощности видов в «точках» оптимумов последние можно разделить на монодоминантные (вид формирует монодоминантный ценоз), содоминантные (вид входит в число доминантов полидоминантного ценоза) и «относительные» (вид имеет проективное обилие меньше, чем у доминантов, но не менее 1 %). По дискретности оптимумы разделяются на «компактные» (приуроченные к одному экологическому типу) и «растянутые» (занимающие 2 или даже 3 синэкологически смежных типа). Монодоминантные оптимумы имеют 6 видов: *Hieracium pilosella*, *Nardus stricta*, *Festuca valesiaca*, *Bromopsis inermis*, *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*. Наиболее компактный (узкий) оптимум у *Hieracium pilosella*, которая, являясь монодоминантом в типе 2, практически отсутствует в экологически смежных типах 1 и 3. Это определяется, видимо, тем, что экологический тип 1 лежит уже за пределами ее ареала толерантности, а в типе 3 она конкурентно исключается *Nardus stricta*. Наиболее широкий оптимум у *Bromopsis inermis*, который является монодоминантным в типах 14 и 15, а также содоминантным в типе 16.

Особое положение занимает *Phalaroides arundinacea*. Формально, судя по таблице, он имеет 3 оптимума. Однако при анализе экопараметров этих оптимумов оказывается, что они по сути дела образуют один «супероптимум», растянутый на 3 ступени поемности (среднепоемная — тип 16, умеренно долгопоемная — тип 18 и особо долгопоемная — тип 24), приуроченный к деятельно аллювиальным экотопам («А» 6, 5—7) с суглинистыми почвами, имеющими рН, близкую к нейтральной.

Содоминантные оптимумы имеют 11 видов: *Agrostis tenuis*, *Artemisia campestris*, *Phleum pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*, *Fragaria viridis*, *Geranium pratense*, *Poa palustris*, *Carex vulpina*, *Mentha arvensis*, *Equisetum fluviatile*.

У остальных видов с одним оптимумом последний является относительным, субдоминантным.

Два оптимума имеют 11 видов: *Sedum acre*, *Poa angustifolia*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Deschampsia caespitosa*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus auricomus*, *Lysimachia nummularia*, *Artemisia abrotanum*, *Eleocharis palustris*, *Carex vesicaria*. При этом у *Sedum acre* и *Poa angustifolia* экотопы двух оптимумов различаются в отношении pH (4.6 и 6.2) и богатства почвы (10 и 13), а у *Poa angustifolia*, кроме того, в отношении гранулометрического профиля почв (песчаный и суглинистый). У *Festuca rubra* экотопы двух оптимумов довольно резко различаются по увлажнению: первый оптимум приурочен к сыроватым почвам притеррасья («У» 73), а второй — к остепненным лугам («У» 59). У *Deschampsia caespitosa*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus auricomus* и *Lysimachia nummularia* экотопы двух оптимумов при сходстве по увлажнению различаются по степени поемности, аллювиальности и богатства почв, поскольку первый оптимум приурочен к короткопоемному притеррасью, а второй — к среднепоемным лугам центральной части поймы. У *Artemisia abrotanum*, *Eleocharis palustris* и *Carex vesicaria* экотопы двух оптимумов различаются по степени поемности и увлажнения.

По 3 экологически обособленных оптимума имеют 7 видов: *Potentilla argentea*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus repens*, *Carex acuta*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis epigeios*.

У *Potentilla argentea* 2 оптимума приурочены к песчаным почвам. Один из них основной (типы 7 и 8) связан с циркумнейтральной pH (5.8—6.0), а другой — с pH 4.6 (тип 1). Третий оптимум приурочен к песчано-суглинистым почвам, представляющим заносы суглинистых почв песком (тип 13). Оптимумы *Achillea millefolium* экотопически весьма разнообразны. Основной оптимум приурочен к сильно остепненным типчаковым фитоценозам («У» 54) с суглинисто-песчаными почвами (тип 9). Второй оптимум, наоборот, связан с сыроватым («У» 73) притеррасьем (тип 4). А третий оптимум располагается на умеренно сухих («У» 63) суглинистых почвах (тип 12).

