

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА
«МАРИЙ ЧОДРА»**



Министерство образования Российской Федерации
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра экологии

ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ РАН
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК «МАРИЙ ЧОДРА»
МАРИЙСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА
«МАРИЙ ЧОДРА»

Часть I

Йошкар-Ола, 2003

ББК 28.5
УДК 58
Б 63



Отечеств. Инв. №: **05-02359** (ЦНСХБ)

Ответственный редактор *Жукова Л.А.*, д-р биол. наук, профессор, МарГУ

Редакционная коллегия: *Заугольнова Л.Б.*, д-р биол. наук, вед. науч. сотр., Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН;
Бекмаксуров М.В., ст. преп., МарГУ

А в т о р ы :

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Бекмаксуров М.В., Богданов Г.А., Дорогова Ю.А., Иванова Т.В., Полянская Т.А., Сафин М.Г., Суетина Ю.Г., Шарфутдинов Р.Н.

Рецензенты: *Романов Е.М.*, д-р с.-х. наук, профессор, МарГТУ;
Денисов С.А., д-р с.-х. наук, профессор, МарГТУ

Издается при финансовой поддержке Национального парка «Марий Чодра» и гранта РФФИ 01-04-48949

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом Марийского государственного университета

Б 63 Биологическое разнообразие растительного покрова Национального парка «Марий Чодра». Ч. 1: Научное издание. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2003. 136 с.
ISBN 5-94808-090-0

Книга содержит результаты исследований биоразнообразия растительности Национального парка «Марий Чодра». В работе охарактеризовано распределение лесных сообществ по элементам рельефа, дана флористическая классификация основных ассоциаций лесной растительности. Приведены списки сосудистых растений, печеночников, мхов и лишайников, характеризующие биоразнообразие изученных сообществ. Используются новые подходы к экологическому анализу пойменных и материковых лугов бассейна реки Убы и почвенного банка семян; предложены количественные методы определения экологических валентностей видов, их распределения по группам стено-мезо-эврибионтов.

Предназначена для биологов, экологов, специалистов в области охраны природы, преподавателей и студентов биологических специальностей вузов, учителей.

ISBN 5-94808-090-0

ББК 28.5
УДК 58

- © Марийский государственный университет, 2003
- © Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2003
- © Национальный парк «Марий Чодра», 2003

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	8
Климат	8
Рельеф, геологическое строение	9
2. ИСТОРИЯ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА ЛЕСНОЙ ПОКРОВ	13
3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	23
4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПО РЕЛЬЕФУ	29
5. АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОСТРАНСТВА ЭКОТОПОВ И БИОТОПОВ	43
6. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (ТИПОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ)	52
7. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ	75
Сосудистые растения	75
Моховидные	80
8. СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ, ИХ СВЯЗЬ С ЛАНДШАФТОМ И ОСОБЕННОСТЯМИ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ	84
Сукцессионные процессы в растительном покрове на песчаных субстратах	84
Сукцессионные варианты лесного покрова, формирующиеся на базе основных эколого-ценотических комплексов	87
9. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛУГОВЫХ И ЭКОТОННЫХ СООБЩЕСТВ И ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН БАСЕЙНА Р. УБЫ	91
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	106
ПРИЛОЖЕНИЕ I	108
ПРИЛОЖЕНИЕ II	118
ПРИЛОЖЕНИЕ III	123
ПРИЛОЖЕНИЕ IV	128
ЛИТЕРАТУРА	130

ВВЕДЕНИЕ

Л.А.Жукова

Приближение глобального экологического кризиса – реальность наших дней. Под угрозой исчезновения находятся 30 тысяч видов растений, повсеместно деградирует почвенный покров, уменьшаются запасы пресной воды и площади лесных экосистем. Особое место занимает проблема сокращения биоразнообразия. Если до середины XX столетия один вид растений исчезал каждые 10 лет, то, начиная с 2000 года, одна популяция редкого вида будет уничтожаться каждый час, а каждую минуту – 23 га леса! Дальнейшая деградация биоты может привести к утрате целостности биосферы и ее способности поддерживать важнейшие качества среды, необходимые для жизни человека и других обитателей нашей планеты. В 1991 году конференция ООН и ЮНЕСКО, проходившая в Рио-де-Жанейро, объявила девяностые годы XX столетия *десятилетием* изучения биоразнообразия, а 2001 год – годом наблюдения за биоразнообразием. В 1992 году была подписана Конвенция о сохранении биоразнообразия, Россия ратифицировала ее в 1994 году. Российская Академия наук разработала Национальную стратегию и план действий по сохранению биоразнообразия, включающих четыре основных направления:

1. Оценка состояния и инвентаризация видового разнообразия всех царств биосферы на территории России.
2. Анализ структуры биоразнообразия биосистем надорганизменного уровня.
3. Мониторинг и выявление путей сохранения биоразнообразия.
4. Сохранение биоразнообразия и разумное использование его компонентов.

Биологическое разнообразие в настоящее время рассматривается как важный возобновляемый биологический ресурс, поскольку исследования последних десятилетий XX столетия выявили его высокую значимость для устойчивого и гармоничного

функционирования биосферы. Это заставляет рассматривать проблему биоразнообразия в следующих аспектах: таксономическом (для небольших территорий оно оценивается как α -разнообразие, в пределах крупных территорий – γ -разнообразие), популяционным (набор популяций и их структура) и экосистемном (набор и структурное разнообразие сообществ и экосистем в пределах исследованных территорий – β -разнообразие), экологическом (набор стено-, мезо-, эвривалентных фракций видов и стено-, мезо-, эврибионтных групп в составе фитоценозов).

Первый аспект – регистрация таксономического (видового) разнообразия в экосистемах (α -разнообразие) или в пределах более крупных объектов: особо охраняемых территорий, регионов (γ -разнообразие), включая перечни редких и исчезающих видов растений. Издание Красных книг во многом способствовало определению масштабов потерь биосферы и характеристике современного уровня биоразнообразия в разных регионах Земли. Однако эти работы ведутся крайне медленно и требуют существенного финансирования.

Второй аспект – популяционное разнообразие, включающее возрастные, онтогенетические, половые, биоморфологические, виталитетные, феноритмогруппы и группы по темпам развития, а также генетическую гетерогенность популяций (Ценопопуляции растений, 1988; Жукова, 1995, 2001; Жукова, Комаров, 1991).

Третий аспект предполагает регистрацию различных типов экосистем (биогеоценозов) с учетом их структурной организации, обследованных в конкретных регионах и, прежде всего, на особо охраняемых территориях: в заповедниках, национальных парках. Территория биогеоценозов маркируется границами фитоценозов, в совокупности формирующих растительный покров территории.

Четвертый аспект – анализ структурной организации экосистем и их компонентов, выделение эколого-ценотических групп, синузий, консорциев.

Пятый аспект – выделение экологических групп по отдельным факторам или их совокупности (стено-, эвривалентных фракций, стено-, эврибионтных групп).

Сообщества высших растений, как правило, изучены несколько лучше других компонентов экосистем: альгоценозов, зооценозов, микоценозов и микроценозов, однако степень их нарушенности чаще всего наиболее заметна и маркирует необратимые изменения биогеоценозов. Печальный результат антропо-

погенных воздействий – нарушение связей между элементами биогеоценоза, уменьшение биоразнообразия и биопродуктивности. Поэтому необходима продуманная организация мониторинга и стратегии сохранения и восстановления экосистемного разнообразия.

Первым шагом разработки системы мер для сохранения и поддержания биоразнообразия является его оценка для территорий с разными типами ландшафта. Заповедные участки растительного покрова служат хорошими тестовыми объектами для такой работы, поскольку именно на таких территориях есть возможность отработать подходы к охране и поддержанию биоразнообразия. С другой стороны, большинство заповедных территорий (во всяком случае, в европейской части России) образовано там, где человек длительное время вел свою хозяйственную деятельность. После введения режима заповедания в растительном покрове начинаются спонтанные процессы возобновления видовых популяций в соответствии с их биологическими свойствами и наличием потока зачатков (спор, семян и т.д.). С этих позиций оказывается весьма актуальным определить для той или иной территории не только современное биоразнообразие, но и выявить его динамические тренды в режиме заповедности.

Вышесказанным определялся выбор объекта для изучения биоразнообразия лесного покрова – Национальный парк «Марий Чодра» на территории Республики Марий Эл. В течение ряда лет при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (грант С-106) на территории национального парка сотрудники кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета совместно с Центром экологии и продуктивности лесов РАН проводили исследования растительного покрова.

Цель исследований – дать количественную оценку видового и типологического разнообразия лесной растительности Национального парка «Марий Чодра», выявить сходство и специфические черты наиболее распространенных типов леса и основные абиотические факторы, определяющие их структуру, в том числе ландшафтное разнообразие; провести экологический анализ луговых и экотонных сообществ и почвенного банка семян (ПБС) неразработанной поймы реки Убы.

Актуальность данного исследования определяется теми природоохранными задачами, которые стоят перед национальными парками как особо охраняемыми территориями. Важной проблемой является не только оценка биоразнообразия этих террито-

рий, но и понимание того, в каком направлении идут сукцессионные процессы в растительном покрове. Выявление таких динамических тенденций, возможно, прежде всего, на основе анализа биоразнообразия лесной и луговой растительности в широком спектре экологических условий.

Авторы выражают признательность Е.В.Ионову – лесничему Керебелякского лесничества, всем работникам и пожарному расчету лесничества за содействие в организации и проведении полевых исследований, а также студентам биолого-химического факультета Маргосуниверситета за помощь в сборе материалов.

1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

М.В.Бекмансуров

Национальный парк «Марий Чодра» расположен в юго-восточной части Республики Марий Эл на территории трех административных районов: Звениговского, Волжского, Моркинского. С востока на запад парк пересекает река Илеть – левый приток р.Золги, западнее п.Красногорский она сворачивает на юг и является западной границей парка. Национальный парк был организован в 1985 году на базе Мушмаринского и Кужерского лесхозов и занимает 36600 га.

Климат

Климат – умеренно-континентальный, характеризуется сравнительно жарким летом и морозной зимой с устойчивым снежным покровом. Средняя годовая температура воздуха в различные годы колеблется в интервале $+2 - +3^{\circ}\text{C}$. Средняя многолетняя месячная температура самого теплого месяца – июля составляет $+18,5^{\circ}\text{C}$, средняя многолетняя температура самого холодного месяца января $-13,6^{\circ}\text{C}$. Абсолютный минимум температуры воздуха достигал -52°C . Средняя продолжительность теплого периода года с температурой выше 0°C составляет около 200 дней. Территория парка относится к зоне неустойчивого увлажнения; отмечаются годы с достаточным, иногда избыточным увлажнением, а иногда и засушливые. В течение года осадки выпадают неравномерно: за теплый период (апрель-октябрь) – около 350 мм, за холодный (ноябрь-март) – около 150 мм. Самое большое месячное количество осадков отмечается в июле – 60-70 мм. За год их выпадает около 500 мм (Летопись..., 1996).

Вторжение холодных воздушных масс из полярного бассейна с северными, северо-западными и северо-восточными ветрами вызывает резкое падение температуры зимой, а весной и осенью – заморозки. Нередко вторгаются континентальные воздушные массы с юго-востока. Весной или летом они обуславливают засушливые условия, зимой – ясную, морозную погоду. Атлантические циклоны, выходящие с севера и северо-запада, несут продолжительные осадки, циклоны с юго-запада, юга и юго-востока – ливневые дожди летом, снегопады, сильные метели, а иногда снежные бураны – зимой. На территории района исследования часто происходят ветровалы и ветроломы. Были они и в июне 2000 года. Наиболее масштабные ветровалы отмечены в 1948 году (Абрамов, 1976).

Рельеф, геологическое строение

Территория национального парка относится к Илетскому возвышенно-равнинному ландшафтному району с развитием современного карста. Данная территория занимает южную часть Мари-Вятского увала и расположена в бассейне р.Илеть. Равнинные поверхности здесь сменяются куполовидными останцовыми поднятиями. Пересеченность усиливается ярусностью денудационных равнин, оврагами, балками, карстовыми поясами, долинами рек. Густота овражно-балочной сети колеблется в пределах 100-1300 м/км². Гидрографическая сеть представлена р.Илетью и ее притоками. Много озер карстового генезиса. Болота развиты в основном в долинах рек и занимают 92,8% от площади всех имеющихся в районе болот. На водораздельных, слабо расчлененных равнинах плотные глины, подстилающие флювогляциальные пески создают условия для развития болот переходного и верхового типа. Сложное распределение тектонических поднятий Марийско-Вятского увала с выходом карстующихся известняков близко к поверхности, распространение равнинных денудационных поверхностей с глубоким эрозионным расчленением, широкое развитие аккумулятивных равнин с характерными зандровыми формами рельефа обуславливают сложность и многообразие морфологических ландшафтных единиц. В районе выделены следующие типы местности: зандровые, надпойменно-террасовые, останцово-водораздельные, плакорные, пойменные, склоновые (Васильева, 1979). Природные комплексы суффозионно-карстового генезиса распространены на всей данной территории и придают ландшафтному району индивидуальность и целостность.

Для этой территории характерны древние плейстоценовые балки, часто с вторичным врезом современных оврагов. Крутые склоны речных долин расчленены молодыми оврагами, вскрывающими коренные породы. На юге района встречаются бугристо-западинные формы рельефа. На севере преобладают покровные суглинки, на юге – покровные суглинки чередуются с площадями, покрытыми золовыми песками. Залесенность Илетского возвышенно-равнинного ландшафтного района составляет 42,7%. Район освоен неравномерно, что связано с чередованием ареалов супесчаных и суглинистых отложений, а также со своеобразными формами рельефа (Севостьянова, 2000).

В геологическом строении территории принимают участие отложения двух систем: пермские коренные породы и четвертичные (Добрынин, 1933; Васильева, 1973). Верхнепермские

отложения подразделяются на казанский и татарский ярусы. Казанский ярус распространен повсеместно на глубине около 100 м. В состав этих отложений входят доломиты, известняки и песчаники с прослойками глин, алевролитов и гипсов. Мощность отложений составляет 100-200 м. Породы казанского яруса отличаются большей пористостью и меньшей стойкостью к процессам размыва, чем пласты татарского яруса. Поэтому казанский ярус создает более расчлененный рельеф, с крутыми склонами и карстовыми образованиями, что особенно типично для поднятий Марийско-Вятского увала: Каменной Горы, Катай-Горы, Большого и Малого Карман-Курыка, Кленовой Горы.

Татарский ярус пермской системы состоит из пестроцветных мергелей (природной смеси глины, извести, песчаников): бурых, вишнево-красных, зеленовато-серых глин, песков и конгломератов. В нижней части яруса также встречаются прослой известняков, доломитов и гипса. В измененном виде породы татарского яруса принимают участие в почвообразовании как материнские и почвообразующие породы. Однако на большей части территории парка главным субстратом для формирования почв послужили отложения четвертичного периода.

Четвертичные отложения по генетическим признакам подразделяются на аллювиально-водноледниковые, аллювиальные, золовые, покровные и болотные образования. Аллювиально-водноледниковыми отложениями сложены надпойменные террасы рек. Литологический состав представлен разнозернистыми песками, от крупно- и средне-зернистых в нижней части разреза, до мелких - в верхней. В песках встречаются прослойки супесей и суглинков и включения гравия и гальки. Суммарная мощность толщи колеблется от 2 до 20 м (Технико-экономическое..., 1985). Современные аллювиальные отложения распространены в поймах рек, представлены песками, местами иловатыми, супесями и суглинками различной мощности. Болотные торфяники мощностью от 0,5 до 6 м широко представлены в пределах парка. В основании торфа залегают суглинки и пески (Природа Марийской АССР, 1957; Смирнов, 1968).

