АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2020, том 26, № 4 (85), с. 66-75

СИСТЕМНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 631.4

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЗАСОЛЕННОСТИ ПОЧВ И ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ УЧАСТКОВ ПРИМОРСКОЙ РАВНИНЫ ПРИКАСПИЯ[1]

© 2020 г. М.В. Конюшкова*, Ю.Д. Нухимовская, З.У. Гасанова***, Н.Ю. Степанова******

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*
Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12. E-mail: mkon@inbox.ru
***Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33. E-mail: ydnuhim@gmail.com
****Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН*
Россия, 367025, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45. E-mail: zgasanova@list.ru
*****Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН*
Россия, 127276, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4. E-mail: ny_stepanova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2019. После доработки 23.03.2020. Принята к публикации 01.06.2020

В статье рассмотрены разновозрастные участки приморской равнины Каспийского моря (северный Дагестан) возрастом 1340±36 лет назад (Каспий-1) и 293±13 лет назад (Каспий-2). На основе детального почвенно-геоботанического исследования оценивалось изменение биоразнообразия растительного покрова и вариабельности засоленности почв со временем. Показано, что с возрастом в локальном масштабе неоднородности, с линейными размерами в единицы и десятки метров, произошло увеличение показателей вариабельности засоленности почв (размаха, квартильного размаха и стандартного отклонения), тогда как значения показателей биоразнообразия растительного покрова (флористическое богатство, число видов, число семейств, число длительно вегетирующих травянистых многолетников и эфемеров, наличие видов с разным отношением к степени засоления, дифференциация внутриценотического разнообразия) снизились. На молодом участке с тамариксовым сообществом (Каспий-2) наблюдается статистически значимая связь средней степени (R^2=0.29) между засоленностью почв и растительностью, оцененной на основе данных по распределению доминантных видов, тогда как на более зрелом участке с поташниково-сведовым сообществом (Каспий-1) эта связь не значима. Полученные результаты свидетельствуют о том, что при обсыхании территории после отступления моря изменение вариабельности свойств почв (засоленности) и растительности разнонаправлены: вариабельность засоленности почв (функциональное педоразнообразие) увеличивается с возрастом, тогда как вариабельность растительности (фиторазнообразие) снижается. Основным фактором, лимитирующим биоразнообразие более зрелого участка, на фоне высокого засоления почв обоих участков выступает, по-видимому, доступность влаги, так как на зрелом участке отмечается меньший запас влаги в верхнем метре почв.

Ключевые слова: солончаки, биоразнообразие, функциональное педоразнообразие, приморская равнина, Прикаспий, неоднородность, засоленность.
DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10120

Почвенное разнообразие или педоразнообразие является одной из важнейших характеристик ландшафта, которая определяет потенциал биоразнообразия и устойчивость/пластичность экосистем при внешних изменениях (Ibáñez et al., 2012). Педоразнообразие в таксономическом плане и вариабельность свойств почв в количественном выражении являются взаимодополняющими характеристиками разнообразия почвенного покрова (Красильников и др., 2018; Смирнова, Геннадиев, 2017).

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 17-17-01293 «Многоуровневые региональные почвенно-географические модели как основа устойчивого управления почвенными ресурсами».

В работе Дж. Филлипса «Дивергентная эволюция и пространственная структура вариабельности почвенного покрова» (Phillips, 2001) при анализе таксономического педоразнообразия разновозрастных приморских террас возрастом от 35-115 тыс. лет (в зависимости от источника датировок) до 200 тыс. лет показано, что с возрастом растут показатели пространственной вариабельности почв, такие как сложность почвенного покрова и энтропия. Использовалась крупномасштабная карта 1:24000.

Для молодой аккумулятивно-морской равнины Прикаспия исследования Н.В. Можаровой и К.Н. Федорова (1984) показали несколько иную картину: сначала нарастают все показатели степени неоднородности почвенного покрова (в таксономическом плане), затем по мере увеличения возраста территории и эволюции почвенного покрова они достигают определенного максимума, а после идут на спад (рис. 1). Таким образом, как констатируют авторы, «в процессе эволюции от гидроморфной к мезогидроморфной стадии происходит дивергенция почвенного покрова, на палеогидроморфной – конвергенция» (Можарова, Федоров, 1984, с. 28). Подсчеты велись по крупномасштабным картам − 1:25000.

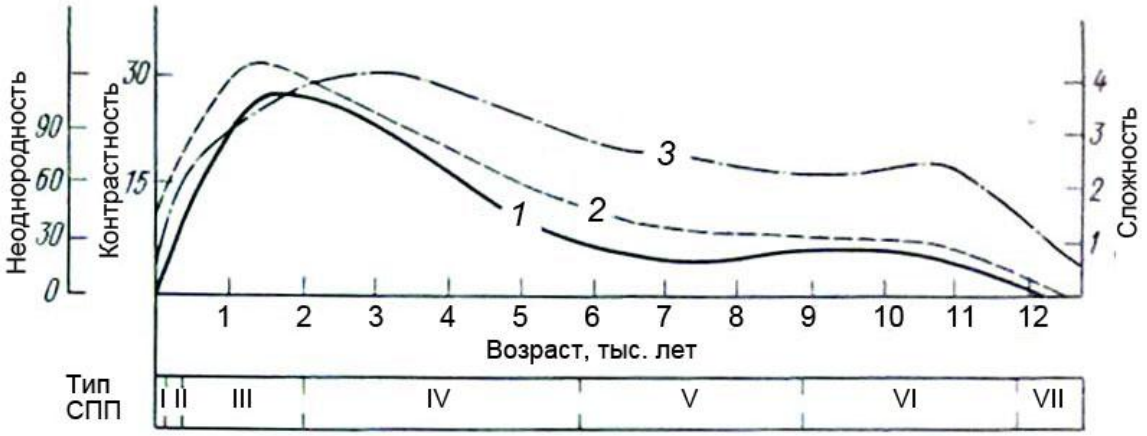

Рис. 1. Эволюция неоднородности почвенного покрова аккумулятивно-морской равнины (Можарова, Федоров, 1984). *Условные обозначения*: *1* – неоднородность, *2* – сложность, *3* – контрастность; тип СПП (стадии развития): I и II – гидроморфная, III и IV – мезогидроморфная, V-VII – палеогидроморфная.