Оптимумы *Ranunculus repens* различаются по степени поемности, увлажнения и аллювиальности. Основной (более высокий) оптимум приурочен к умеренно долгопоемному типу 21 («У» 86), второй (меньший) оптимум — к особо долгопоемному («У» 93) деятельно аллювиальному («А» 7) типу 23, а третий (наименьший) — к сыроватому («У» 73) притеррасному короткопоемному типу 5.

У *Carex acuta* основной монодоминантный оптимум приурочен к особо долгопоемному («У» 96) деятельно аллювиальному («А» 6.5) экотопу (тип 24), который менее благоприятен для более высокорослых конкурентов (*Phalaroides arundinacea* и *Glyceria maxima*). Второй менее высокий оптимум приурочен к умеренно долгопоемному слабо аллювиальному («А» 2.5) притеррасью (тип 22). Третий наименьший (субдоминантный) оптимум приурочен к короткопоемному сырому («У» 82) притеррасью (тип 6).

Оптимумы *Elytrigia repens* располагаются на суглинистых почвах. Один из них приурочен к среднепоемному деятельно аллювиальному («А» 7) экотопу (тип 16), где содоминирует с 2 также корневищными злаками, для одного из которых (*Bromopsis inermis*) этот экотоп «сыроват» («У» 75), а для другого (*Phalaroides arundinacea*) — «суховат». Второй оптимум приурочен к удлиненно

среднепоемному («У» 78) умеренно аллювиальному экотопу (тип 20), который сыроват для мезофильных конкурентов и суховат — для гидрофильных. Третий невысокий, но растянутый оптимум приурочен к краткопоемным экотопам с полидоминантными фитоценозами (типы 11 и 12).

У *Alopecurus pratensis* все оптимумы, как и у *Elytrigia repens*, располагаются на суглинистых почвах. Один из них (более высокий) приурочен к удлинено среднепоемному умеренно аллювиальному типу 20, где он содоминирует с *Elytrigia repens*.

Два другие оптимума очень низкие. Один из них приурочен к сыроватому краткопоемному притеррасью (тип 5), а другой — к деятельно аллювиальному («А» 7.5) краткопоемному («У» 66) экотопу (тип 14) с монодоминантным кострцовым фитоценозом.

У *Calamagrostis epigeios* основной (доминантный) оптимум приурочен к умеренно краткопоемному и умеренно аллювиальному экотопу с песчаной почвой (тип 8). Два других оптимума невысокие (субдоминантные) приурочены к заносам песком суглинистых почв (тип 13) и к среднепоемным пескам прирусловья (тип 15). Таким образом, в условиях Окской поймы *Calamagrostis epigeios* «играет роль» псаммофила. Однако, как показали исследования П. А. Смирнова (1958) и К. В. Зворыкиной (1983), вейник наземный весьма обилен в березняках с суглинистыми почвами. Более того, в Барабинской лесостепи (Западная Сибирь), где преобладают суглинистые почвы, вейник наземный является универсальным содоминантом в фитоценозах и остепненных (вейниково-мелкоразнотравных), и настоящих (вейниково-крупноразнотравных), и солонцово-солончаковатых (вейниково-солонечниковых) лугов (Куркин, 1957). Если учесть, что в Окской пойме именно на песчаных почвах отсутствуют (или малообильны) такие рыхлокустовые злаки, как *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*, а для лугов Барабинской лесостепи они вообще нехарактерны, то можно предположить, что вейник наземный, имея чрезвычайно широкий экотопический ареал толерантности, занимает экотопы, свободные от рыхлокустовых злаков, т. е. приуроченность его оптимумов имеет не экотопическую, а фитоценотическую обусловленность.

Четыре оптимума имеет только один вид *Carex praecox*. Этот вид имеет в Окской пойме весьма широкий ареал толерантности, встречаясь в 16 из 25 экологических типов. Оптимумы его невысокие и приурочены к явно различным экотопам: по увлажнению («У») от 59 до 73, по аллювиальности («А») от 1 до 5, по рН от 4.6 до 6.3, по гранулометрическому профилю от песчаных до тяжелосуглинистых. Совершенно очевидно, что приуроченность этих оптимумов обусловлена не экотопическими, а ценоценотическими факторами.