В геоморфологическом отношении территория парка неоднородна. Участок субмеридианального течения р.Илеть ниже слияния с р.Юшут (западная часть национального парка) расположен в геоморфологическом районе песчаной равнины левобережья Волги. Равнина сложена толщей зандровых и древнеаллювиальных песков. Характер рельефа - дюнный, холмисто-западинный. Восточная часть территории национального парка относится к Средне-Илетскому карстово-озерному геоморфологическому

району, для которого характерно преимущественное развитие карстовых форм рельефа на мергелистой толще и гипсах казанского яруса и отдельных выходах известняковой толщи татарского яруса. Это южное окончание зоны Марийско-Вятского увала, несколько пониженное, распадающееся на группу островных возвышенностей, разделенных обширными низинами. Все возвышенности имеют абсолютные отметки более 150 м, крутые или сильно покатые со всех сторон, их общая форма близка к эллипсоидно-свободной. Долины рек глубоко врезаны, абсолютные отметки в их пределах не превышают 75 м (Смирнов, 1968). Здесь выделяются четыре геоморфологических подрайона (Васильева, 1979): 1) южное подножие Моркинской возвышенности (севернее р.Илеть с Керебеляжской островной возвышенностью); 2) долина р.Илеть; 3) Кленовогорская возвышенность (центральная часть парка); 4) Сотнурская возвышенность (крайний восток территории парка). Наши исследования проводились в 1-м и 3-м подрайонах.

Керебеляжская островная возвышенность вытянута на 5 км в длину и имеет ширину около 2 км. Абсолютная высота достигает здесь 166,4 м над уровнем моря. Специфической чертой является относительно близкое залегание коренных карбонатных пород. У подножья крутого восточного склона расположена группа озер карстово-провального происхождения (Ергеж-ер, Куж-ер, Шуть-ер). Эти озера имеют крутые и высокие (до 20-25 м и более) берега.

В центральной части национального парка расположена Кленовогорская возвышенность свободно-останцевого характера. Возвышенность сложена хорошо карстующимися верхнепермскими известняками, мергелями и гипсами, что приводит к широкому развитию разнообразных карстовых форм: многочисленных провально-карстовых озер глубиной до 30 м с крутыми и высокими берегами (Мушан-Ер, Глухое), провальных воронок, просадочных блюдечек и т.д. Кроме карстовых форм рельефа на Кленовогорской возвышенности наблюдаются и эоловые формы – залесенные пологосклонные (крутизной до 15°) дюны с мягкими очертаниями на флювогляциальных песках и супесях. В целом характер рельефа холмисто-западинный (Порфирьев, 1981).

Республика Марий Эл расположена на рубеже зональных (южно-таежная-хвойно-широколиственная подзоны) и долготных (Европейская и Западно-сибирская флористические провинции) природных регионов. Исследованная территория входит в Европейскую провинцию, Прибалто-Волго-Днепровский округ, Южный ботанико-географический район (Абрамов, 2000).

На территории парка преобладает лесная растительность, где наибольшую долю составляют сосновые леса (50,1%). До создания национального парка здесь проводились сплошные и выборочные рубки, а на освободившейся территории создавались культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*)¹. В связи со значительной долей сосны и преобладанием песчаных почв пожары были одним из важных факторов динамики лесного покрова. Сильные пожары были отмечены на исследованной территории в 1921 году (Абрамов, 1976). Лесные пожары 1972 года также захватили территорию, которую сейчас занимает национальный парк.

На значительной части территории Керебелякского лесничества в течение 15 лет существует заповедный режим охраны. За этот период антропогенное влияние резко снизилось и начались активные процессы восстановления лесного покрова.

¹ Полные научные названия сосудистых растений даны по сводке С.К.Черепанова (Черепанов, 1995) и приводятся в Приложении I.

2. ИСТОРИЯ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА ЛЕСНОЙ ПОКРОВ

М.В.Бекмансуров, Ю.А.Дорогова, Т.А.Полянская, М.Г.Сафин

Растительный покров территории национального парка в течение длительного времени подвергался влиянию хозяйственной деятельности человека. По территории парка протекают сравнительно крупные реки Илеть и Юшут, имеющие многочисленные мелкие притоки. Условия ландшафта с возвышенностями, приречными долинами и лесными массивами создавали в этом районе благоприятные условия для жизни человека еще с древности. Кроме того, юго-западная часть парка располагается недалеко от Волги, крупнейшей речной артерии, связывающей древние культуры. Перечень памятников, расположенных в пределах Национального парка «Марий Чодра», в охранной зоне и прилегающих районах, довольно обширен и различен по своим временным характеристикам и типологии. Они относятся к периодам от неолита до позднего времени и представлены поселениями или культовыми сооружениями – могильниками, мольбищами, жертвенниками (Никитин, 1975, 1994; Никитин, Соловьев, 1990; Иванов, 1991; Соловьев, 1996).

В эпоху палеолита, вероятно, большая часть Марийского края представляла собой приледниковую зону с характерной перигляциальной растительностью тундрово-степного характера с редкими лесными сообществами из сосны, лиственницы, ели. Первые поселения человека относят к вюрмской стадии оледенения. Древний человек у деревни Юнга-Кущерга (близ села Еласы) появился, вероятно, в самом конце палеолита, примерно 30-20 тысяч лет назад (Халиков, Архипов, 1959; Архипов, 1976). Среди крупных животных встречались лось, северный олень, лошадь, медведь, носорог и мамонт. Люди охотились, занимались собирательством, т.е. были заняты присваивающим типом хозяйства. В то время население было малочисленным, а занятие загонной и облавной охотой не могло вызвать необратимых изменений в природе (Васильева, 1979).

На протяжении неолита (5-3 тыс. лет до н.э.) климат постоянно менялся. При повышении уровня воды в реках и озерах человек вынужден был селиться на высоких дюнах боровых террас, а при понижении – в низинах, на дюнах речных пойм. Люди жили небольшими родовыми коллективами, занимались охотой и рыболовством. В результате повышения производительности

сти труда за счет появления каменных топоров увеличилось влияние человека на природный мир. Однако стоянки древнего человека в это время не имели постоянного месторасположения и воздействия на природу были незначительными.

К эпохе бронзы сложились более прогрессивные отрасли хозяйства: скотоводство и земледелие. С этого времени стало сказываться влияние человека на природу (Смирнов, 1956; Васильева, 1979). Эпоха железа, начавшаяся в I тысячелетии до н.э., характеризуется сосредоточением населения по побережьям крупных рек – Волги, Вятки и Ветлуги. Это объяснялось благоприятными природными условиями для ведения скотоводческо-земледельческого хозяйства (Халиков, Архипов, 1959). В целом развитие скотоводства и земледелия потребовало увеличения пастбищ, расширения посевных площадей, что в условиях местных ландшафтов могло быть решено только за счет сведения лесного покрова. Первоначально уничтожались леса в речных долинах и на пологих склонах водоразделов правобережья Волги. В тот период население левобережья занималось в основном промысловой охотой и животноводством, оказывая тем самым меньшее воздействие на природные ландшафты (Васильева, 1979).

К IX-X векам население продолжало осваивать территории от Ветлуги на восток к бассейну Вятки. Ведущую роль в жизни людей заняли земледелие и скотоводство. Первый тип хозяйственной деятельности был основан на подсечном способе разработки земли, при котором использовались железные топоры. Наряду с этим население занималось охотой и рыболовством. В IX-XI веках древние марийцы имели высоко развитые ремесленные производства (например, кузнечное дело), требовавшие большое количество дров и, следовательно, увеличения рубки леса (Халиков, Архипов, 1959).

Севостьянова Л.И. (Севостьянова, 2000), анализируя данные об освоении территории Республики Марий Эл, выделила четырехстадийную систему земледелия:

- 1) подсечно-огневое земледелие – с III-II вв. до н.э. до XVII века;
- 2) лесной перелог – с XVII до конца XVIII века;
- 3) трехполье – с середины XVIII до начала XX века;
- 4) плодосмен – с начала XX века до настоящего времени.

Первые две сохраняли лесной покров, но меняли его состав, при этом изменения носили мелко-контурный характер – площади были небольшими и постоянно перемещались, что, в общем,

соответствовало масштабу природных внутриценотических сукцессий. Третья и четвертая системы земледелия приводили к уменьшению лесопокрытой площади и более глубоким сукцессионным изменениям, при этом трехполье представляло собой мелкоконтурное хозяйство, а плодосмен – крупноконтурное, что соответствует уровню катастрофических природных процессов.

В XII-XIII веках в левобережье Марийского края началось интенсивное сокращение лесного покрова, что, прежде всего, связано с переселением сюда части населения правобережья. На данной территории стало развиваться пашенное земледелие. Это повлекло за собой интенсивное сведение лесов на юго-восточных и востоке.

Со второй половины XVI века значительно усилилось антропогенное влияние на ландшафтную структуру Марийского края. С 1712 года началась интенсивная вырубка лесов, когда Марийский край стал поставлять корабельные леса в Петербург. Выгодное положение лесного марийского массива в зоне сплавных притоков Волги и удобная связь с низовыми районами Поволжья широко использовались лесопромышленниками, которые хищнически истребляли древесные ресурсы в нижнем и среднем течении Ветлуги, Рутки, Илети, Большой и Малой Кокшаги. Вследствие этого постепенно стали возникать сплошные безлесные пространства. Одновременно с этим шло усиление полеводства в районе, но успешности и несвоевременности работ вели к ухудшению плодородия почвы. Все это вызвало усиленную динамику ландшафтообразующих компонентов. На месте коренных лесов возникали производные, в травянистом ярусе получили распространение ксерофильные виды. На безлесных склонах речных долин формировались природные комплексы эрозионного генезиса (Водовозов, 1956; Васильева, 1979).

В течение X-XVI веков правобережье, юго-восточные и восточные районы левобережья Волги определялись как земледельческие, где поля создавались за счет сведения лесных массивов. Вырубка, сжигание, выпас скота препятствовали его возобновлению. Нарушение естественного растительного покрова повлекло за собой эрозионные процессы, понижение уровня грунтовых вод, иссушение территории. Западные и центральные районы левобережья в этот период остаются преимущественно лесными. Основными занятиями населения здесь являлись охота и рыболовство. Однако применение подсечно-огневого способа земледелия на месте сосняков вызвало и здесь усиленный процесс смены лесного покрова (Васильева, 1979).

В XVII-XVIII веках основным хозяйственным занятием марийцев также являлось земледелие. Вслед за ним по важности и значимости выступало домашнее животноводство. Обычно лошадей, коров и овец летом пасли на паровых залежах, лугах, оврагах, на расчищенных от леса территориях. Часть населения добывала смолу, деготь, собирала лесные орехи, лесные ягоды, хмель, лекарственные растения. Все еще имела значение традиционная добыча пушнины и рыбная ловля. Древнейшее занятие марийцев – бортничество, во второй половине XVIII века стало постепенно переходить в пасечное пчеловодство. Таким образом, каждый крестьянский двор того времени был связан с товарно-денежными отношениями (Иванов, 1993).

Со второй половины XIX века в Марийском крае стали проникать совершенно новые производства. Повсеместно началось изготовление корзин из ивовых прутьев, гнутой мебели из черемухи² и лещины, лаптей и т.п. (Водовозов, 1956). Все это приводило к сокращению популяций используемых растений (липы, лещины, корзиночной ивы). Развитие транспортных путей в Марийском крае усиливало антропогенное влияние на природу, а также являлось одной из причин распространения пожаров. К концу XIX века в результате хозяйственной деятельности человека на многих территориях края происходило разрушение почвенного покрова, а также утрата его способности создавать прочный запас влаги. Вследствие этого усиливался плоскостной смыв, сокращалась мощность почвенного горизонта (Васильева, 1979). Во второй половине XIX и начале XX века Марийский край выступал главным образом в роли поставщика сырого леса. Так за период с 1820 по 1917 годы в юго-западной части края лесная площадь сократилась почти в два раза. Существует мнение, что практически никаких лесоустроительных мероприятий при этом не проводилось (Водовозов, 1956). Однако проведенные нами исследования архивных материалов показали, что это не так.

На рубеже XIX-XX веков в Лушмарской казенной даче Лушмарского лесничества Царевококшайского уезда Казанской губернии (большая часть этой дачи находилась на территории, ныне занятой Национальным парком «Марий-Чодра») велось плановое лесопользование. Проводились работы, связанные с рубкой и сбытом леса, сбором семян сосны и ели, желудей дуба, их посадкой и уходом за культурами (Годовой отчет..., 1896; Годовой отчет..., 1898; Годовой отчет..., 1899; Лесоустроительный

² В этом разделе названия растений приводятся в том виде, в каком они даны в литературе и документах, использованных при его написании.

отчет..., 1902). Заготовки древесины велись тогда, главным образом методом сплошных рубок. Ширина сплошных лесосек составляла не более 25 саженей³ в хвойных насаждениях и не более 50 саженей – в лиственных, что способствовало естественному возобновлению леса на вырубках. При этом оборот рубки составлял 120 лет для сосны, ели и дуба; 80 лет для липы, 60 лет для березы, осины, клена, вяза, ильма. Очевидно, что сплошные рубки с указанными оборотами возможны только в том случае, если возраст древостоя примерно одинаков. Достичь этого можно только посадками или естественным возобновлением на лесосеках или пожарах соответственно 120-, 80- и 60-летней давности. К сожалению, мы не располагаем документами более раннего периода, но кажется очевидным, что лесоустроительные работы и плановое лесное хозяйство на исследованной территории ведутся как минимум с конца XVIII – начала XIX века.

Масштабы лесохозяйственных работ в Лушмарской казенной даче в конце XIX – начале XX веков отражают выдержки из годовых отчетов и лесоустроительного отчета. «...Размер годичной нормальной лесосеки для хвойных и дуба по данным за 14 лет со времени прошлой ревизии (1888 г.) равнялся 207,56 десятин (дес.)⁴ в год; для липы 23,28 дес. в год; для других лиственных пород 22,9 дес. в год, хотя проектировалось 408,08 дес. в год. ...На последующие 10 лет назначить к ежегодной сплошной рубке: по 308, 4 дес. – хвойных пород и дуба, по 43,04 дес. – липы, по 54, 18 дес. – других лиственных пород. Итого – 405,69 дес. в год, а за десятилетие – 4056,7 дес. ... Для промежуточного пользования на будущее десятилетие назначить:

а) выборку единичных перестойных деревьев сосны, ели и дуба толщиной 14 вершков⁵ на высоте груди в средневозрастных и припевающих насаждениях;

б) уборку сухостоя, годного к сбыту, ветровала и всякого мертвого леса, а также корчевку пней на смолокурение;

в) прочистку молодняка на площади 345,1 десятины с целью восстановления сосны, ели и дуба, вытесняемых мягколистными породами;

г) эксплуатацию примеси липы в хвойных и дубовых насаждениях.

...На необлесившихся сосновых гарях площадью 323,3 дес., на безлесных прогалинах в хвойных и дубовых насаждениях 23,5 дес.,

³ 1 сажень = 2,1336 м.

⁴ 1 десятина = 10925,4 м² = 1,09 га.

⁵ 1 вершок = 4,45 см.

05-02359

на необлесившихся лесосеках хвойных и дубовых насаждений площадью в 1132,7 дес. и на всех вырубках будущего десятилетия производить соответствующие культуры» (Лесостроительный отчет..., 1902).

Срубленный лес, преимущественно в зимнее время, по квартальным просекам и лесным дорогам вывозился к сплавным рекам – Илсти и Юшуту. По этим рекам сплав осуществлялся только в период паводка: по Юшуту – молевой сплав, а по Илсти – в плотах (Годовой отчет..., 1896). Рынками сбыта являлись крупные поволжские города: Казань, Царицын, Астрахань. Часть леса доставлялась в Казань по Царевококшайско-Казанскому почтовому тракту, который проходил по территории дачи и лесничества (Лесостроительный отчет..., 1902).

Лес не только рубили, но и высаживали. «...Посажено дуба – 1 дес. на сумму 6,30 руб., сосны – 1 дес. на сумму 39,81 руб.» (Годовой отчет..., 1898). «...Собрано семян сосны 57 и 3/8 фунта,⁶ получено из других лесничеств 20 фунтов» (Годовой отчет..., 1899). «...Посеяно сосны на 16,1 дес., подсеяно – на 3,0 дес.» (Годовой отчет..., 1900).