Подобную картину отмечал Г.С. Куст (1994) для водно-аккумулятивных равнин Приаралья (Узбекистан), где вначале по мере снижения уровня грунтовых вод происходит увеличение гетерогенности почвенного покрова и достигается максимум дивергенции, затем эволюция идет по пути конвергенции.

Для почвенного покрова, развивающегося на песчаных отложениях, характерна эволюция в сторону снижения пространственной дифференциации с формированием в итоге однородного почвенного покрова со слаборазвитыми песчаными почвами (Геннадиев и др., 1998).

Почвенный покров молодых территорий возрастом в десятки и сотни лет трудно оценить с точки зрения таксономического педоразнообразия, т.к. произошедшие и происходящие почвенные процессы лишь в слабой степени находят свое отражение в почвенном профиле и почвы чаще всего относятся к одному почвенному таксону. Вариабельность свойств почв или так называемое функциональное педоразнообразие, в отличие от таксономического педоразнообразия, проявляется на ранних этапах развития почвенного покрова. Как было показано ранее при изучении сходных по возрасту участков российского и иранского побережий Прикаспия, локальное перераспределение солей (с линейными размерами неоднородности в единицы метров) происходит на самых ранних этапах субаэрального развития приморских ландшафтов. При этом, несмотря на достаточно существенные различия изученных участков по основным факторам почвообразования: климату, микрорельефу и растительности, – дифференцирование участков в России и Иране по засолению произошло сходным образом, о чем свидетельствуют близкие средние значения электропроводности и их дисперсии (Конюшкова и др., 2018).

В настоящей работе мы попытались оценить изменение вариабельности засоленности почв и

растительности во временном аспекте на разновозрастных участках российского побережья Прикаспия (северный Дагестан). Рассматривается очень детальный масштаб неоднородности в единицы и десятки метров.

Материалы и методы

Изучено два ключевых участка, расположенных на севере Республики Дагестан на высотных отметках около 25-25.5 м н.у.м. БС (рис. 2). Координаты ключевого участка Каспий-1 – 44.5412 с.ш., 46.6642 в.д., -24.9 м н.у.м. БС; Каспий-2 – 44.5529 с.ш., 46.6769 в.д., -25.8 м н.у.м. БС. Радиоуглеродное датирование выполнено в ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН и центра изотопных исследований Университета Джорджии (США). Калибровка результатов выполнена с помощью программы CALIB REV 7.1.0 (Reimer et al., 2013). Датировался почвенный углерод из поверхностных горизонтов почв. Согласно этим датировкам, возраст гумуса участка Каспий-1 составляет 1340±36 лет назад, Каспий-2 – 293±13 лет назад.

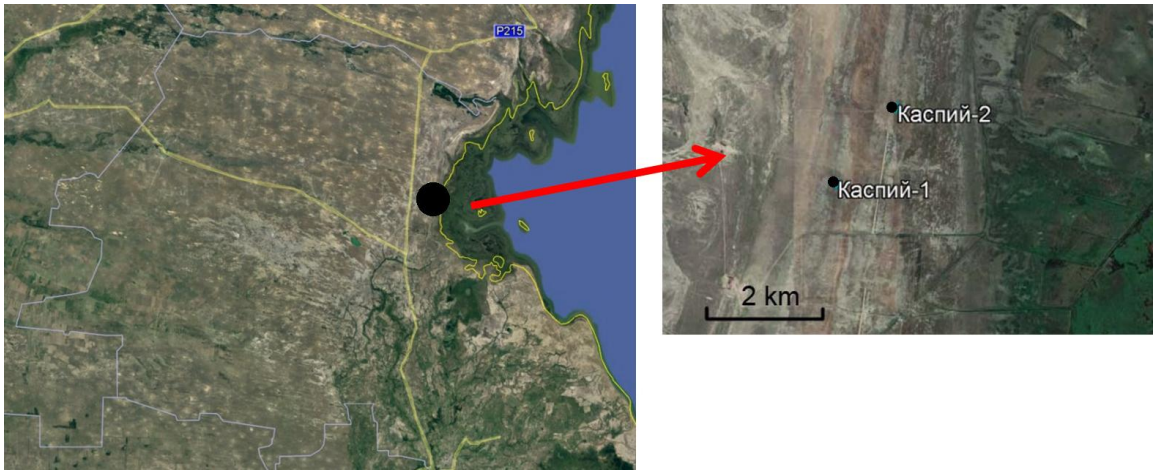

Рис. 2. Расположение ключевых участков.