В порядке обобщения можно утверждать, что виды, имеющие несколько экотопически различных оптимумов, обладают широким экотопическим ареалом (эвритопы), компенсирующим их невысокую конкурентную мощьность. Оптимумы этих видов приурочены к тем участкам их экотопических ареалов, которые неблагоприятны для их основных конкурентов.

Закономерности распределения оптимумов по экологическим типам фитоценозов

Как показывают итоговые данные таблицы, нет ни одного экологического типа, к которому не был бы приурочен оптимум хотя бы одного вида.

Те же данные показывают, что распределение оптимумов по экологическим типам весьма неравномерно. По одному оптимуму имеют 3 экологических типа. Два из них представляют монодоминантные фитоценозы, в которых оптимум имеет единственный эдификатор, конкурентно подавляющий все прочие виды. Таковы тип 3 (белоусовый) и тип 16 (канареечниковый). Третий тип с одним оптимумом приурочен к пионерным стадиям зарастания песчаных пляжей (тип 17). Здесь оптимум имеет лишь *Artemisia abrotanum*.

Максимальное число оптимумов (12) приурочено к типу 5, который прилегает к коренному берегу и увлажняется грунтовым потоком, содержащим элементы минерального питания. В этих условиях коллективным эдификатором является блок дернообразующих видов (*Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Carex praecox*), который перехватывает кислород воздуха и тем самым подавляет развитие более глубокоукореняющихся затеняющих видов верховых злаков и крупного разнотравья. Слабое затенение в сочетании с устойчивым увлажнением и минеральным питанием создает условия для оптимумов целого ряда видов мелкоукореняющегося разнотравья (*Ranunculus repens*, *R. acris*, *R. auricomus*, *Potentilla anserina*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia*).

К типу 19 приурочены оптимумы рыхлокустовых злаков (*Phleum pratense* и *Festuca pratensis*), которые совместно с оптимумами двудольных конкурентно подавляют (затеняют) низовые дернообразующие злаки.

Оптимумы светолюбивых низкорослых эксплерентов (*Ranunculus repens*, *Stellaria palustris*, *Potentilla anserina*, *Agrostis stolonifera*) приурочены к ценотически (конкурентно) наименее замкнутым экологическим типам (типы 21 и 23), где они доминируют (см. итоговые строчки таблицы).

Таким образом, используя материалы диагностических таблиц экологических классификаций лугов, можно без дополнительных исследований не только выявлять синэкологические оптимумы всех доминантов и субдоминантов, но и вскрывать закономерности их распределения по экологическим типам лугов. Следует, однако, иметь в виду, что эти оптимумы и закономерности их распределения относятся к лугам, не испытывающим таких сильных антропогенных воздействий, каковыми являются выпас и внесение минеральных (прежде всего азотных) удобрений. Кроме того, следует учитывать, что показатели оптимумов, а отчасти и их распределение по экологическим типам лугов могут изменяться по годам в связи с разногодичной изменчивостью как экотопических, так и фитоценотических условий. Поэтому динамика синэкологических оптимумов на лугах заслуживает специального рассмотрения.

Литература

Зворыкина К. В. Эколого-ценотическая характеристика некоторых представителей рода *Calamagrostis Adans.* (на примере южно-таежных березняков) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (к 100-летию В. В. Алехина). М., 1983.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957.

Куркин К.А. Экологическая классификация растительности пойменных лугов как основа для изучения синэкологических оптимумов видов // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 1.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. №9.

Межжерин В. А. Закон минимума Либиха: возможности его верного прочтения и практического применения // Экология. 1994. № 2.

Плюта П. Г. Оптимумы растений и характеры их распределения в пределах диапазона толерантности к увлажнению среды // Экология. 1994. №4.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков С. Н, Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.

Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-террасного гос. заповедника. М., 1958. Вып. 2.

Ellenberg H. Bodenreaction (einschließlich Kalkfrage) // Handb. der Pflanzenphysiologie. Berlin; Gottingen; Heidelberg, 1958. Bd 4.