Наряду с созданием культур осуществлялись и другие виды хозяйственной деятельности. «...Для промежуточного пользования на будущее десятилетие назначить: а) выборку единичных перестойных деревьев сосны, ели и дуба толщиной 9 вершков и более на высоте груди в средневозрастных и приспевающих насаждениях; б) уборку сухостоя, годного к сбыту и всякого мертвого леса, а также корчевку пней на смолокурение; в) прочистку молодняков на площади 345,1 десятин с целью восстановления сосны, ели и дуба, вытесняемых мелколиственными породами. На необлесившихся сосновых гарях 1888 г. площадью 323,3 дес., на безлесных прогалинах в хвойных и дубовых насаждениях площадью в 1132,7 дес. и на всех вырубках будущего десятилетия – производить соответствующие культуры» (Лесостроительный отчет..., 1902). В таблице 1 приведены данные, показывающие изменение соотношения древесных видов в лесах исследованной территории, которые произошли за последние 100 лет.

По данным лесоустройства 1902 года, доля дуба в широколиственных лесах на некоторых участках Керебелякской возвышенности (сейчас это кварталы 17, 25, 35) достигала 5/10: «...5/10 дуба 140-160 лет, 1/10 клена, ильма, вяза 60-80 лет, 1,10 липы 60-80-лет, 2/10 осины 80-100 лет, 1/10 ели 100-120 лет».

⁶ 1 фунт = 0, 4095 кг.

В кварталах 11, 15 дуба было до 4/10. Входил он и в состав насаждений с доминированием ели: «...4/10 ели и пихты 100-120 лет, 2/10 дуба 140-160 лет, 2/10 клена, ильма, вяза 60-80 лет». На Кленовой горе также были похожие участки, но в большинстве широколиственных и хвойно-широколиственных лесов уже 100 лет назад наблюдалось доминирование липы. Вероятно, дуб здесь вырубали более интенсивно, и связано это, скорее всего с тем, что здесь проходил Казанский тракт, а у подножия возвышенности – протекает р.Илеть. Тем не менее, в кварталах 29, 30 нынешнего Кленовогорского лесничества в 1902 г. еще встречались насаждения с доминированием дуба и ели, а на одном из участков площадью в 12 десятин преобладающим видом была пихта.

Таблица 1

Соотношение лесов по преобладающим видам деревьев в Лушмарской казенной даче и в Национальном парке «Марий Чодра»

Вид	Лушмарская казенная дача, 1902 г.		НП Марий Чодра, 2002 г.	
	площадь, га	%	площадь, га	%
Сосна обыкновенная	14790	50,26	16846	50,12
Береза (повислая и пушистая)	628	2,13	8992	26,76
Липа сердцелистная	1988	6,75	2628	8,24
Осина	257	0,87	1790	5,32
Ель*	9597	32,61	1548	4,6
Ольха черная	452	1,54	916	2,73
Дуб черешчатый	1576	5,36	581	1,73
Ивы	данные отсутствуют		141	0,48
Пихта сибирская	данные отсутствуют		15	
Лиственница сибирская	8		0	0
Клен остролистный	10		142	0,48
Вяз (шершавый и гладкий)	10		данные отсутствуют	

* На исследованной территории произрастает гибридная форма ели *Picea x fennica* (Regel.) Kom.

Анализ таблицы 1 свидетельствует о резком сокращении участия ели и дуба в составе древостоя за последние 100 лет. По-видимому, интенсивная рубка не сопровождалась должной заботой о возобновлении этих видов, в особенности дуба. Так, в хозяйственном плане Лушмарского лесничества на 1921 год

был запланирован сбор 300 пудов шишек, посев сосновых и еловых семян на площади 5 десятин (Хозяйственный план..., 1921) При этом отсутствуют какие-либо сведения по дубу (сравните с данными 1898-1902 гг.). Возможно, что слабое внимание к искусственному возобновлению дуба объяснялось трудностями сбыта: «...Крупный хвойный лес сплавляется до Казани, Царицына, Астрахани. Мелкий лес: строевой, поделочный и дровяной находит только ограниченный местный сбыт в ближайших черемисских селениях. ... Дуб в даче благодаря неправильности и суковатости ствола преимущественно дровяного качества. В молодости и до 120 лет он пригоден для разных изделий местных рынков, но чем дольше, тем больше теряет свою хозяйственную ценность. До 140 лет – небольшой процент фаута и попадаются неповрежденные морозобоем деревья, пригодные для выделки клепки» (Лесостроительный отчет..., 1902).

По словам лесничего Керебелякского лесничества Е.В.Ионова, практически весь дуб на территории нынешнего национального парка был вырублен в период Великой отечественной войны и послевоенные годы. По этой причине, а также из-за недостатка внимания к культурам дуба черешчатого при плохом его естественном возобновлении, популяция этого вида сейчас находится в плачевном состоянии, особенно на водоразделах. Лишь изредка встречаются исполины с диаметром ствола более 1 м и высотой около 25 м средневозрастного, старовозрастного и субсенильного онтогенетического состояний. Молодые генеративные особи встречаются еще реже.

Из таблицы 1 видно, что за последние 100 лет в древостое резко возросла доля березы, которая, очевидно, замещала ель. Эта тенденция отмечена для всего лесного покрова Республики Марий Эл и Волго-Вятского региона в целом и связана, прежде всего, с деятельностью человека (Денисов, 2002).

Естественное возобновление ели в елово-широколиственных лесах было затруднено из-за отсутствия соответствующего субстрата. Известно, что ель хорошо возобновляется на гниющей древесине – пнях и колодах (The Last..., 2001). Однако пни выкорчевывали на сырье для смолокурень, а сухостой и валеж собирали на топливо для них. В черте дачи Лушмарской дачи в 1902 году было 27 временных смолокуреньных заводов местных крестьян. «На смолокурнях сжигают около 1500 куб. сажень мертвого леса в год. Следовало бы увеличить количество смолокурень, так чтобы большее количество мертвого леса использовалось как топливо для них...» (Лесостроительный отчет, 1902). Остатки этих смолокурень и сейчас можно обнаружить в разных

уголках национального парка. Если еще учесть, что мертвый лес использовался местным населением в качестве основного источника топлива, то становится очевидной причина постоянного снижения количества ели в древостое – отсутствие возобновления.

В таблице 2 приведены данные таксационных описаний по некоторым участкам Керебелякского лесничества, демонстрирующие продолжение тенденции снижения участия ели в древостое елово-широколиственных и широколиственных лесов во второй половине XX века.

Рубка леса на этих участках не велась. Естественное выпадение ели из древостоя при отсутствии ее возобновления из-за мощного живого напочвенного покрова, представленного главным образом широкотравьем, привела к замене хвойно-широколиственных лесов липняками.

Таблица 2

**Изменения в составе древостоя на некоторых участках
Керебелякского лесничества по данным
таксационных описаний разных лет**

Квартал / выдел.	1966 г.	1977 г.	1984 г.	1994 г.
21/1	8Лп2ЕедБ, Кл, Д, П(65)+Е(100)* едД(200) едС(150)	8Лп2Е	7Лп2Е1Б	9Лп1Е
21/8	8Лп2ЕедБ, Кл, Д, П(65)+Е(100) едД(200)едС(150)	6Лп3Б1Е	4Е3Лп2Б 1Ос	9Лп1Е
30/12		5Е4Лп1Б+ Д	4Е3Лп2Б 1Ос+С	4Е3Лп2Б1 Ос+С едС(140)
30/10	5Лп+Д(80)+100 3Б(60)+80 2Е+П(100)+200	5Лп3Б2Е+ Д+Кл	6Лп3Б1Е	6Лп4Б+Е
30/2	5Е+П(100)+60 4Лп(80)+100 1Б(55)+80	5Е4Лп1Б+ Д	4Е4Лп2Б+ Ос	7Лп3Е+Б

* Лп – липа сердцелистная, Б – береза (повислая+пушистая), Кл – клен остролистный, Д – дуб черешчатый, П – Пихта сибирская, С – Сосна обыкновенная, Е – ель финская, ед – встречается единично.

Важным фактором формирования породного состава лесов на территории Республики Марий Эл являются пожары. Крупные лесные пожары в Марийском крае за XIX-XX века были в 1815, 1823, 1848-1854, 1891, 1921, а затем в 1937 и 1972 годах (Дени-

сов, 1976). В результате массовых пожаров 1921 года огнем был уничтожена 1/4 лесной площади Марий Эл. Лесные пожары 1972 года охватили территорию республики на площади 180 тысяч га, из них покрытую лесом – 171,3 тысяч га, в том числе хвойных – 106 тысяч га, или 62% (Тресцов, 1976).

Пожары вызывали глубокие изменения лесных биогеоценозов. Нарушения касались древесного яруса, подлеска, живого напочвенного покрова, фауны, почвенной сферы. В большинстве случаев сгорал самый плодородный горизонт лесных почв – подстилка, а вместе с ней и все живое население этого наиболее биологически активного слоя. Пожары поразили в основном деревья в возрасте 35-50 лет, которые возобновлялись на горячих полянах 1921 года (Данилов, 1976).

Наибольшие потери лесов испытали районы Республики Марий Эл с более высоким плодородием почв – правобережье с дерново-подзолистыми почвами широколиственных лесов на лесовидных суглинках и восточная часть левобережья с дерново-слабоподзолистыми суглинистыми почвами хвойных лесов на коренных (пермских) карбонатных породах. Не обошли пожары и территорию национального парка (Лесостроительный отчет, 1902; Хозяйственный план..., 1921).

Таким образом, сравнительный анализ архивных материалов и нынешнего состояния лесов свидетельствует о том, что большая часть лесов Национального парка «Марий Чодра» (а, возможно, и все) претерпели сильные изменения в результате хозяйственной деятельности человека и являются производными в той или иной степени.

3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, М.В.Бекмансуров

Основными этапами оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова являются:

- выбор единиц растительного покрова, обязательная их территориальная привязка с целью получения сопоставимых результатов для разных географических точек;

- характеристика экологического пространства местообитаний по балловым оценкам с помощью компьютерного комплекса Ecoscale, созданного (Ханина, Заугольнова и др., 1995) на базе экологических шкал Л.Г.Раменского (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) или результатам непосредственных измерений экологических параметров, оценки стено-, мезо-, эвривалентности видов луговых и экотонных сообществ;

- использование диапазонных шкал Д.Н.Цыганова (1983) для расчета экологических валентностей, индексов экологической толерантности видов, определение относительного участия стено-эврибионтных групп в составе фитоценозов бассейна реки Убы;

- подбор и оценка параметров видового (таксономического), экосистемного и экологического разнообразия для выбранной территории; построение спектрограмм для групп фракций других множеств биосистем надорганизменного уровня;

- анализ факторов, определяющих динамику биоразнообразия растительности при спонтанном развитии лесных сообществ в условиях заповедания;

- формирование представлений о потенциальном составе растительного покрова в зависимости от местообитания, ПВС и сопоставление с современным его состоянием.

В качестве территориальных единиц, отражающих структуру ландшафта, нами использованы: речной бассейн малой реки Убы, расположенный на заповедной территории национального парка в его северной части, а также Кленовогорская возвышенность, расположенная в центральной части парка и являющаяся самой высокой его точкой.

Для исследования биоразнообразия лесного покрова проведены геоботанические описания. На площадках размером 10×10 м учтены сосудистые растения с указанием обилия по ярусам,

мохообразные и лишайники – с разделением по микросайтам (на почве, на стволах живых деревьев, на вывалах и т.д.). Одновременно для каждой площадки определялись: мощность подстилки, органогенного горизонта (гумусового или торфяного) и собирались пробы почв в слое 0-5 см для потенциометрического определения водной вытяжки рН.

В сборах мохообразных и лишайников принимали участие Г.А.Богданов, М.В.Бекмансуров, Ю.Г.Суетина, Ю.А.Дорогова, а также студенты биолого-химического факультета Маргосуниверситета. Определение мохообразных проводил инженер мониторинга заповедника «Большая Кокшага» Г.А.Богданов. Определение лишайников, собранных в 2000 г. проводили Ю.Г.Суетина и Г.А.Богданов. Сборы лишайников 2001 года определены Г.А.Богдановым.

В пределах исследованной территории были выделены типы экотопов по положению в рельефе, характеру земной поверхности и типу почв (рис. 2-4). *Экотоп* – это абиогенная среда местообитания, т.е. экотоп соответствует некоторой территории, свойства которой зависят от совокупности экологических режимов, определяемых абиотическими (косными) факторами среды: положением в рельефе, почвообразующими породами, специфической геологических и гидрологических условий. Приоритет такой трактовки принадлежит Н.Г.Высоцкому (1915), Л.Г.Раменскому (1952), В.Н.Сукачеву (1964). В таком же понимании этот термин использован В.С.Ипатовым (Ипатов, 1990).

Для выделения и характеристики экотопов использовали картографический материал, проводили съемку местности нивелированием, а также вели почвенные исследования. Нивелирование осуществляли вдоль трансект, по которым располагались площадки геоботанических описаний. Для проведения нивелирования был использован нивелир НВ-1. Построены почвенно-экологические профили с указанием расстояния и высоты относительно начальных точек.

В каждом из экотопов исследованные участки были поделены по типам биотопов. Понятие биотопа мы принимаем в том смысле, который был предложен В.С.Ипатовым (Ипатов, 1990). *Биотоп* представляет собой участок земной поверхности (среды обитания), условия которой преобразованы специфическим воздействием видов-эдификаторов. Поскольку в лесном покрове эдификаторами (средообразователями) являются, прежде всего, деревья, мы сочли возможным давать названия биотопов по доминантам древесного полога. В качестве разных биотопов выделены: еловый (pic), сосновый (pin), мелколиственный (bp), сме-

шанный с участием липы (mixt), широколиственный (til) и смешанный сосновый с участием, ели и мелколиственных пород (mixr).

Для оценки видового разнообразия лесного покрова использованы территориальные единицы – *фитохоры*. Этот термин принадлежит Б.М.Норину (Норин, 1970). Фитохоры представляют собой территориальные (а не абстрактные) единицы лесного покрова и являются объектами картирования. Состав фитохор может быть неоднородным в разной степени.

В нашем исследовании предлагается следующая иерархия фитохор: 1) фитохоры первого порядка, соответствующие одному типу биотопа; 2) фитохоры второго порядка, соответствующие одному типу экотопа; 3) фитохоры третьего порядка, сходные по константным видам и эколого-ценотической структуре, т.е. фитохоры в ранге синтаксонов растительности.

Эколого-ценотическая структура определялась на основе соотношения следующих групп видов: неморальной (Nm), бореально-таежной (Br), бореально-борово́й (Pn), нитрофильной (Nt), березняковой (Be), болотной (Wt), луговой (Md). Из-за незначительного участия луговых видов в сложении исследованных фитоценозов мы не подразделяем их на группы сухолюбиво- и влажнолуговых. Выделение эколого-ценотических групп осуществлено с помощью справочной базы данных, созданной на основе работ Г.М.Зозулина (1973) и А.А.Ниценко (1969) в сочетании с экспертным уточнением, которое осуществлено О.В.Смирновой и Л.Б.Заугольной. Список видов растений с указанием принадлежности к эколого-ценотической группе представлен в Интернете на сайте <http://www.jcbi.ru/prez/prez5.shtml> (Сохранение..., 2002).

Для целей классификации лесной растительности проведена непря́мая ординация описаний в абстрактных осях варьирования с помощью метода соответствий с удаленным трендом (Detrendent Correspondence Analysis, DCA – Jongman et al., 1987).

Для каждой площадки на основе геоботанических описаний с использованием экологических шкал Д.Н.Цыганова (1983) получены балловые оценки по следующим экологическим факторам: увлажнению – Hd, трофности почв – Tr, обеспеченности азотом – Nt, кислотности – Rc, освещенности – Lc. Для этой цели использовали компьютерную программу «ECOSCALE» (Заугольная и др., 1995).