Пробы почв отбирались из метровых скважин по глубинам 0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-50, 50-70, 70-100 см. На участке Каспий-1 скважины были заложены вдоль трансекты длиной 50 м через каждые 2 м (26 штук) и дополнительно 14 скважин были заложены на разных элементах микрорельефа (рис. 3). На участке Каспий-2 скважины закладывались по случайно-регулярной сетке с переменным шагом от 1 до 5 м. Итого на участке Каспий-1 было заложено 40 скважин, на участке Каспий-2 – 58 скважин. В образцах была измерена электропроводность (при разбавлении почвы к воде 1:2.5, в надосадочной жидкости) с помощью кондуктометра Hanna Combo 98130.

В опорных разрезах на ключевых участках были изучены влажность и плотность почв весовым методом, а также состав водной вытяжки 1:5.

Растительность описывали по всему участку вдоль трансект длиной 50 м (Каспий-1) и 30 м (Каспий-2), расположенных через каждые 2-4 м. Шаг геоботанического описания вдоль трансект составлял 2 м. Таким образом, на участке Каспий-1 было сделано 350 описаний, на участке Каспий-2 – 345 описаний. Описания включали следующие характеристики: число и размеры растений-доминантов кустарникового яруса (кустарников и полукустарников), их проективное покрытие (Каспий-1), видовой состав и общее проективное покрытие травяного яруса (включая полукустарнички), доля голой земли. Латинские названия видов растений приведены по работе С.К. Черепанова (1995).

Бета-разнообразие видового состава и спектра семейств растений между сообществами оценивали на основе коэффициентов сходства Жаккара и Сьеренсена согласно следующим формулам $\mathbf{C_J = j/(a+b-j)}$ и $\mathbf{C_S = 2j/(a+b)}$, где C_J – коэффициент Жаккара, C_S – коэффициент Сьеренсена, j – число общих видов на обоих участках, a – число видов на участке A, b – число видов на участке B (Уиттекер, 1980).

Карты засоленности и распределения доминантных видов составляли методом обратных расстояний в программе SAGA. Сравнения средних проводились с помощью программы

STATISTICA по непараметрическому критерию Манна-Уитни. Математический анализ связи между распределением растений (доминантных видов) и засоленностью почв проводился с помощью множественной регрессии в программе STATISTICA.

Каспий-1 (сведовое сообщество), 50x50 м **Каспий-2 (тамариксовое сообщество), 45x30 м**

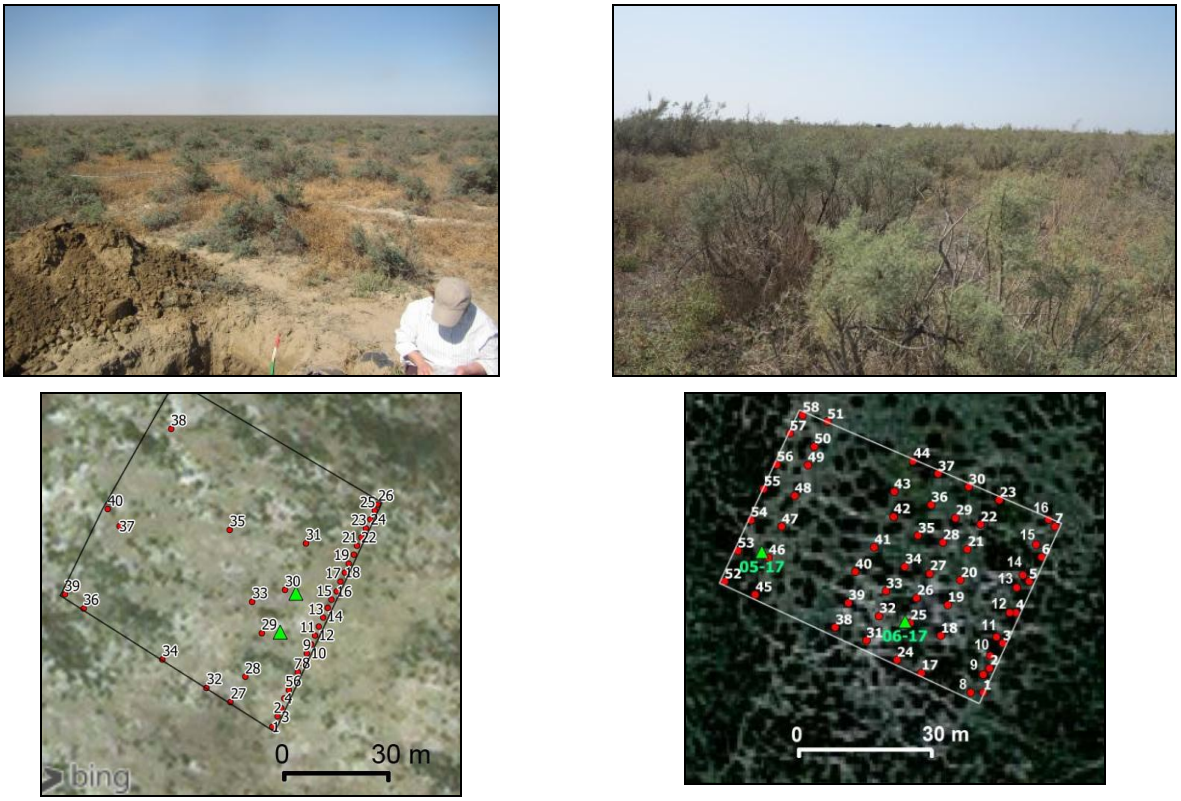

Рис. 3. Общий вид ключевых участков (сверху) и схемы опробования (внизу). *Условные обозначения:* круги − скважины, треугольники − разрезы, границы − площади сплошной высотной и геоботанической съемки.

Результаты и обсуждение

Засоленность почв. Почвенный покров обоих участков представлен слаборазвитыми очень сильно засоленными почвами: солончаками и пелоземами засоленными на среднесуглинистых отложениях. Химизм засоления сходный: сульфатно-хлоридно-натриевый (рис. 4). Содержание солей в верхних 20 см почв варьирует от 0.4 до 3-4%, глубже 20 см − от 1 до 3-4%. Сравнение средних по непараметрическому критерию Манна-Уитни показывает, что почвы более зрелого участка являются более засоленными (в среднем на 20% в слое 10-50 см и на 10% в слое 50-70 см) за исключением верхнего 10-сантиметрового слоя, где засоленность почв близка между сравниваемыми участками (табл. 1). По всем показателям вариабельности засоленности почв – общему разбросу, квартильному разбросу и стандартному отклонению, − наблюдается увеличение этих показателей с возрастом от участка Каспий-2 к участку Каспий-1 для большинства изученных глубин, кроме глубин 5-10 и 30-50 см.

Грунтовые воды на участке Каспий-2 залегали на глубине 2.8 м (сентябрь 2017 и 2018 гг.). Их минерализация составила 44-48 г/л, состав хлоридно-натриевый. На участке Каспий-1 грунтовые воды не были обнаружены до глубины 3 м. На уровне 2.5 м обнаружена верховодка на глинистом прослое, вода которой просочилась через скважину и исчезла через несколько дней.

Профиль влажности, изученный в опорных разрезах на ключевых участках, указывает на то, что в верхнем метре на участке Каспий-2 почвы более увлажненные по сравнению с участком Каспий-1 (рис. 5). Запасы влаги в метровом слое почв в сентябре 2017 года на участке Каспий-1 составили 170 мм, на участке Каспий-2 – 280-300 мм, т.е. больше на 65-75%.

Растительность. Растительность участка Каспий-1 – трехъярусное однолетнесолянково-

поташниково (*Kalidum foliatum*)-мелколистносведовое (*Suaeda microphylla*) сообщество. В первом ярусе сведа мелколистная высотой 0.5-1.0 м, во втором – поташник олиственный (0.2-0.5 м), в третьем – травяной покров с доминированием однолетних солянок (*Petrosimonia brachiata*, *Climacoptera crassa*, *Suaeda acuminata*), *Frankenia hirsuta*, *Psylliostachys spicata* и эфемеров.

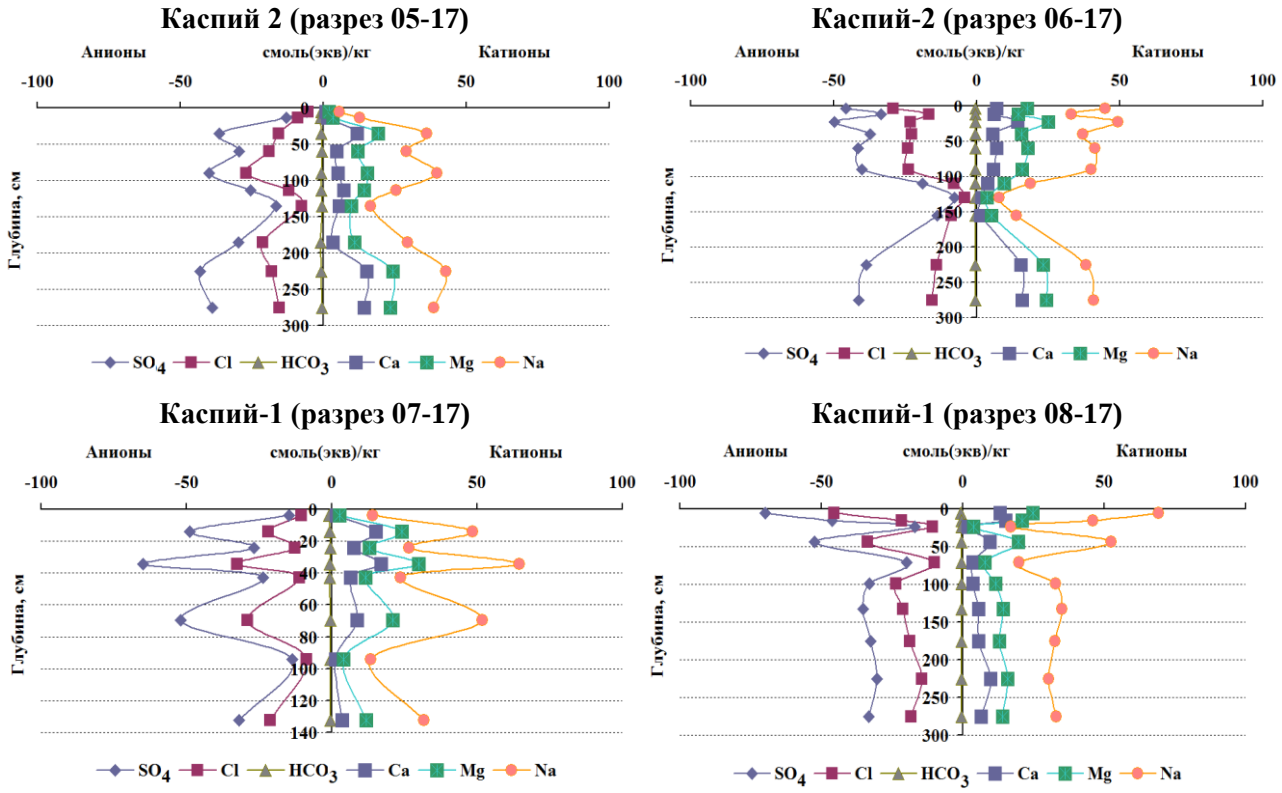

Рис. 4. Катионно-анионный состав солей в почвах ключевых участков (по данным водной вытяжки 1:5).