Проведен нетрадиционный экологический анализ луговых сообществ бассейна р. Убы, определены экологические валентности (ЭВ) входящих в них видов. Они рассчитываются как отно-

шение числа ступеней конкретной шкалы Д.Н.Цыганова (1983), занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в ступенях (баллах). Таким образом, мы получаем величину относительной ЭВ вида, равную доле диапазона ступеней конкретного вида от всей шкалы, принимаемой за единицу или 100%.

В основе предлагаемого нами нового принципа определения стено-эвривалентности каждого вида (Жукова, 2003) лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, а эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентные. Соответственно любая совокупность ценопопуляций видов (фитоценоз, экологическая группа, синузия и др.) может быть разделена на 3 соответствующие фракции и представлена спектрами или диаграммами, демонстрирующими относительное участие стено-мезо-эвривалентных фракций. Таким образом, каждый вид, включенный в шкалы, обладает набором величин – показателей относительной валентности, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов (шкал). Если соотнести сумму ЭВ с суммой шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен 1, то мы получим меру стено-эврибионтности по сумме экологических факторов, или индекс толерантности вида (I_T). Он рассчитывается по формуле:

$$I_T = \Sigma \text{ЭВ} / \Sigma \text{шкал} \quad (\text{в долях или } \%), \quad (\text{Жукова, 2003}).$$

Далее по индексу толерантности в отношении совокупности рассмотренных факторов можно выделить 5 групп толерантности: стенобионтные (СБ), гемистенобионтные (ГСБ), мезобионтные (МБ), гемизврибионтные (ГЭБ), эврибионтные (ЭБ) виды. Тогда СБ будут считаться виды, у которых $I_T < 0,34$, ГСБ – от 0,34 до 0,46; МБ – от 0,46 до 0,57, ГЭБ – от 0,57 до 0,67, ЭБ – $> 0,67$. Чем больше I_T , тем выше теоретическая возможность использования конкретного местообитания популяциями данного вида, больше их лабильность по отношению к рассматриваемым экологическим факторам.

Биоразнообразие в нашем исследовании рассматривается на уровне сообществ и их комплексов: разнообразие видов, представленных в сообществах ценопопуляциями⁷ (видовое разнообразие, species diversity), экосистемное разнообразие, представленное как разнообразие типов лесных и луговых сообществ

⁷ Далее по тексту вместо более точного выражения «число ценопопуляций видов» для краткости будет использоваться – «число видов».

(типологическое разнообразие) и структурное разнообразие, в частности, определяемое как соотношение эколого-ценотических и экологических групп.

Показатели видового разнообразия разделены на две группы: **инвентаризационное разнообразие**, которое оценивает разнообразие объектов любого масштаба как целого и **дифференцирующее разнообразие**, отражающее варьирование разнообразия и внутреннюю неоднородность соответствующих единиц растительного покрова. (Уиттекер, 1960; Уиттекер, 1977 (Цит. по: География и мониторинг..., 2002).

В зависимости от масштаба фитоценозов выделяются показатели инвентаризационного разнообразия: **альфа-разнообразие** и **гамма-разнообразие**. По определению Р.Уиттекера (Whittaker, 1960), **альфа-разнообразие** характеризует богатство видами отдельных сообществ; при этом сообщества могут выделяться (Van der Maarel, 1997) на основе разных признаков (физиономических, структурных, флористических).

Гамма-разнообразие относится к фитоценозам крупного размера (ландшафтного уровня – Heywood, 1995). Ю.И.Чернов (1991) предлагает в качестве нижнего уровня гамма-разнообразия использовать ландшафтный профиль.

Как показывает практика (Whittaker, 1960; Van der Maarel, 1997; Pollock et al., 1998; Gould, Walker, 1999), для оценки инвентаризационного разнообразия (альфа-, гамма-разнообразие) используются два параметра. Один из них – число видов на единицу площади – можно назвать **видовой насыщенностью** (species density – видовая плотность – Hurlbert, 1971). Этот параметр можно определять в расчете на любой размер пробной площади в зависимости от пространственного масштаба фитоценоза. В нашем случае видовая насыщенность определялась на площади 100 м².

Наряду с параметром видовой насыщенности для оценки видового разнообразия также используется показатель, отражающий общее число видов, отмеченное в фитоценозах того или иного типа. Собственно именно этот параметр дает оценку видового богатства (species richness); для его обозначения применяются разные словосочетания: число видов в системе (Мэгарран, 1992), число видов на участке (Whittaker, 1960, Pollock et al, 1998). В работах флористического направления для этого параметра обычно используется термин «флора», например, конкретная флора, парциальная флора и т.д. (Юрцев, Камелин, 1991).

В англоязычной литературе для обозначения этого параметра по отношению к крупным единицам используется также термин «species pool» (van der Maarel, 1997). Далее мы называем этот параметр **видовым богатством** и определяем его как общее число видов, отмеченных в фитоценозах определенного типа (см. выше).

Дифференцирующее разнообразие оценивает степень неоднородности растительного покрова для фитоценозов разного масштаба. В исследовании в качестве дифференцирующего определялось **бета-разнообразие** как более мелких фитоценозов первого и второго порядков (в объеме биотопа или экотопа), так и исследованного участка в целом (фитоценоза третьего порядка или сообщества). Для оценки бета-разнообразия использован индекс Уиттекера β_w (Whittaker, 1960, цит. по Мэгарран, 1992), который рассчитывался для каждого типа фитоценозов по соотношению видового богатства и средней видовой насыщенности растительности в пределах фитоценоза:

$$\beta_w = S / \alpha - 1,$$

где S – видовое богатство в пределах исследованной фитоценозы; α – средняя видовая насыщенность на 100 м².

Бета-разнообразие растительности ландшафтного профиля оценивалось также по набору и числу типов растительных сообществ, представленных на исследованной территории.

Структурное разнообразие фитоценозов представлено соотношением эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов в их составе. Этот показатель рассчитывался для всех фитоценозов, начиная с фитоценозов I порядка, а для луговых и экотонных сообществ определялось соотношение групп стено-, гемистено-, мезо-, гемизври- и эврибионтных видов и стено-, мезо-, эвривалентных фракций по отношению к каждому экологическому фактору, т.е. описывалось **экологическое разнообразие** сообществ.

Еще один способ оценки бета-разнообразия предложен группой авторов (Oksanen, Tonteri, 1995). Он состоит в том, что оценивается общая длина градиента по осям ординационной диаграммы (подробнее см. в разделе «Типологическое разнообразие лесного покрова»).

4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПО РЕЛЬЕФУ

М.В.Бекмансуров, Р.Н.Шарафутдинов

Растительный покров можно разделить на элементарные участки, выделенные по признакам экотопа – топоэлементы. Таким элементом является растительный покров на участке с однородными почвенно-грунтовыми условиями, расположенными, как правило, в одном элементе рельефа, в пределах одного и того же экотопа (Ипатов, Кирикова, 1997). В одних и тех же элементах рельефа в сходных условиях увлажнения, кислотности и механического состава почв, подстилаемых одними и теми же почвообразующими породами, должны формироваться одни и те же растительные сообщества. Однако в современном растительном покрове из-за хозяйственной деятельности человека в пределах одного и того же экотопа могут развиваться различные фитоценозы. Таким образом, однородность (или неоднородность) растительности в пределах экотопа может служить показателем ее нарушенности.

Большая часть территории Керебелякского лесничества покрыта мощным слоем песчаных наносов и характеризуется относительно небольшим превышением над урезом водотоков (до 10-15 м), пологими террасами и плоскими или слабо бугристыми местными водоразделами (рис. 1А, 2, 3). Согласно классификации, предложенной А.Г.Исаченко (Исаченко, 1985), совокупность перечисленных признаков позволяет отнести данный ландшафт к видовой группе низменных древнеаллювиальных и аллювиально-зандровые песчаные равнины (в дальнейшем – зандровый ландшафт). Границей его в западной части лесничества служат склоны Керебелякской возвышенности. Речная система представлена здесь р. Убой и ее притоками. Река имеет неглубокую врезку; истоки ручьев, впадающих в нее, как правило, заболочены. Пойма Убы расположена на отметках около 90 м. Западный (правый) и восточный (левый) берега р. Убы различаются по степени уклона поверхности. По правому берегу реки местный водораздел имеет слабый уклон (относительное падение 0,01 м/м), по левому берегу уклон значительно больше – 0,04 м/м. Крутой восточный склон Керебелякского плато ограничивает долину Убы с запада (рис. 2). Перепад высот в этом месте составляет 60 м на расстоянии 300 м (относительное падение 0,5 м/м). Склон плато обращен к озеру Ергеж-ер. Это и другие озера, окаймляющие

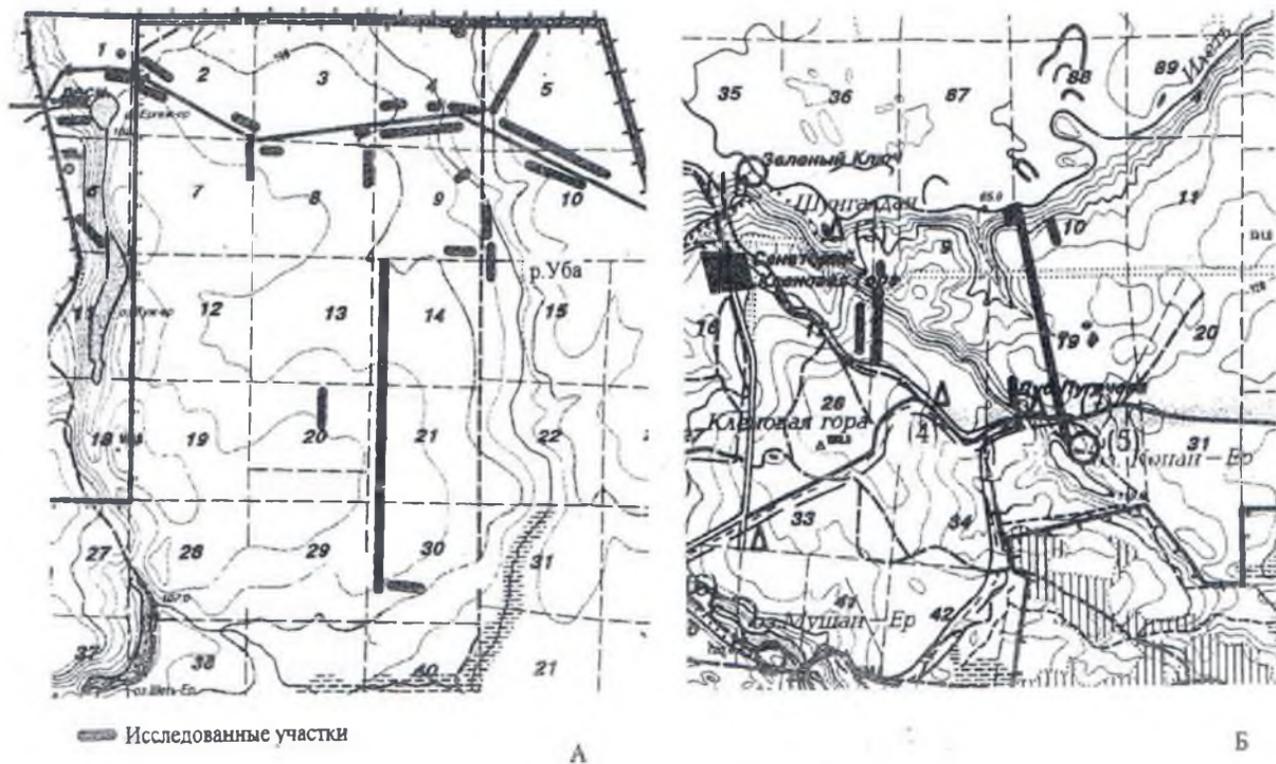


Рис. 1. Расположение исследованных участков в Кербеляжском (А) и Кленовогорском (Б) лесничествах (использована туристская схема Национального парка «Марий Чодра»)

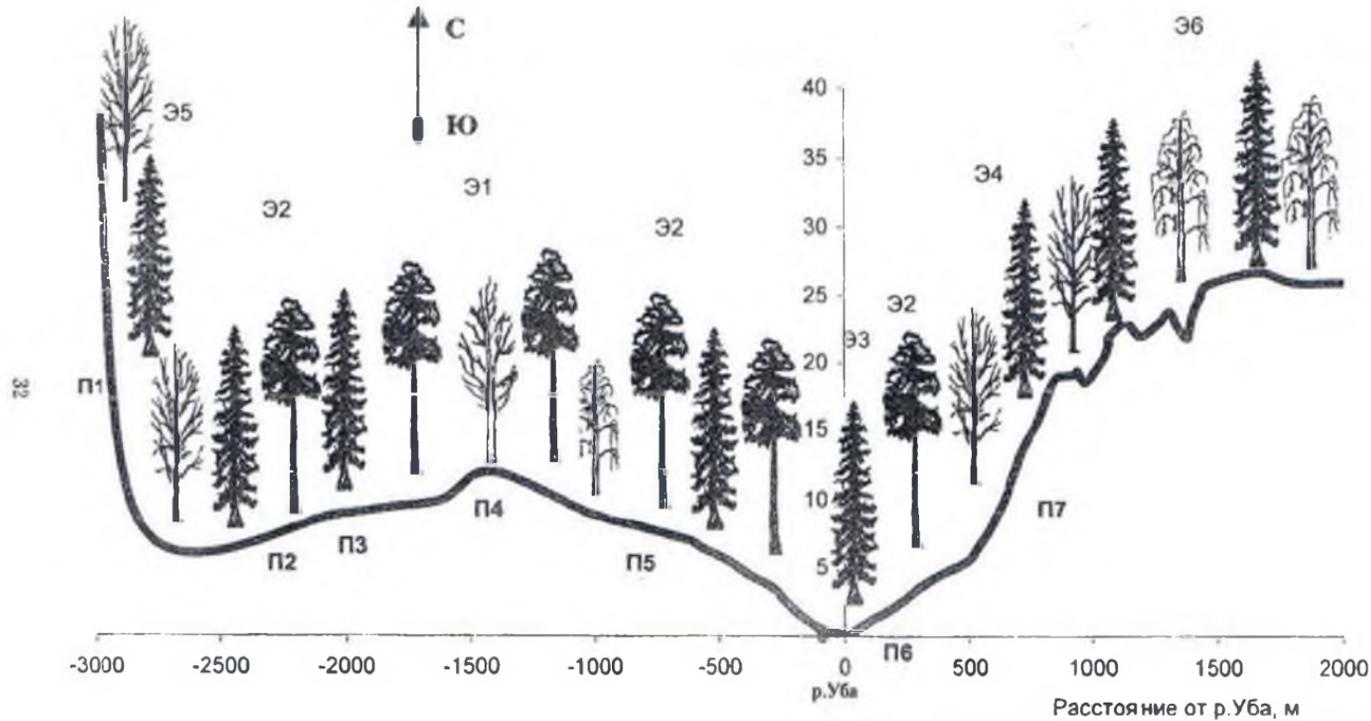
склон Керебеляжского плато имеют карстовое происхождение. Специфика данного участка определяется не только рельефом, но и близким залеганием коренных пермских пород, характеризующихся основной реакцией.

Ландшафт исследованной территории Кленовогорского лесничества относится к видовой группе возвышенных эрозионно-денудационных равнин на пермских карбонатных отложениях. Здесь расположена Кленовогорская возвышенность свободно-останцового типа. Ее крутой северный склон поднимается от поймы р. Илеть на высоту нескольких десятков метров. Значительное место в ландшафте этой территории, который в дальнейшем мы будем называть «останцевым», занимают карстовые образования и глубокие овраги.