Таблица 1. Основные статистические характеристики распределений засоленности почв ($EC_{2.5}$).

Глубина, см	Количество проб		Медиана, дСм/м		Среднее значение, дСм/м		Размах, дСм/м		Квартильный размах, дСм/м		Стандартное отклонение, дСм/м	
	1*	2**	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0-5	40	58	11.5	11.6	17.2	11.9	64.6	34.7	15.5	11.4	14.2	8.4
5-10	40	58	11.8	11.8	12.3	10.6	13.6	14.5	3.0	4.4	2.9	3.8
10-20	40	58	**11.9*** **	**9.6**	11.9	8.8	12.9	10.5	3.0	2.7	2.3	2.2
20-30	40	58	**12.0**	**10.5**	12.2	10.2	9.7	9.4	3.3	3.0	2.3	2.2
30-50	40	58	**13.5**	**10.5**	13.7	10.5	6.0	8.4	1.3	2.4	1.2	1.9
50-70	40	58	**11.1**	**10.2**	11.3	10.2	8.2	8.0	2.7	1.6	1.9	1.4
70-100	40	58	10.5	10.8	10.4	10.9	6.7	4.9	2.2	1.9	1.6	1.3

Примечания к таблице 1: 1* – участок Каспий-1, 2** – участок Каспий-2, *** – полужирным шрифтом отмечены статистически значимые различия (по критерию Манна-Уитни) с уровнем значимости p=0.05.

Растительность участка Каспий-2 – разреженное распадающееся сообщество гребенщика или тамариска (*Tamarix octandra* с примесью *T. laxa*) высотой 1-1.5 м с однолетнесолянково (*Petrosimonia*

brachiata, *P. oppositifolia*, *Suaeda acuminata*)-полукустарничково (*Frankenia hirsuta*)-бескильницевым (*Puccinellia gigantea*) нижним ярусом с участием весенних и раннелетних эфемеров. В нижнем ярусе четко прослеживаются две микрогруппировки. Открытые местообитания заняты разреженной низкорослой галофитной растительностью (петросимониево-франкениево-бескильницевой). Под кронами кустов располагаются сомкнутые разнотравно-злаковые травяные микрогруппировки с преобладанием высокорослой бескильницы гигантской, встречаются *Limonium caspium* и *L. scoparium*, *Psylliostachys spicata* и другие виды; солянки и франкения здесь отсутствуют. Размеры участков сопоставимы, что позволяет сравнить их растительный покров, особенно флоры, по ряду параметров (табл. 2).

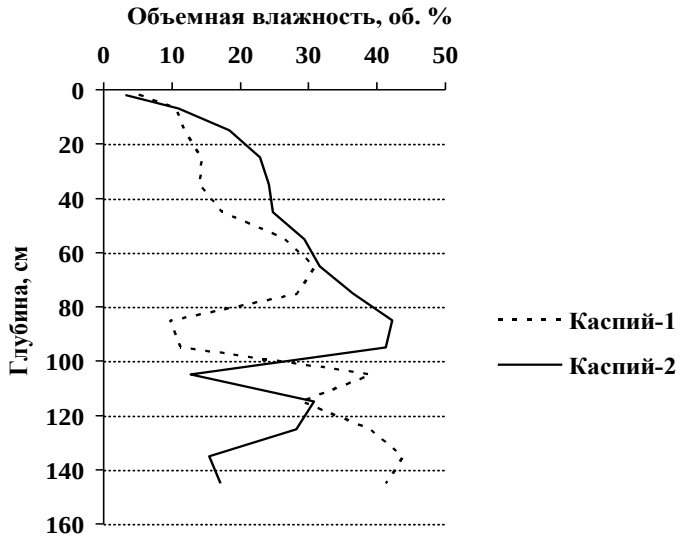

Рис. 5. Объемная влажность почв (в объемных %) на ключевых участках в сентябре 2017 г.

Видовое богатство или альфа-разнообразие. Флора обоих участков насчитывает 35 видов, принадлежащих к 11 семействам. Число видов (видовое богатство) на участке Каспий-1 – 24 из 8 семейств, на Каспии-2 – 32 из 11. Число общих видов − 21, что соответствует невысокому бета-разнообразию между этими участками (C_J=0.60, C_S=0.75).

Спектр семейств. Из зарегистрированных 11 семейств на участке Каспий-1 присутствует 8, а на Каспии-2 – 11. Число общих семейств – 8 (C_J=0.73, C_S=0.84), что свидетельствует о высокой степени сходства местообитаний с точки зрения состава семейств. Наиболее многочисленны характерные для опустыненных степей и пустынь Прикаспия семейства маревых (Chenopodiaceae) и злаковых (Poaceae). К первому семейству относится наибольшее число галофитов. На участке Каспий-1 – 9, Каспий-2 – 7 видов маревых и, соответственно, 6 и 10 видов злаковых. На участке Каспии-1 маревые представлены как двумя многолетними видами-доминантами (полукустарниками), так и однолетниками, а на Каспии-2 эти многолетние солянки полностью отсутствуют. В остальных 9 семействах на участках 1-3 (4) вида.

Таблица 2. Сравнительная характеристика флор участков Каспий-1 и Каспий-2.

Перечень видов и параметры флор	Семейство	Жизненная форма (биоморфотип*)	Участки		
			Каспий-1 50x50 м (2500 м^2)	Каспий-2 45x30 м (1350 м^2)	Всего
Aeluropus littoralis	Poaceae	ДВМ	–	+	–
Anisantha tectorum	Poaceae	Э	–	+	–
Apera interrupra	Poaceae	Э	–	+	–
Arabidopsis thaliana	Brassicaceae	Э	+	+	–
Atriplex tatarica	Chenopodiaceae	ДВО	+	+	–
Bassia hyssopifolia	Chenopodiaceae	ДВО	+	+	–
Bromus japonicus	Poaceae	Э	–	+	–
Bromus squarrosus	Poaceae	Э	+	+	–
Cerastium semidecandrum	Caryophyllaceae	Э	+	+	–
Climacoptera crassa	Chenopodiaceae	ДВО	+	+	–
Eremopyrum orientale	Poaceae	Э	+	+	–

Продолжение таблицы 2.

Перечень видов и параметры флор	Семейство	Жизненная форма (биоморфотип*)	Участки		
			Каспий-1 50x50 м (2500 м^2)	Каспий-2 45x30 м (1350 м^2)	Всего
Eremopyrum triticeum	Poaceae	Э	+	+	–
Erophila verna	Brassicaceae	Э	+	+	–
Frankenia hirsuta	Frankeniaceae	ПКЧ	+	+	–
Galium aparine	Rubiaceae	Э	–	+	–
Halocnemum strobilaceum	Chenopodiaceae	ДВМ	+	+	–
Holosteum glutinosum	Caryophyllaceae	Э	+	+	–
Hordeum leporinum	Poaceae	Э	+	+	–
Hymenolobus procumbens	Brassicaceae	Э	+	+	–
Kalidum foliatum	Chenopodiaceae	ПК	+	–	–
Limonium caspium	Limoniaceae	ДВМ	–	+	–
Limonium scoparium (*L. meyeri*)	Limoniaceae	ДВМ	–	+	–
Petrosimonia brachiata	Chenopodiaceae	ДВО	+	+	–
Petrosimonia oppositifolia	Chenopodiaceae	ДВО	–	+	–
Petrosimonia triandra	Chenopodiaceae	ДВО	+	–	–
Phleum paniculatum	Poaceae	Э	+	+	–
Psylliostachys spicata	Plumboginaceae	ДВО	+	+	–
Puccinellia gigantea	Poaceae	ДВМ	+	+	–
Senecio noeanus	Asteraceae	Э	+	+	–
Sisymbrium loeselii	Brassicaceae	Э	–	+	–
Suaeda acuminata	Chenopodiaceae	ДВО	+	+	–
Suaeda microphylla	Chenopodiaceae	ПК	+	–	–
Tamarix laxa	Tamaricaceae	К	–	+	–
Tamarix octandra	Tamaricaceae	К	–	+	–
Tetradiclis tenella	Tetradiclidaceae	Э	+	+	–
Общее число видов	–	–	24	32	35
Число общих видов	–	–	–	–	21
Число семейств	–	–	8	11	11
Число общих семейств	–	–	–	–	8
Число видов в сем. Chenopodiaceae	–	–	9	7	10
Число видов в сем. Poaceae	–	–	6	10	10
Число биоморфотипов	–	–	5	5	6
Кустарники (К)	–	–	0	2	2
Полукустарники (ПК)	–	–	2	0	2
Полукустарнички (ПКЧ)	–	–	1	1	1
Длительно вегетирующие травянистые многолетники (ДВМ)	–	–	2	5	5
Длительно вегетирующие однолетники (ДВО)	–	–	7	7	8
Эфемеры (Э)	–	–	13	17	17

Примечания к таблице 2: * − обозначение жизненных форм дается в нижней части таблицы.

Состав типов жизненных форм (биоморфотипов). На обоих участках растения принадлежат к 6 жизненным формам, их число на каждом одинаково (5). Кустарники произрастают только на участке Каспий-2, это два вида-доминанта гребенщиков. Полукустарники в числе 2-х видов – доминанты участка Каспий-1: поташник олиственный и сведа мелколистная. Полукустарнички представлены на участках единственным видом – галофильной франкенией жестковолосой.

На обоих участках насчитывается 5 длительно вегетирующих травянистых многолетников, в том числе на Каспии-1 – 2, на Каспии-2 – 5. Длительно вегетирующие однолетники (8 видов) произрастают в числе 7 видов на каждом участке. В подавляющем большинстве они относятся к семейству маревых (Chenopodiaceae). Наиболее же многочисленны коротко вегетирующие однолетники – эфемеры (17 видов) – представители 6 семейств, их 13 на участке Каспий-1 и 17 видов на Каспии-2.