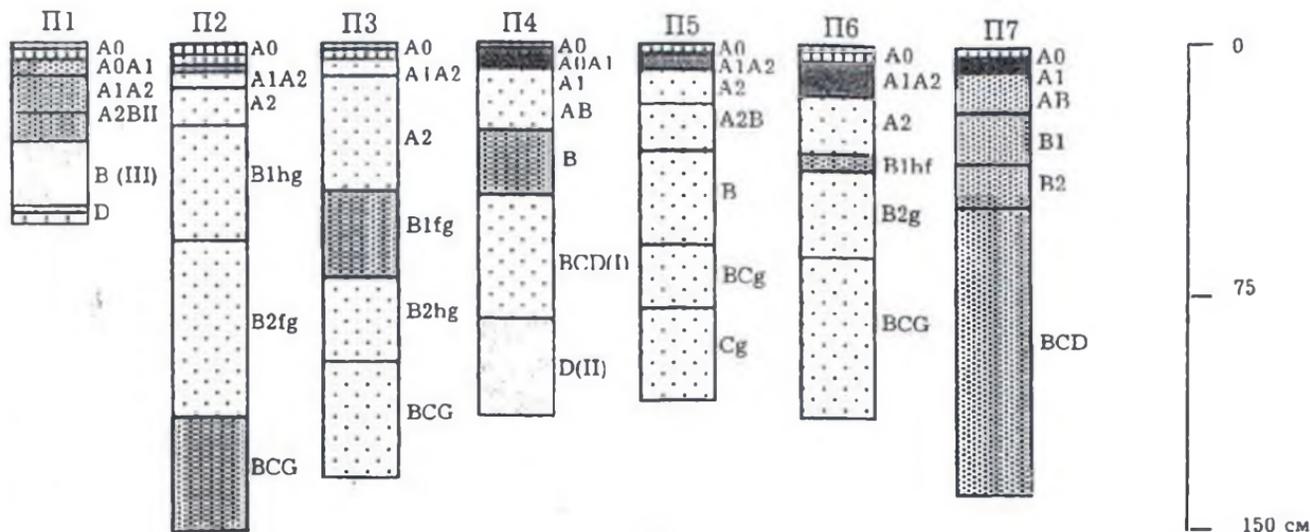
Для изучения распределения растительного покрова в зависимости от рельефа проведено нивелирование трансект, вдоль которых располагались площадки геоботанических описаний, проведены почвенные исследования и построены почвенно-экологические профили (рис. 2-4).

В Керебеляжском лесничестве было заложено два почвенно-экологических профиля: один из них пересекает бассейн р. Убы (рис. 2), а другой – водораздел двух ручьев, впадающих в Убу (рис. 3). Первый профиль протяженностью 5 км захватывает 6 экотопов и проходит через кварталы 1-10, где произрастают преимущественно производные леса пирогенного и послерубочного происхождения. Перепад высот относительно базиса эрозии – русла р. Убы составляет 40 м.

Самая низкая отметка профиля (90 м н.у.м.) – пойма р. Убы (экотоп 3 – рис. 2). Здесь она неширокая (15-25 м), слабодриенированная, подтопленная в результате деятельности бобров. Разреженный древостой образован гибридной формой ели (*Picea X fennica*), березой повислой (*Betula pendula*) и березой пушистой (*Betula pubescens*), с очень незначительным участием ольхи черной (*Alnus glutinosa*) и осины (*Populus tremula*). Много вывалов, формирующих бугристо-западинный микрорельеф. В микропонижениях, часто залитых водой, размещаются гигрофиты: *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*, *Galium uliginosum*, *Lycopus europaeus*, *Phalaroides arundinacea*, *Scutellaria galericulata*, *Thelypteris palustris*, *Viola epipsila*, на микроповышениях с незначительным обилием встречаются бореальные виды травянистых растений: *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idea*.



А

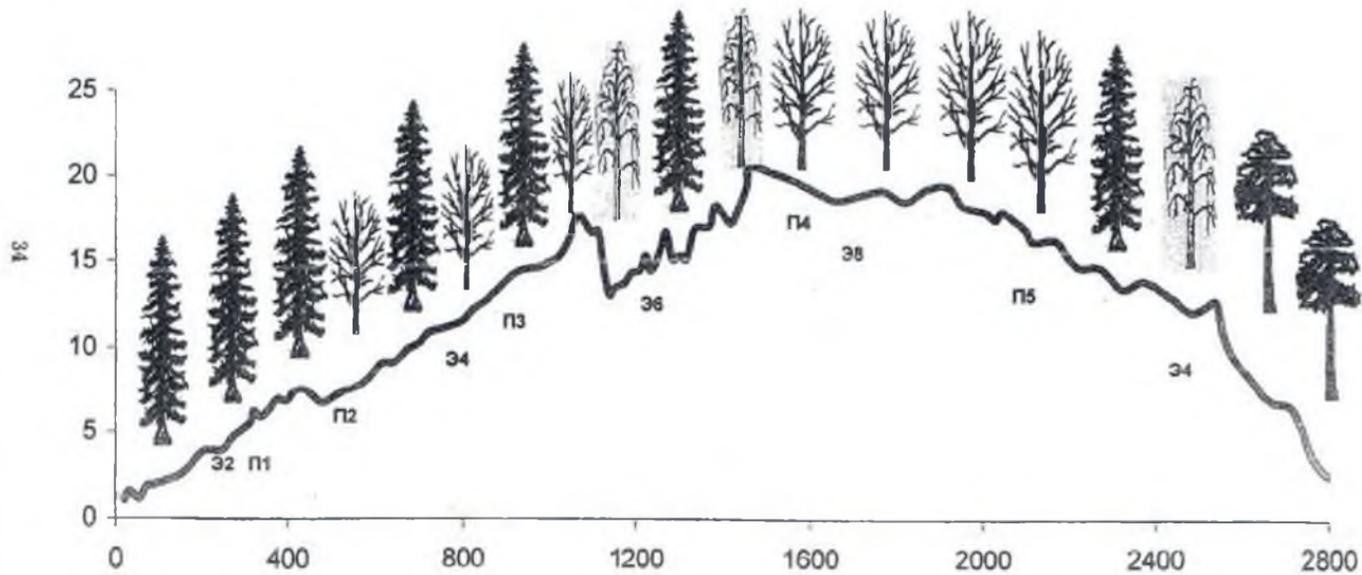


Б

Рис. 2. Распределение растительности на почвенно-экологическом профиле в долины р. Убы:
 А – распределение видов-эдификаторов на профиле; Б – структура почвенных разрезов



←→
С Ю



А

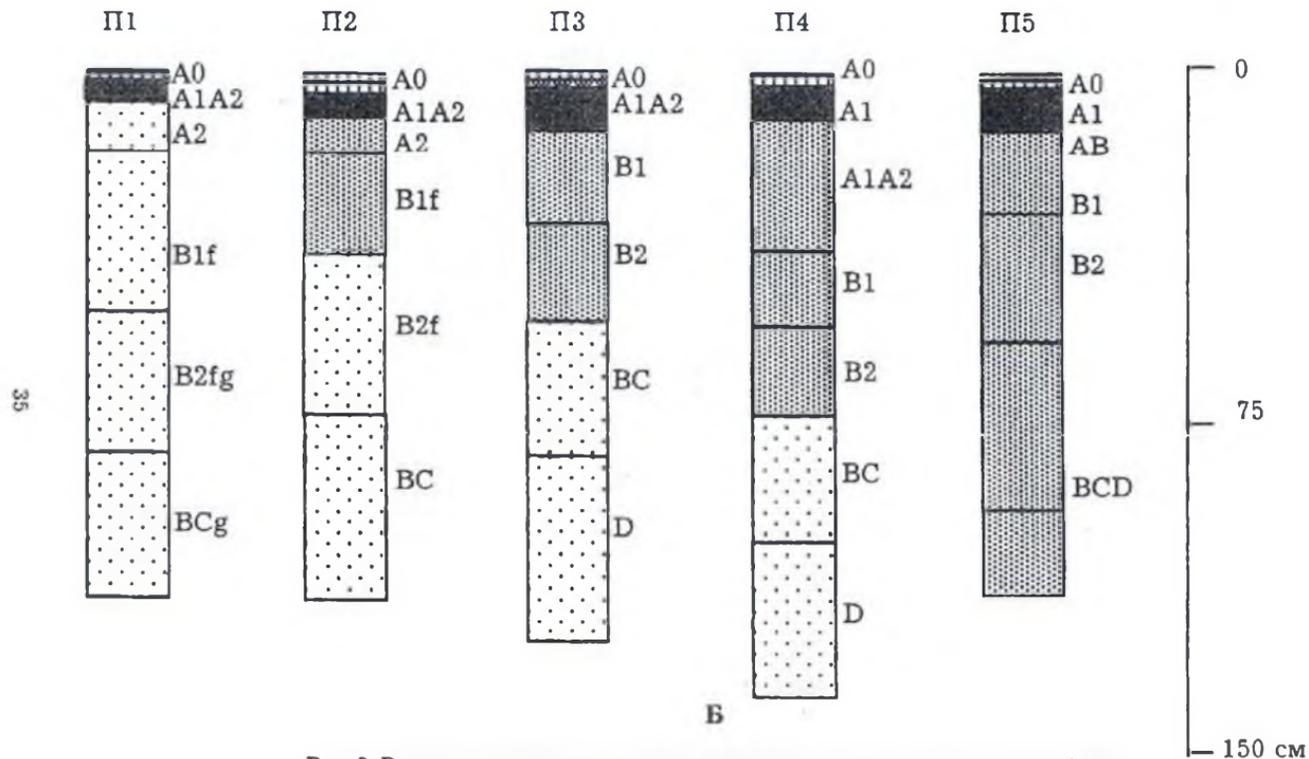
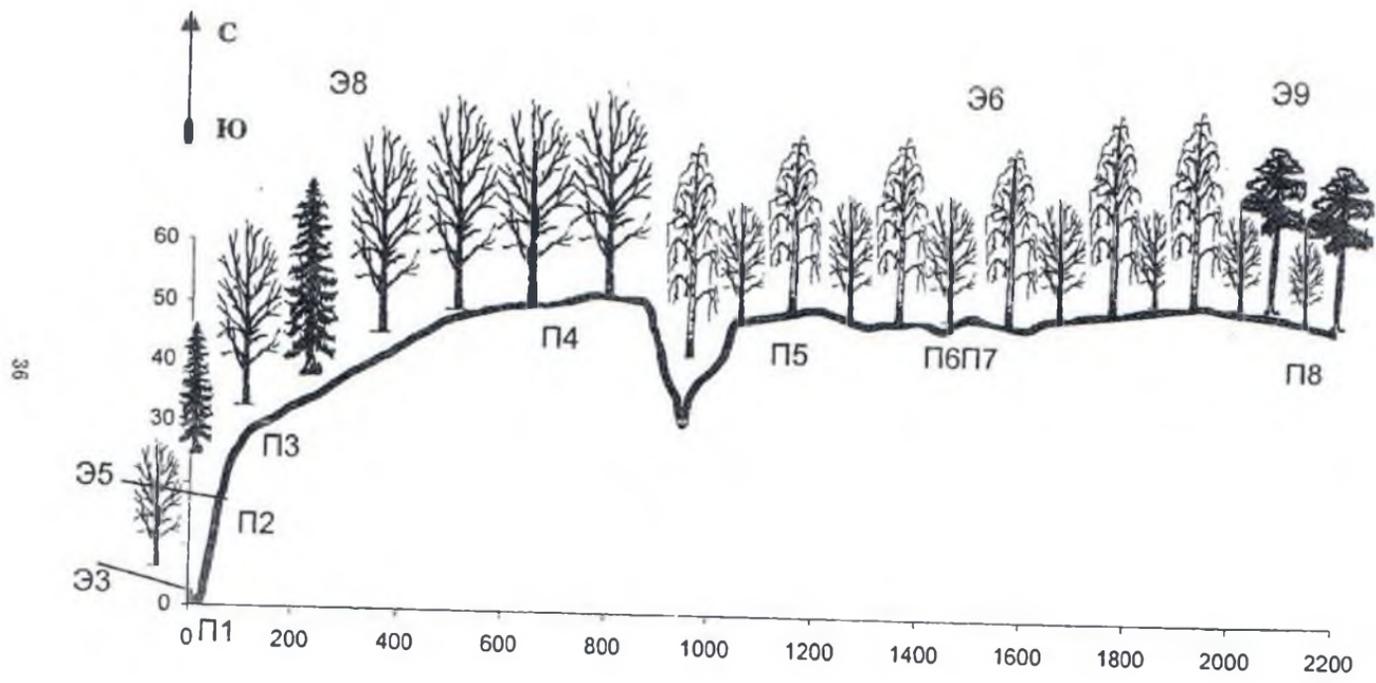
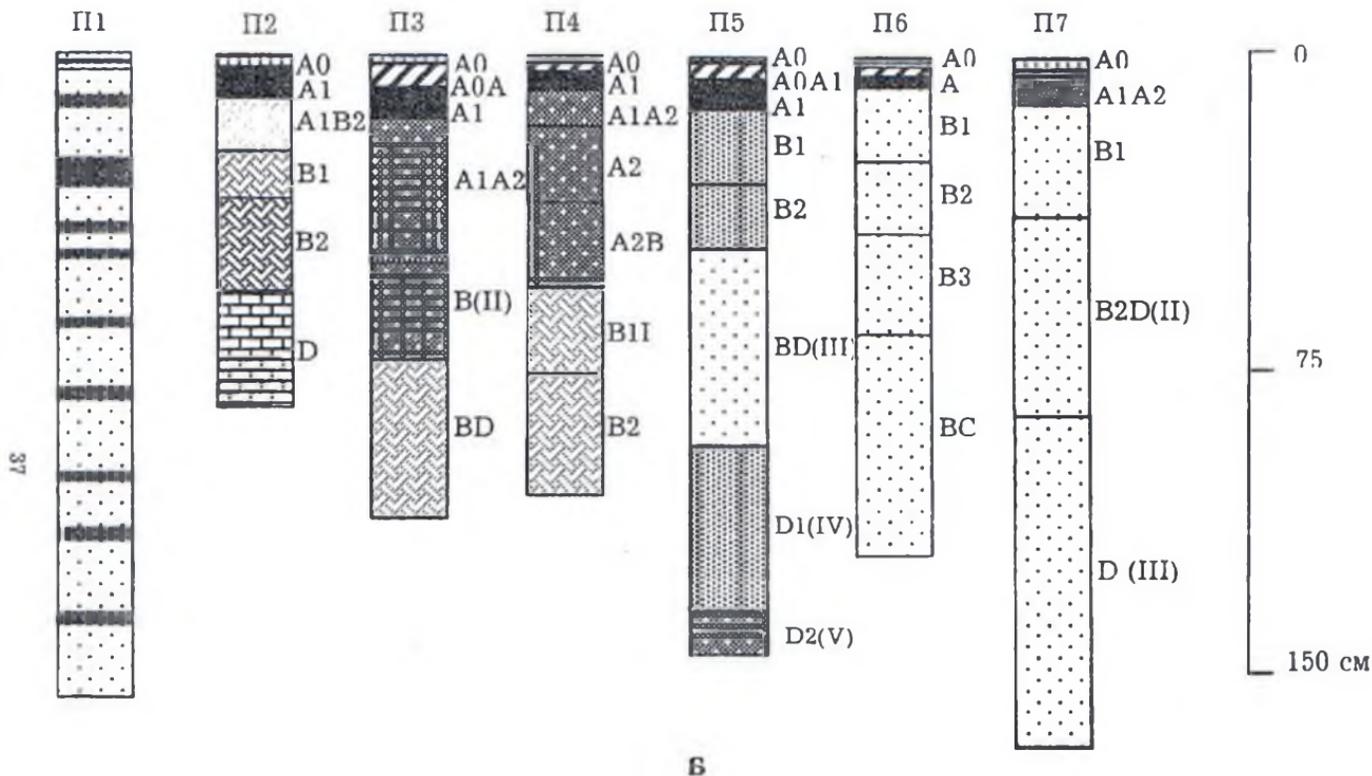


Рис. 3. Распределение растительности на почвенно-экологическом профиле, проходящем через местный водораздел в долине р. Убы (обозначения см. рис. 2)



A

А



Б

Рис. 4. Распределение растительности на почвенно-экологическом профиле в Кленовогорском лесничестве. Разрез П1 представляет собой чередование аллювиальных и погребенных горизонтов (обозначения см. рис. 2)

Почва здесь представлена подзолом иллювиально-гумусово-железистым рыхло-песчаным на древнеаллювиальных песках.