*Экологические особенности флор***.** По отношению к степени засоления на всех участках основная часть видов – в разной степени галофильные растения. Доминанты Каспия-1 поташник олиственный и сведа мелколистная – эугалофиты. Поташник в северной пустыне (Гурьевская обл.) растет на солончаках, а сведа мелколистная в южных пустынях (Центральная и Западная Туркмения) – на пухлых солончаках. Эти виды рассматриваются как индикаторы соответствующих почв (Виноградов, 1964). Гребенщики на участке Каспий-2 – криногалофиты[2]. Гликогалофиты и растения незасоленных почв – гликофиты (это в основном эфемеры *Phleum paniculatum, Galium aparine, Arabidopsis thaliana* и др.) растут в основном на участке Каспий-2 в подкроновых пространствах гребенщика. Почвы под его кустами сильно отличаются от почв между ними в сторону более выраженного опреснения верхней части профиля (сумма солей в верхних 20 см меньше в 5 раз; Конюшкова и др., 2018). Это явление существенного опреснения почв под кустарниковыми зарослями тамарикса в северном Дагестане отмечалось и ранее в работе М.М. Магомедова (2012). По отношению к влажности местообитаний поташник олиственный и сведа мелколистная – суккулентные галоксерофильные полукустарники; доминанты участка Каспий-2 – гребенщики и бескильница гигантская – галомезоксерофильные виды. Интересно, что в отличие от наших данных (Конюшкова и др., 2018), а также данных М.М. Магомедова (2012), в условиях песчаных побережий Приаралья под тамариксом (гребенщиком) почвы содержат в 2-3 раза больше солей, чем в окружающих его сообществах (Панкратова, 2007а; 2007б; Димеева, 2011, с. 107).

Полученные материалы свидетельствуют о более сложной организации растительного покрова участка Каспий-2 в сравнении с участком Каспий-1 по таким параметрам, как внутриценотическое разнообразие (наличие выраженных микрогруппировок), флористическое богатство, число видов в пустынных семействах маревых и злаковых, таксономическое разнообразие (число семейств), число эфемеров и длительно вегетирующих травянистых многолетников, наличие видов с разным отношением к степени засоления и увлажнения. Общая картина снижения видового богатства (числа видов) по мере отступания моря и обсыхания освободившейся суши отмечалась и в исследованиях в Приаралье (Димеева, 2011).

Величины коэффициентов общности Жаккара и Сьеренсена говорят о невысоком различии видового состава, но в особенности – спектра семейств. Сообщества участков не отличаются по числу биоморфотипов, числу видов полукустарничков и длительно вегетирующих однолетников. Однако принципиальна разница в составе жизненных форм эдификаторов: два вида полукустарников на участке Каспий-1 и два вида одного рода кустарника на участке Каспий-2 при отсутствии каждого из этих жизненных форм на другом участке. Степень галофитизации растительности на участке Каспий-1 заметно выше, чем на участке Каспий-2.

Растительность участков Каспий-1 (возрастом около 1300 лет) и Каспий-2 (возрастом около 300 лет) можно рассматривать как стадии зарастания освободившихся от воды побережий Каспийского моря. Растительность на участке Каспий-1 – галофитное многолетнесолянковое полукустарниковое сообщество, здесь отсутствуют типичные для зональных плакорных условий полукустарнички из рода *Artemisia* и плотнодерновинные злаки (*Stipa, Festuca* и др.). Растительный покров участка Каспий-2, по-видимому, возник в специфических природных условиях (временной обводненности лагуны) не менее 50-60 лет назад. В настоящее время из-за опускания уровня грунтовых вод (в настоящее время УГВ около 2.5 м) ярус гребенщика усыхает и происходит

[2] Криногалофиты (рекретогалофиты) − солевыделяющие галофиты, освобождающиеся от вредного избытка солей путем выделения их в виде раствора через особые железки, расположенные на листьях.

вторичное засоление, сопровождающееся сменой комплексного сообщества галоксеромезофильных гребенщиков на собственно галофитное. Участки вряд ли можно рассматривать в одном генетическом ряду, однако не исключена трансформация растительности участка Каспий-2 в сообщество, сходное с растительностью участка Каспий-1.

Связь распределения доминантов растительного покрова с засоленностью почв. Результаты множественного регрессионного анализа связи между распределением доминантных видов растений и засоленностью почв показывают, что на участке Каспий-1 связь отсутствует, так как коэффициенты регрессии и в целом множественный коэффициент корреляции незначимы (p>>0.10; табл. 3).

Таблица 3. Результаты множественной регрессии связи между распределением доминантных видов растений (количество экземпляров на участке 2x2 м) и засоленностью почв в разных слоях.

Переменная	Стандартизованные коэффициенты регрессии (R^2)	Уровень значимости (p)
Suaeda microphylla (Каспий-1), N=32, R^2=0.27, R^2adj=0.06, p=0.30		
α	-12.19	0.24
ЕС (0-5 см)	-0.15	0.49
ЕС (5-10 см)	-0.31	0.25
ЕС (10-20 см)	-0.00	0.99
ЕС (20-30 см)	0.27	0.32
ЕС (30-50 см)*	**0.52***	**0.02***
ЕС (50-70 см)	-0.23	0.28
ЕС (70-100 см)	-0.12	0.54
Kalidium foliatum (Каспий-1), N=32, R^2=0.25, R^2adj=0.03, p=0.38		
α	3.72	0.61
ЕС (0-5 см)	-0.17	0.44
ЕС (5-10 см)	-0.03	0.90
ЕС (10-20 см)*	**0.44***	**0.07***
ЕС (20-30 см)	-0.28	0.31
ЕС (30-50 см)	-0.05	0.80
ЕС (50-70 см)	-0.27	0.21
ЕС (70-100 см)	0.15	0.47
Tamarix octandra (Каспий-2), N=51, ***R^2=0.29, R^2adj=0.18, p=0.03***		
α*	**10.94***	**0.01***
ЕС (0-5 см)*	**0.35***	**0.06***
ЕС (5-10 см)*	**-0.70***	**0.04***
ЕС (10-20 см)*	**1.07***	**0.00***
ЕС (20-30 см)*	**-0.44***	**0.06***
ЕС (30-50 см)	-0.22	0.23
ЕС (50-70 см)	-0.26	0.19
ЕС (70-100 см)	-0.01	0.96

Примечания к таблице 3: полужирным шрифтом выделены значимые переменные и коэффициенты регрессии при p<0.10, α – свободный член уравнения регрессии.