Большая часть профиля проходит через экотоп 2 – пологий, слабо бугристый и довольно хорошо дренированный участок надпойменной террасы р. Убы со слабым уклоном местности в 1-1,5°. Почва дерново-сильнопodzолистая грунтово-глееватая рыхло-песчаная на древнеаллювиальных песках. Этот экотоп занят преимущественно сосняками с участием ели в древостое, подлеске и подросте. В древостое также встречается береза повислая, береза пушистая, осина. Доля ели возрастает с приближением к пойме р. Убы, на временных водотоках и вблизи них. Травянистый ярус образован бореально-боровыми элементами.

Приблизительно в средней части второй экотоп разрывает мезоповышение высотой всего лишь в несколько метров. Почва – бурая лесная псевдофибровая рыхло-песчаная на слоистых песках, подстилаемых песчано-суглинистыми отложениями. В условиях хорошего дренажа и довольно богатых почв здесь произрастают осинники с участием липы сердцелистной и ели финской в древостое, подлеске и подросте. Данный участок профиля выделен как экотоп 1 (рис. 2). Экотоп 4 представляет собой довольно пологие хорошо дренированные склоны водоразделов. В долине р. Убы этот склон террасы имеет крутизну 20°. Верхняя отметка профиля располагается на высоте 26 м над базисом эрозии. В нижней части террасы естественный лесной покров не сохранился. В настоящее время (высоты от 3 до 10 м) здесь существует монокультура сосны обыкновенной, расположенная на месте бывшего поселения – пос. Уба, образованного в 1947-48 годах из ссыльных крымских татар. В населенном пункте было 15 домов. Здесь также размещались пекарня, магазин, кладбище. В 1954 году поселок расформировался.

Далее, на высоте около 10 м над урезом реки растительность представлена молодым липняком с елью. Травянистый ярус образуют неморальные и бореальные виды. Почва бурая лесная псевдофибровая связно-песчаная на древнеаллювиальных слоистых песках.

С переходом склона водораздела в пологую часть мезорельефа становится поперечно-волнистым с чередующимися мезоповышениями и мезопонижениями. Последние являются днищами временных водотоков. Здесь располагается экотоп 6, занятый смешанными насаждениями. В древостое доминирует береза повислая, содоминанты – липа сердцелистная, ель финская, осина. Травянистая растительность смешанного бореально-немораль-

ного характера. Плоская часть водораздела слабо дренирована. Здесь встречаются заболоченные участки, откуда берут начало временные водотоки. Экотоп 5 представляет собой крутые склоны Керебеляжской возвышенностей с близким залеганием (не более 0,5 м) пермских карбонатных пород, которые заняты смешанными елово-широколиственными лесами. На крутом западном склоне Керебеляжской возвышенности почва дерново-слабоподзолистая на делювии супесей, подстилаемых щебнисто-глинистым элювием пермских пород.

На слабодренированных участках водоразделов (экотоп 7) располагаются олиготрофные сфагновые болота с сосной обыкновенной. Этот тип экотопа располагается за пределами профилей и характеризуется избыточным увлажнением и высокой кислотностью почвы.

Второй профиль (рис. 3) проходит через небольшую возвышенность останцового типа (кв. 14, 21, 30). Протяженность профиля 2750 м. Перепад высот относительно базиса эрозии – ручья, впадающего в р. Убу, составляет 17,5 м. Здесь мы выделили всего три экотопа. Экотопы, сходные по положению в рельефе с экотопами первого профиля, имеют ту же нумерацию.

Экотоп 2 – подножие склона возвышенности останцового типа с пологом склоном северной экспозиции 2° (рис. 3). Почва – подзол (дерново-сильноподзолистая) псевдофибровая иллювиально-железистая рыхло-песчаная на древнеаллювиальных песках. Нижние горизонты почвенного разреза оглеены, что является следствием близости грунтовых вод. Растительный покров образован бореальными видами.

Когда превышение относительно местного базиса эрозии достигает 5 м, во втором древесном ярусе и в подлеске появляется липа сердцелистная, а в травянистом ярусе – неморальные элементы. Этот участок профиля выделен нами как **экотоп 4**. Почва дерново-среднеподзолистая рыхло-связно-песчаная псевдофибровая иллювиально-гумусово-железистая на древнеаллювиальных песках. На всем протяжении второго и четвертого экотопов в почве обнаруживаются угли – свидетельство послепожарного происхождения существующих в настоящее время сообществ, древостой которых представлен елью финской, березами повислой и пушистой, а также осиной.

Экотоп 8 – верхняя часть склона и вершина останцовой возвышенности с превышением более 10 м над базисом эрозии (рис. 3). Здесь липа сердцелистная становится доминантом, и только здесь в травяном покрове преобладают неморальные виды и

встречаются дубравные эфемероиды – хохлатка плотная (*Corydalis solida*) и ветреница лютичная (*Anemonoides ranunculoides*)

Древостой имеет смешанный характер: в его состав входит ель, пихта сибирская (*Abies sibirica*), липа сердцелистная. Согласно таксационному описанию 1994 года, возраст липы здесь достигает 100 лет. Средний диаметр стволов ели и липы составляет около 20 см, встречаются и деревья диаметром 40 см. В почве исчезают угольки, которые отмечались в начальной части профиля. С приближением к наивысшей точке профиля диаметр стволов увеличивается. В древостое происходит выпадение отдельных деревьев (главным образом, пихты и ели, реже встречаются вывалы липы). Довольно много засохших деревьев хвойных пород. Средний диаметр стволов достигает 30 см, максимальный – 60 см. Никаких следов деятельности человека не отмечается (нет ни свежих, ни истлевших пней, следов пожаров и техники). В подлеске доминирует клен остролистный (*Acer platanoides*). Ель, пихта и липа возобновляются слабо, в подросте почти не обнаруживаются. На стволах деревьев встречаются лишайники (*Cetrelia olivetorum*, *Menegazzia terebrata*), которые являются индикаторами старовозрастных древостоев и ненарушенности ценозов. Среди моховидных индикаторов такого состояния являются произрастающие здесь *Dicranum viride* и *Neckera repnata*. В квартале 30, выделе 2 в 100-летнем липняке встречено старовозрастное дерево вяза шершавого (*Ulmus glabra*) с диаметром ствола 80 см. В этом выделе вяза больше, чем где-либо из исследованных территорий. Есть молодые особи диаметром 5-10 см, но в подлеске и травяном ярусе этот вид отсутствует. Древостой разрежен. Освещенность довольно высокая. Высота травостоя до 1 м, покрытие его около 80%. Доминирует обычная обыкновенная (*Aegoropodium podagraria*), многие экземпляры которой цветут. В травяном покрове также присутствует крапива двудомная. Изредка встречаются высокоствольные дубы (*Quercus robur* L.) g₂-g₃ и ss состояния диаметром до 90 см. Встречаются и засохшие дубы.

В результате сопоставления лесного покрова на изученных профилях в Керебелякском лесничестве можно заключить, что на повышенных участках (относительная высота более 10 м) местного водораздела до сих пор сохранились старовозрастные широколиственные леса, которые в настоящее время находятся на начальной стадии изреживания. Пологие склоны водоразделов на более низких высотах с хорошим дренажем заняты хвойно-широколиственными (елово-липовыми) лесами, слепожарными сосняками или послерубочными сообществами с пре-

обладанием березы повислой и осины. На высоких участках водораздела складываются наиболее благоприятные условия умеренного увлажнения и низкой кислотности.

В Кленовогорском лесничестве профиль проходит с севера на юг через кварталы 10, 19 и 30 (рис. 4). Протяженность профиля составила 2200 м. Начальная точка профиля – урез воды в р. Илеть (квартал. 10, выдел 4), конечная точка – склон к озеру Конаньер, южнее старого Казанского тракта (квартал 30, выдел 17). Перепад высот на профиле составил 53,3 м.

Пойма р.Илети – неширокая (20-25 м) (экотоп 3). Хорошо выражен прирусловой вал, образованный песчаными наносами. В притеррасной части поймы расположено понижение, соответствующее руслу временного водотока, а также встречаются ямы, где паводковые воды задерживаются долго. Почва на прирусловом вале аллювиальная дерновая на слоистых рыхлых песках. Древостой двухъярусный. В первом ярусе господствует липа с диаметром ствола 30-50 см, в сочетании с единичными экземплярами ели и дуба, во втором ярусе представлены вяз гладкий (*Ulmus laevis*) и клен остролистный. Травянистый ярус разрезан, что связано с постоянными песчаными наносами.

К пойме прилегает крутой (35-40°) обрывистый склон надпойменной террасы р.Илети высотой 24,7 м (экотоп 5). К этому же типу экотопа отнесены крутые склоны оврага, пересекающего профиль. Почва бурая лесная супесчано-легкосуглинистая на делювии-элювии пермских отложений. Карбонатные породы залегают на глубине 20 см. Растительность на склоне представляет собой хвойно-широколиственный лес. В древостое попрежнему доминирует липа, но участие ели становится более заметным, чем в пойме. Пятнами отмечается доминирование вяза шершавого небольшого диаметра. Встречается засохшая пихта. Примечательно участие в древостое рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) с диаметром ствола до 20 см и высотой 18 м.

В начальной части экотопа 8 (пологий склон и плоская вершина водораздела) почва супесчаная дерново-среднеподзолистая супесчаная на слоистых песчано-супесчано-суглинистых отложениях. Здесь произрастает старовозрастный хвойно-широколиственный лес (150-180 лет), изредка встречаются старые дубы диаметром до 110 см средне- и старовозрастного генеративного состояния, такие же мощные липы и ели (диаметр 50 см и более), имеются недавно выпавшие стволы пихты диаметром более 50 см. В подлеске и подросте доминирует клен остролистный. Возобновление лесобразующих видов деревьев

практически отсутствует. В верхней части этого экотопа почва дерново-среднеподзолистая легкосуглинистая на слоистом делювии суглинков и супесей. Здесь произрастают липняки (возраст которых свыше 100 лет) с небольшим участием ели и пихты такого же возраста. Еще реже встречается дуб, главным образом, старого генеративного и субсенильного онтогенетического состояния. В подлеске и подросте доминирует клен остролистный. Возобновление лесообразующих пород практически отсутствует.

За глубоким оврагом, пересекающим профиль, начинается экотоп 6. В этом типе экотопа, подобно тому, как это было отмечено для первого профиля, наблюдается чередование повышений и понижений шириной 15-30 м, образующих поперечно-волнистый мезорельеф. На повышенных участках почва бурая лесная рыхло-песчаная на слоистых древнеаллювиальных отложениях, а в понижениях — дерново-слабоподзолистая на древнеаллювиальных многочисленных отложениях.

Здесь произрастают березняки пирогенного происхождения. Небольшое участие в древостое принимает ель, в подлеске — липа. Наряду с неморальными видами растений в формировании травянистого яруса принимают растения боровой и бореальной групп. В травянисто-кустарничковом ярусе мезопонижений, служащих руслами временных водотоков, доминирует неморальная растительность, а на мезоповышениях увеличивается доля бореальных и боровых растений.

Заканчивает профиль экотоп 9 — слабологий склон южной экспозиции. Здесь имеются карстовые образования (воронки), иногда заполненные водой, чередующиеся с небольшими мезоповышениями. Почва дерново-слабоподзолистая на слоистых древнеаллювиальных отложениях. В древостое доминирует сосна, а в травянистом ярусе — бореальные и неморальные виды растений.

Таким образом, мало нарушенные сообщества вне зависимости от положения в рельефе сформированы широколиственными породами (липа сердцелистная, вяз шершавый, клен остролистный) с участием темнохвойных деревьев (ель финская, пихта сибирская). И пойма р. Илеть, и крутой коренной склон ее террасы, и участки водораздела со слабым уклоном заняты липовоеловыми насаждениями с разным соотношением широколиственных и хвойных видов. На нарушенных хозяйственной деятельностью участках экотопов располагаются березняки. Здесь отмечается хорошее возобновление липы, а также ели, что свидетельствует о том, что эти насаждения сформировались на месте вырубленных или сгоревших хвойно-широколиственных лесов.

5. АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОСТРАНСТВА ЭКОТОПОВ И БИОТОПОВ

Л.Б.Заугольнова, М.В.Бекмансуров

Сопоставление экологического пространства (ЭП) экотопов Керебелякского лесничества по двум факторам – увлажнению и кислотности, проведенное на основе балловых оценок, показывает, что относительно четко разделяется ЭП экотопов $8/2 \cap 3/7$ (рис. 5). ЭП остальных экотопов в различной степени перекрывается, а иногда почти полностью совпадают (например, $4 > 5 > 8$; $4 = 5 \cap 2 > 6 > 4 = 5$; $2 > 1$)⁸. Хорошо обособлено лишь экологическое пространство экотопа 7, которое характеризуется наибольшим увлажнением и самыми кислыми почвами. Этот тип экотопа, представляющий собой депрессии на водоразделах, занимают сфагновые болота с сосной обыкновенной, багульником (*Ledum palustre*) и пушицей (*Eriophorum vaginatum*).

Экологическое пространство экотопа 2 имеет очень широкий диапазон как по увлажнению (рис. 5), так и по кислотности, что заставляет подразделить его на два варианта: 2.1 – с умеренным увлажнением и средним и низким уровнем кислотности и 2.2 – с высоким увлажнением и кислотностью. Последний вариант совпадает с небольшими по размерам (около 100 кв. м) мезопонижениями (с глубиной в пределах 1 м) в сочетании с близким уровнем водоносного горизонта. Часто подобные участки соответствуют истокам мелких временных водотоков. ЭП экотопа 1 отличается от 2 экотопа более узким диапазоном кислотности, смещенным в более кислую сторону. Диапазон ЭП по увлажнению также существенно уже по сравнению со 2 экотопом. Экологическое пространство экотопа 6, по сравнению с соседствующим с ним экотопом 4, смещено в сторону более кислых и влажных почв. Как уже отмечалось выше, территорию этого экотопа пересекают временные водотоки, берущие начало на вершине водораздела, где располагается верховое болото.

Из всех хорошо дренированных экотопов повышенных участков водоразделов (экотопы 4, 5, 8) наибольшими диапазонами по увлажнению и кислотности характеризуется экотоп 4, ЭП которого пересекается, в свою очередь, с экотопом 2.

⁸ Значки обозначают: / – четкое разделение, \cap – пересечение, $>$ – включение, $=$ – совпадение ЭП соответствующих экотопов.

Таким образом, экотопы склонов и вершин водоразделов характеризуются невысокой влажностью. Почвы здесь слабокислые, нейтральные и слабощелочные. Склоны водоразделов разной протяженности и угла наклона заняты хвойно-широколиственными, а вершины – широколиственными лесами. Перекрывание и совпадение экологического пространства разных экотопов свидетельствует о сходстве их экологических режимов, а следовательно, о сходстве их потенциальной растительности. Последнее обстоятельство позволяет формировать сукцессионные ряды сообществ для экотопов со сходным экологическим пространством.

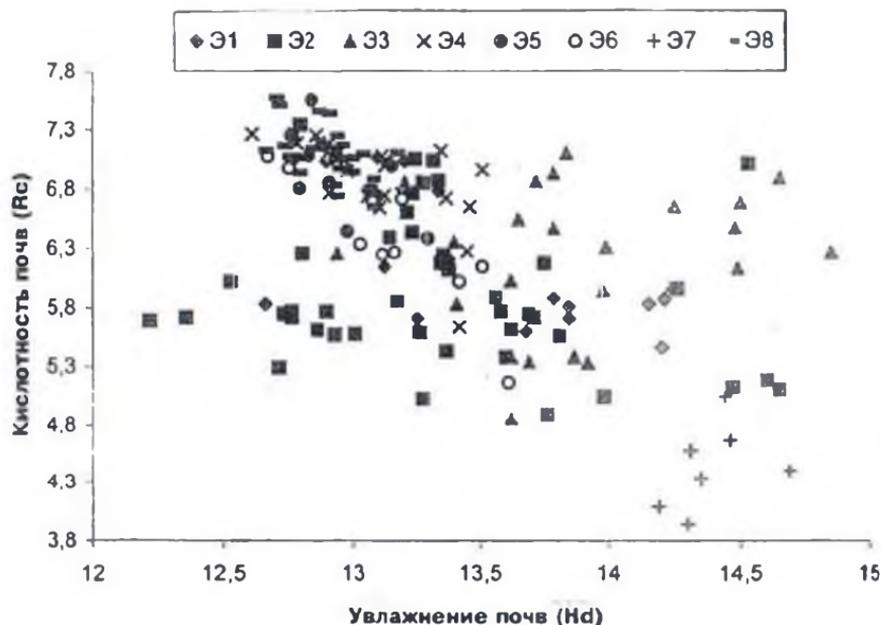


Рис. 5. Экологическое пространство экотопов Керелебякского лесничества по увлажнению и кислотности почв (здесь и на рис. 6-11 по осям отложены баллы соответствующих шкал Д.Н.Цыганова)

Экотоп 3 объединяет описания, проведенные в пойме р. Убы и ее притока – ручья Нужищ. Экологическое пространство пойменных экотопов можно разделить на две области. Одна из них отличается умеренным увлажнением и невысокой кислотностью

(оно соответствует пойме р. Убы), что демонстрирует сходство этого экотопа по экологическим условиям с пойменными участками малых рек в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Заугольнова, 1999; Заугольнова и др., 2001). Вторая область характеризуется высокой кислотностью (рН достигает 4 единиц) в сочетании с умеренным увлажнением (около 14 баллов). Эта область соответствует слабодренированному днищу р.Нужиц. Кроме того, на рис. 3 видно, что наряду с умеренно увлажненными участками существуют и участки пойм с повышенным увлажнением. Это связано с тем, что при хорошей дренированности значительной части исследованных фрагментов поймы, имеются и подтопленные участки. Подтопление поймы здесь связано с деятельностью бобров, которые, по-видимому, хорошо чувствуют себя в заповедной зоне парка. Повсюду видны следы их деятельности – плотины, подрозенные и поваленные деревья.

Экологическое пространство экотопа 6, по сравнению с соседствующим с ним экотопом 4, смещено в сторону более кислых и влажных почв. Как уже отмечалось выше, территорию этого экотопа пересекают временные водотоки, берущие начало на вершине водораздела, где располагается верховое болото.

При анализе солевого режима и богатства почв азотом исследованных экотопов прослеживается высокая корреляция этих параметров среды (рис. 6). Наименьшим содержанием минеральных солей и азота в почве характеризуются экотоп 7 и большая часть экотопа 2. Наиболее богатыми в этом отношении являются экотопы склонов и вершин водоразделов. Остальные экотопы занимают промежуточное положение и зачастую характеризуются широким диапазоном почвенного богатства.

Можно отметить высокую степень сходства экологического пространства экотопов с другими участками в зандровом типе ландшафта – в Московской (Заугольнова, 1999) и Брянской областях (Евстигнеев, 2000 а, б). Таким образом, можно говорить о том, что экологические режимы в этом типе ландшафта весьма сходны на протяжении подзон как смешанных, так и широколиственных лесов. Это позволяет распространять закономерности распределения и динамики лесного покрова, отмеченные на изученной территории на обширные пространства зандровых равнин.

Иная картина наблюдается на Кленовой горе. Количество выделенных экотопов здесь меньше и в меньшей степени дифференцировано их экологическое пространство, в особенности по кислотности почв. Мы связываем это с тем, что близкое повсюду

залегание карбонатных пород обеспечивает близкую к нейтральной реакцию почв, а их хорошая дренированность при отсутствии бессточных депрессий – стабильную влажность.

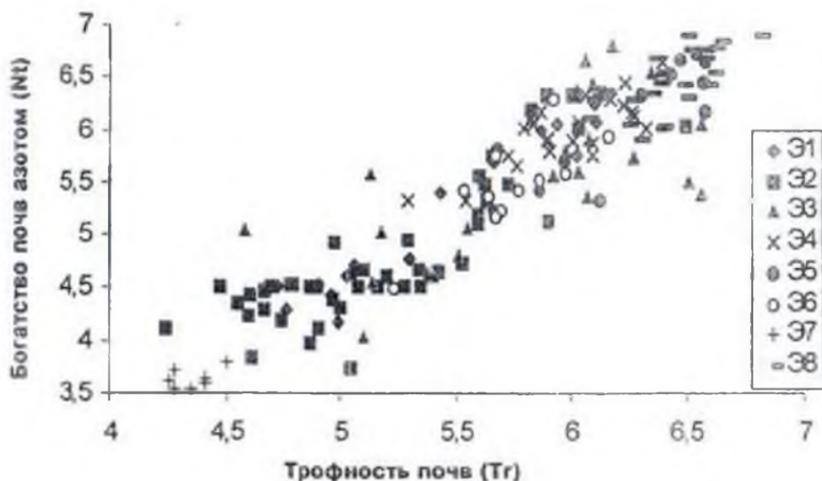


Рис. 6. Экологическое пространство экотопов Керебельякского лесничества по солевому режиму и богатству почв азотом: 31-38 – экотопы

Анализ экологического пространства экотопов показывает, что экологические режимы местообитаний складываются под совокупным влиянием свойств земной поверхности (увлажнение, дренаж, уровень рН) и сукцессионных процессов, определяющих в настоящее время состав растительного покрова и его характеристики.

Для анализа ЭП биотопов использованы описания, сделанные только на внепойменной территории (рис. 7). Можно констатировать, что ЭП большинства биотопов пересекается в центральной части (в области умеренного увлажнения от 12,5 до 13,5 баллов при рН от 5,5 до 7). Это обстоятельство можно рассматривать как свидетельство сукцессионных взаимосвязей рассматриваемых биотопов. Их соотношение можно изобразить в виде схемы (рис. 8).

Отмеченные переходы оказываются результатом разнообразных воздействий растительного покрова и разнонаправленных восстановительных процессов: уменьшение доли липы и ели происходит после выборочных или сплошных рубок часто в сочетании с выпасом, обратные переходы связаны с восста-

новлением позиций этих видов. При резком сокращении доли липы может нарушаться режим ценогической замкнутости и тогда ведущим средообразователем становится ель (формируется еловый биотоп на месте смешанного). Если вырубки сочетаются с пожарами на месте смешанного биотопа с участием широколиственных, может формироваться смешанный с участием или даже доминированием сосны.

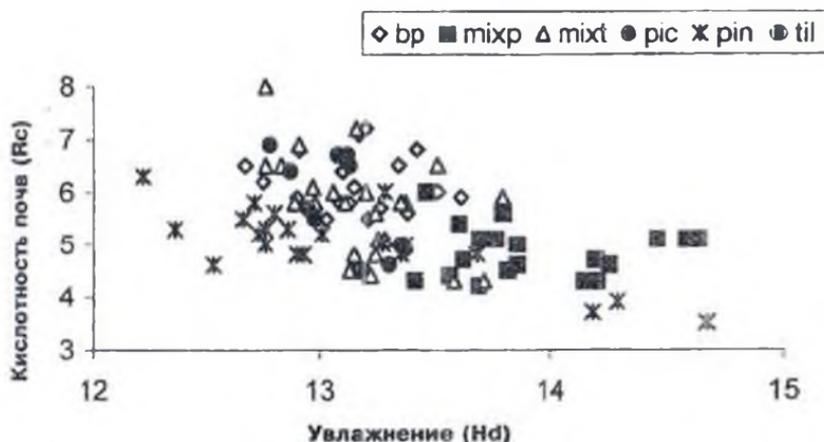


Рис. 7. Экологическое пространство разных биотопов на внепойменной территории

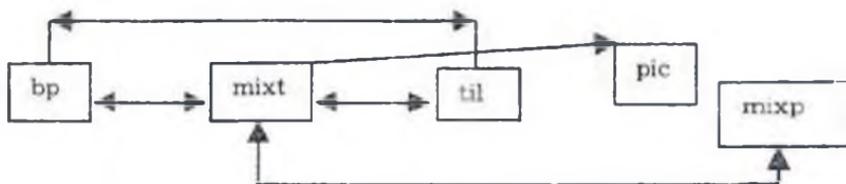


Рис. 8. Схема сукцессионных переходов между биотопами

Несмотря на взаимное перекрытие ЭП почти каждый из биотопов имеет отличия по этому признаку. Так, ЭП соснового биотопа размещается в двух областях по увлажнению (низкого и высокого), обычно в сочетании с высокой кислотностью. ЭП

смешанного (с сосной) биотопа смещено в область с более высоким увлажнением. ЭП широколиственного и мелколиственного биотопов смещено в область с низкой кислотностью, а у смешанного (с липой) характеризуется широким диапазоном как по увлажнению, так и по кислотности. Таким образом, различия в ЭП биотопов по рассмотренным параметрам, скорее всего, связаны с условиями экотопов, а сходство ЭП разных биотопов есть результат сукцессионных процессов.

Далее рассмотрим, в какой степени различаются ЭП разных внепойменных биотопов по другим экологическим факторам трофности, богатству азотом и освещенности (рис. 9). По совокупности этих факторов широколиственные и смешанные с липой биотопы, а также часть мелколиственных характеризуются как более богатые; они могут замещать друг друга в качестве сукцессионных вариантов на одной и той же территории. Смешанные с сосной и собственно сосновые биотопы оцениваются как более бедные, они замещают друг друга в результате пожаров и послепожарных восстановительных процессов.

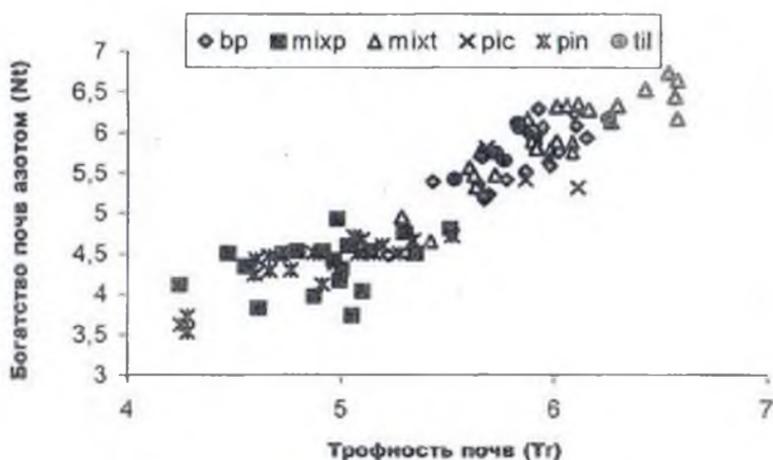


Рис. 9. Экологическое пространство биотопов по трофности почвы и богатству азотом

По сочетанию факторов почвенного богатства выделяются две группы биотопов: одна сформировалась в области относительно менее кислых почв, а другая – в условиях более кислых. Положительная связь между трофностью и кислотностью почвы подтверждается на рис. 10. Таким образом, уровень кислотности,

в первую очередь, определяет трофность и доступность питательных веществ для растений.

При анализе ЭП по освещенности-затенению и увлажнению (рис. 11) выясняется, что при умеренном увлажнении разные биотопы не различаются существенно по условиям освещенности-затенения. В условиях умеренного увлажнения складываются оптимальные условия для развития деревьев, благодаря чему именно в этом диапазоне при любом составе полога формируются сомкнутые древостои.

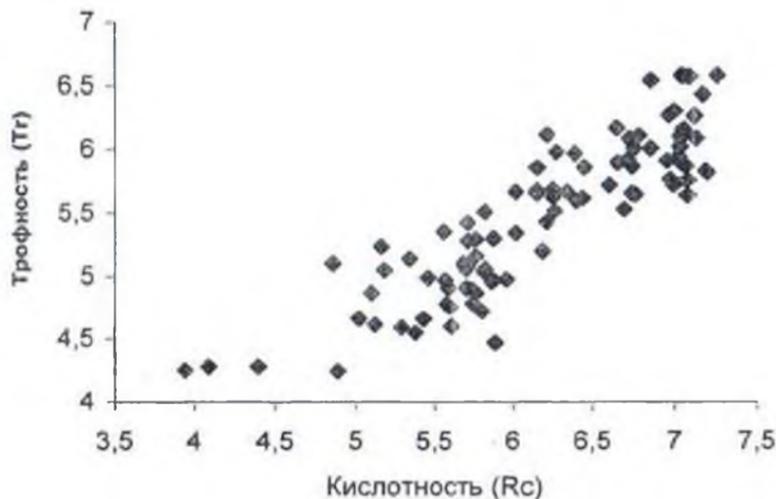


Рис. 10. Корреляция между трофностью и кислотностью почв

Менее затененными оказываются сосновые и смешанные с сосной биотопы, при этом затенение падает как при уменьшении увлажнения, так и при увеличении, т.е. в этих биотопах связь между увлажнением и освещенностью выражается одновершинной кривой.

Таким образом, ЭП экотопов перекрывается в его центральной части, что определяет их экологическую эквивалентность по отношению к растительности. Сукцессионные процессы в этой части ЭП приведут к формированию лесного покрова, сходного по составу в разных экотопах. Этот прогноз подтверждается также тем, что ЭП большинства биотопов также взаимно перекрываются.

Специфика ЭП биотопов связана с условиями экотопа (увлажнением в сочетании с дренажом, что определяет уровень кислотности). В однотипных экотопах ЭП большинства биотопов значительно перекрываются, т.е. разные деревья-эдификаторы не вносят существенных различий в экологические режимы создаваемые экотопами. Такая ситуация может свидетельствовать о том, что в исследованном лесном покрове ни один из видов деревьев-эдификаторов не успел сформировать специфическую среду, что, скорее всего, связано с небольшим средним возрастом большинства древостоев (80-100 лет). Наиболее сложная ситуация характерна для соснового биотопа, в котором экологические режимы частично определяются экотопом, частично - сукцессионным статусом сообществ, а также слабым средообразующим влиянием сосны как эдификатора.

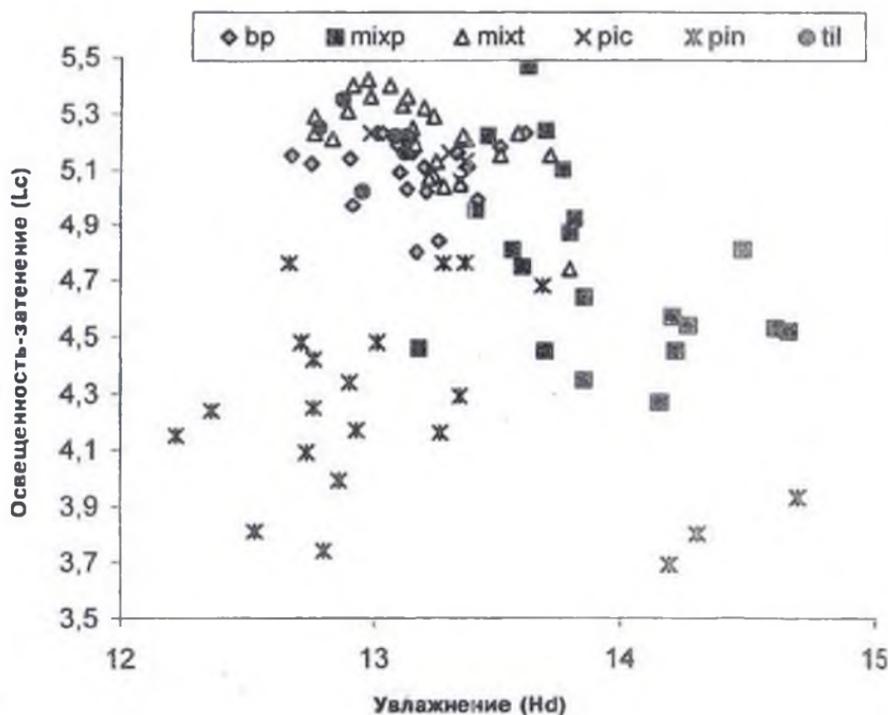


Рис. 11. Экологическое пространство биотопов по увлажнению и освещенности-затенению

На исследованной территории условия экотопов и степень их антропогенного преобразования (снижение трофности почв и их закисление) в большей степени определяют характер экологических режимов по сравнению с биотической ролью видов-эдификаторов.