На участке Каспий-2 связь есть и она значима (p=0.03, что меньше установленного порога значимости 0.10). Коэффициент детерминации равен 0.29, что соответствует средней тесноте связи. Судя по значениям коэффициентов регрессии, на распределение гребенщика (тамарикса) оказывает влияние засоленность верхних 30 см почв, при этом по степени влияния формируется ряд: ЕС (10-20 см) > ЕС (5-10 см) > ЕС (20-30 см) > ЕС (0-5 см), то есть максимальное влияние оказывает засоление в слое 10-20 см, минимальное – в слое 0-5 см. Засоленность в слое 30-100 см на распределение гребенщика (тамарикса) влияния не оказывает.

Заключение

Изучение вариабельности в засоленности почв и различных показателей разнообразия растительности разновозрастных участков побережья Прикаспия (северный Дагестан) в детальном масштабе (единицы и десятки метров) показало, что с возрастом произошло увеличение следующих показателей: уровня засоленности, вариабельности засоленности (размаха, квартильного размаха и стандартного отклонения). В это же время значения показателей разнообразия растительного покрова − число видов, число семейств, число длительно вегетирующих травянистых многолетников и эфемеров, наличие видов с разным отношением к степени засоления, диапазон внутриценотического разнообразия – уменьшились при переходе от молодого участка (Каспий-2, 293±13 лет назад) к более зрелому (Каспий-1, 1340±36 лет назад). На молодом участке распределение доминантных видов хорошо увязывается с засоленностью почв. На зрелом участке происходит разобщение между распределением доминантных видов и эдафическими условиями (засоленностью почв). Полученные результаты свидетельствуют о том, что при обсыхании территории после отступления моря в отношении дифференциации территории в почвенном и растительном покрове наблюдаются разнонаправленные процессы: дальнейшее увеличение вариабельности засоленности почв и снижение вариабельности растительности (фиторазнообразия). Основным фактором, лимитирующим биоразнообразие более зрелого участка, на фоне высокого засоления почв обоих участков выступает, по-видимому, ограниченная доступность влаги.

Благодарности. Авторы выражают благодарность за помощь в выполнении полевых работ Т.И. Чернову, И.Н. Семенкову, М.П. Лебедевой и Д.Д. Сангаджиеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградов Б.В. 1964. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высшая школа. 328 с.

Геннадиев А.Н., Касимов Н.С., Голованов Д.Л., Лычагин М.Ю., Пузанова Т.А. 1998. Эволюция почв прибрежной зоны при быстром изменении уровня Каспийского моря // Почвоведение. № 9. С. 1029-1037.

Димеева Л.А. 2011. Динамика растительности пустынь Приаралья и Прикаспия: Дисс. … д.б.н. Алматы. 319 с.

Конюшкова М.В., Алавипанах С., Абдоллахи А., Хамзех С., Хидари А., Лебедева М.П., Нухимовская Ю.Д., Семенков И.Н., Чернов Т.И. 2018. Пространственная дифференциация засоления на молодой приморской солончаковой равнине Прикаспия // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. Вып. 95. С. 41-57.

Красильников П.В., Герасимова М.И., Голованов Д.Л., Конюшкова М.В., Сидорова В.А., Сорокин А.С. 2018. Почвенное разнообразие и его значение в контексте современной географии почв // Почвоведение. № 1. С. 3-16.

Куст Г.С. 1994. О постгидроморфной эволюции почвенного покрова водно-аккумулятивных равнин засушливых территорий // Почвоведение. № 2. С. 16-29.

Магомедов М.М. 2012. Ценозообразующая роль древовидных кустарников (*Tamarix meyeri* Boiss., *T. ramosissima* Ledeb. аридных территорий Северо-Западного Прикаспия. Автореф. ... к.б.н. Махачкала. 23 с.

Можарова Н.В., Федоров К.Н. 1984. Эволюция структур почвенного покрова аккумулятивно-морских равнин Терско-Кумской низменности // Вестник Московского университета. Серия 17 «Почвоведение». № 3. С. 20-28.

Панкратова И.В. 2007а. Характеристика экосистем песчаного побережья северо-восточной части о. Барсакельмес // Труды Барсакельмесского государственного природного заповедника. Алматы. Вып. 2. С. 45-80.

Панкратова И.В. 2007б. Водный режим фитоценозов песчаного побережья Арала // Аридные экосистемы. Т. 13. № 33-34. С. 101-112.

Смирнова М.А., Геннадиев А.Н. 2017. Количественная оценка почвенного разнообразия: теория и методы исследования // Вестник Московского университета. Серия 5 «География». № 4. С. 3-11.

Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 326 с.

Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья. 992 с.

Ibáñez J.J., Krasilnikov P.V., Saldaña A. 2012. Archive and refugia of soil organisms: applying a pedodiversity framework for the conservation of biological and non-biological heritages // Journal of Applied Ecology. Vol. 49. No. 6. P. 1267-1277.

Phillips J.D. 2001. Divergent evolution and the spatial structure of soil landscape variability // Catena. Vol. 43. P. 101-113.

Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haflidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., van der Plicht J. 2013. IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0-50000 years calBP // Radiocarbon. Vol. 55. No. 4. P. 1869-1887.