Анализ экологического пространства экотопов и биотопов показывает, что экологические режимы местообитаний складываются под совокупным влиянием свойств земной поверхности (увлажнение, дренаж, уровень рН) и сукцессионных процессов, определяющих в настоящее время состав верхнего полога и свойства биотопов (уровень трофности почвы, освещенность, частично – уровень рН).

6. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (ТИПОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ)

Л.Б.Заугольнова, М.В.Бекмансуров

Вся совокупность геоботанических описаний (256), выполненных в 2000-2001 годах, была обработана с помощью программы DECORANA, которая позволяет сопоставить описания по степени сходства-различия флористического состава с учетом обилия видов. Эта процедура осуществляет непрямую ординацию сообществ в абстрактных осях варьирования на основе анализа соответствий с удаленным трендом – DCA (Hill, 1979). На рис. 12 показано взаимное положение площадок в трех осях варьирования. Затем была осуществлена кластеризация описаний на основе алгоритма Варда (Ward), описанного в книге Джонгмана с соавторами (Джонгман и др., 1999, стр. 191), известная также как группировка по сумме квадратов ошибок (Orloci, 1967). В результате было выделено восемь групп описаний, отражающих основные типы лесных сообществ исследованной территории. Далее эти группы описаний были разделены на относительно однородные выборки по типам эколого-ценотических комплексов. Выделены следующие типы комплексов: неморальный (nm), неморально-бореальный (nmbr), бореальный (br), неморально-бореально-боровый (nmbgrp) и бореально-боровый с разным соотношением бореальной и боровой группы видов (pnbr, brpn).

Далее дается краткая характеристика этих типов по флористическому составу и эколого-ценотической структуре. Поскольку доминантная классификация в настоящее время для лесных сообществ применяется довольно часто, а флористическая (по методам Браун-Бланке) разработана для них не полностью, мы даем название сообществ по доминантам, а синтаксоны флористической классификации используем только в тех случаях, когда они уже кем-то описаны и существует валидное (узаконенное) их название.

Прежде всего, отметим, что мы считаем целесообразным отдельно рассмотреть типы сообществ внепойменных и пойменных экотопов. Поскольку сообщества внепойменных экотопов хорошо группируются по соотношению неморальных, бореальных и боровых видов, их описание мы выстраиваем в направлении ослабления роли неморальной эколого-ценотической группы в составе сообществ.

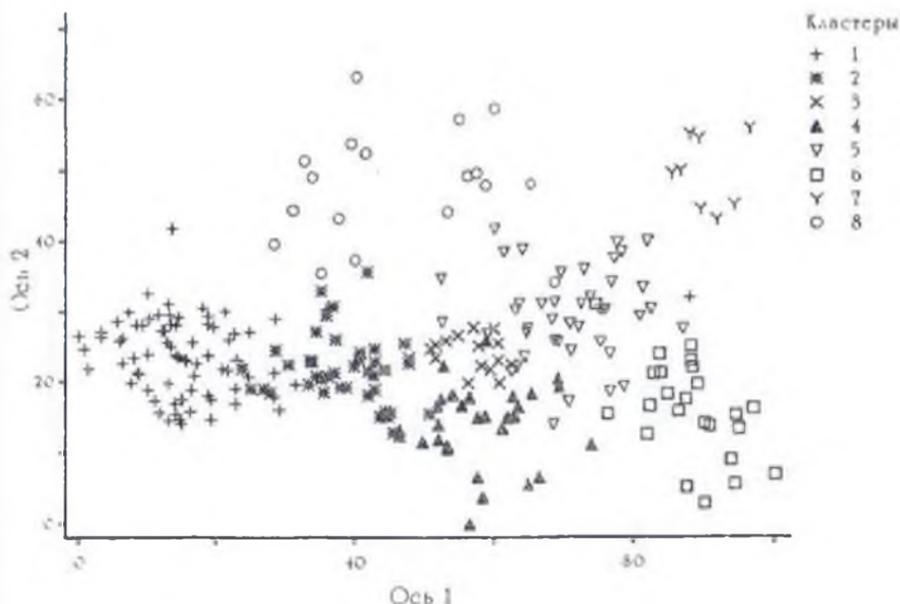


Рис. 12. Ординация описаний лесных сообществ НП «Марий-Чодра» по осям флористического варьирования

Лесная растительность внепойменных экотопов. В таблице 3, (столбцы 1-3) представлены описания, которые по соотношению видов, без сомнения, принадлежат к классу *Quercus-Fagetea* порядку *Fagetalia sylvaticae* – мезофильным неморальным лесам. Они подразделяются на собственно широколиственные и хвойно-широколиственные. В широколиственных лесах (табл. 3, столбцы 1 и 2) в качестве доминанта в древостое выступает липа сердцелистная (кластер 1) с примесью других широколиственных (клен остролистный, вяз шершавый и вяз гладкий, изредка – дуб черешчатый) и мелколиственных видов деревьев (береза повислая и береза пушистая, осина). В широколиственных лесах отмечено наибольшее участие неморальных видов (рис. 13) в составе всех ярусов. Подлесок включает два подъяруса: В1 – высотой до 10-14 м и В2 – 1-3 м. В подлеске наиболее обычен клен остролистный в обоих подъярусах; реже представлена лещина и бересклет бородавчатый (преимущественно в В2). Травяной покров хорошо развит и достигает покрытия в 70-60%; в качестве доминантов выступают сныть обыкновенная, пролесник многолетний и подмаренник душистый. Моховой напочвенный покров не развит, мхи поселяются на

основаниях стволов и разлагающейся древесине. Состав синузидных мхов весьма разнообразен (табл. 5, столбец 1), однако бореальные эпигейные виды встречаются редко; два вида мхов хорошо дифференцируют эту ассоциацию от остальных. В доминантной системе эти леса определены как липняки сытевые. В систем флористической классификации они ближе всего к синтаксон широколиственных лесов подтаежной зоны – *Quercus-Tilietum cordatae caricetosum pilosae* subass. nov. (Заугольнова, Браславская, 2003, в печати), распространенной от западных районов европейской России до Заволжья.⁹ Данный вариант характеризуется повышенной встречаемостью *Aconitum septentrionale*, что отличает его от варианта, встречающегося в центральных районах Русской равнины (Заугольнова, Морозова, 2004 – в печати)

Таблица 4

Константность видов сосудистых растений
для неморальных и бореально-неморальных лесов

Ассоциации	<i>Quercus-Tilietum</i>			<i>Rhodobryonia-Piceetum</i>				
	<i>Caricetosum pilosae</i>			<i>Abietetosum sibiricae</i>				
Номер столбца	1	2	3	4	5	6	7	8
Номер кластера	1	1	1	2	2	2	3	4
Эколого-ценотический комплекс	nm	nm	nm	nm	nmb	nmb	nmb	nmb
Доминанты яруса А	Липа	Липа + ель	Береза	Липа + ель	Береза	Осина	Ель + сосна	Осина + береза
Число площадок	11	52	11	14	11	16	16	20

Ярус

Диагностические виды

Quercus-Tilietum caricetosum pilosae var. *Aconitum septentrionale*

C	<i>Mercurialis perrenis</i> OF ₅	V	V	V	III	II	I	I	I
C	<i>Lamium maculatum</i>	IV	IV	IV	I	I	I		
C	<i>Glechoma hederacea</i>	III	IV	IV	III	III	II	I	I
C	<i>Carex pilosa</i> V _{Сб}	II	II	III					
C	<i>Aconitum septentrionale</i>	II	III	III	I	II			
A	<i>Ulmus glabra</i> OF ₄	II	II	II		I			
B1	<i>U. glabra</i>	II	II	III	I	II		I	I
B2	<i>U. glabra</i>	II	II	I	I				

⁹ При первом упоминании и в продромусе дается полное название синтаксона, а далее в тексте и таблицах – сокращенный вариант.

Диагностический вид *Rhodobrio-Piceetum abietetosum sibiricae*

B2	<i>Abies sibirica</i> V _{AP}	I	I	II	I	II	II	I
Дифференцирующие виды ассоциаций								
C	<i>Dryopteris filix-mas</i>	V	IV	V	II	II	II	II
C	<i>Maianthemum bifolium</i>	I	II		V	IV	V	V
C	<i>Solidago virga aurea</i>		I	I	III	I	III	V
C	<i>Luzula pilosa</i>		I		IV	I	IV	V
C	<i>Carex digitata</i>		I	I	IV	IV	IV	IV
C	<i>Trientalis europaea</i>		I		V	I	III	V
C	<i>Oxalis acetosella</i>		I	I	V	IV	V	V

Дифференцирующие виды вариантов и форм

C	<i>Adoxa moschatellina</i>	I	III	III	I			I
C	<i>Polygonatum multiflorum</i> O _{FS}	IV	II	II				
B1	<i>Corylus avellana</i>	IV	II	I		I	I	I
C	<i>Convallaria majalis</i> K _{QF}	I		I	II	I	IV	III
C	<i>Calamagrostis arundinacea</i>		I			I	IV	V
C	<i>Vaccinium myrtillus</i> K _{VP}				I	I	II	V
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> K _{VP}						II	V
C	<i>Pteridium aquilinum</i>						I	IV
A	<i>Pinus sylvestris</i> Ocv				I		I	III
A	<i>Picea abies</i> K _{VP}	I	IV	II	III	III	II	V
A	<i>Betula pendula</i>		I	III	I		I	I
B2	<i>Padus avium</i>	I	I		II		IV	I
A	<i>Populus tremula</i>		I			III	V	II
A	<i>Betula pubescens</i>		I	III	I	V	I	II

Диагностические виды синтаксонов высокого ранга в классе *Quercus-Fagetea*

B1	<i>Acer platanoides</i> O _{FS}	V	V	V	III	II	II	I
B2	<i>A. platanoides</i>	IV	IV	IV	III	I	II	III
A	<i>Tilia cordata</i> K _{QF}	V	V	V	V	IV	V	II
C	<i>Aegopodium podagraria</i> K _{QF}	V	V	V	V	V	V	II

C	<i>Stellaria holostea</i> V _{Cb}	III	IV	IV	V	V	V	IV	II
C	<i>Galium odoratum</i> O _{F3}	V	IV	V	IV	II	I	I	II
C	<i>Asarum europaeum</i> O _{F3}	V	IV	V	V	V	V	III	III
C	<i>Pulmonaria obscura</i> O _{F3}	IV	IV	V	V	IV	V	II	II
C	<i>Acer platanoides</i> O _{F3}	IV	III	II	II	I	II	I	II
A	<i>A. platanoides</i>	II	II	I	I				
C	<i>Lathyrus vernus</i> O _{F3}	II	II	II	III	IV	V	I	III
B2	<i>Evonymus verrucosa</i> K _{QF}	II	II	III	III	III	III	III	I
C	<i>E. verrucosa</i>	I	I	I	I	II	II	II	II
B2	<i>Tilia cordata</i> K _{QF}		II	II	IV	V	V	III	III
B1	<i>T. cordata</i>	II	I	III	IV	III	V	III	III
C	<i>T. cordata</i>	I	I	I	III	III	V	II	III
C	<i>Viola mirabilis</i> K _{QF}	I	I	II	III	II	IV	II	II
C	<i>Melica nutans</i> K _{QF}	I	I	I	II	II	III	IV	III
C	<i>Milium effusum</i> O _{F3}		II	I	III	II	II	II	
B2	<i>Corylus avellana</i> V _{Cb}	II	I	II		II	I	I	I
C	<i>Paris quadrifolia</i> O _{F3}		I	I	II	I	III		
B2	<i>Lonicera xylosteum</i> O _{F3}	I	I		I	II	III	I	II
B2	<i>Quercus robur</i> K _{QF}		I		I		I	I	II
Прочие виды									
C	<i>Equisetum pratense</i>	II	IV	V	III	IV	III	I	I
C	<i>Urtica dioica</i>	III	III	III	II	I	I	I	
B2	<i>Sorbus aucuparia</i>	I	II	III	V	II	IV	IV	IV
B1	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	IV						
C	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	I	I	II	I	III	IV	III
C	<i>Dryopteris carthusiana</i>	I	III	I	V	II	III	IV	I
C	<i>Rubus saxatilis</i>	I	I	II	IV	IV	V	II	V
B2	<i>Picea abies</i>	I	I	III	III	III	V	IV	III
B1	<i>Picea abies</i>		I		III	II	IV	IV	III
C	<i>Picea abies</i>		I		II		III	III	I
C	<i>Carex rhizina</i>		I		III	I	II	III	I

C	<i>Equisetum sylvaticum</i>	I	I	I	I	I	II	II
C	<i>Orthilia secunda</i>				I		III	I
B2	<i>Frangula alnus</i>				I	I	II	III
C	<i>Cinna latifolia</i>		I	I	I	I		
B1	<i>Ulmus laevis</i>		I	I	I	I		
C	<i>Fragaria vesca</i>					III	I	III
C	<i>Vicia sepium</i>				I	I	III	I

Примечания. Представлена только активная часть таблицы. Используются сокращенные названия ассоциаций I-V – классы константности с размером класса в 20%. Обозначение ЭЦК: nm – неморальный комплекс; nmbg – неморально-бореальный комплекс.

Диагностические виды: K_{QF} – класса *Quercus-Fagetalia*, O_{FS} – порядка *Fagetalia sylvaticae*, V_{CB} – союза *Carpinion betuli*, K_{VP} – класса *Vaccinio-Piceetalia*, O_{VP} – порядка *Vaccinio-Piceetalia*, O_{CV} – порядка *Cladonio-Vaccinietales*, V_{AP} – союза *Aconito-Piceion*.

По своему потенциальному составу – это полидоминантные леса, которые в настоящее время превратились практически в монодоминантные липняки на большей части территории парка. Лишь изредка встречаются участки, где липа и дуб существуют на равных правах, и здесь отмечается наибольшее число видов деревьев в составе сообществ (до 10-13 видов).

На территории парка выявляются две формы широколиственных лесов: в останцовом ландшафте (Кленовая Гора) ель финская и пихта сибирская встречаются изредка в виде незначительной примеси (табл. 3, столбец 1); в зандровом ландшафте (бассейн р. Убы) ель присутствует постоянно, иногда со значительным обилием (табл. 3, столбец 2). Эти варианты широколиственных лесов также имеют свои дифференцирующие виды среди трав (для первого варианта – *Polygonatum multiflorum*, *Corylus avellana*, для второго – *Adoxa moschatellina*). Вариант широколиственных лесов в зандровом ландшафте характеризуется относительно более высоким участием бореальных видов (рис. 13).

Широколиственные липовые леса распространены в зандровом ландшафте на повышенных хорошо дренированных участках, а в останцовом ландшафте – как на местном водоразделе, так и на крутых склонах к р. Илеть, местами заходя и в пойму этой реки.

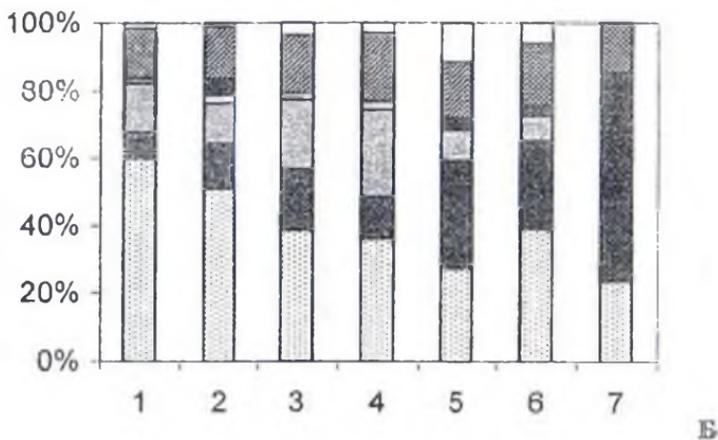
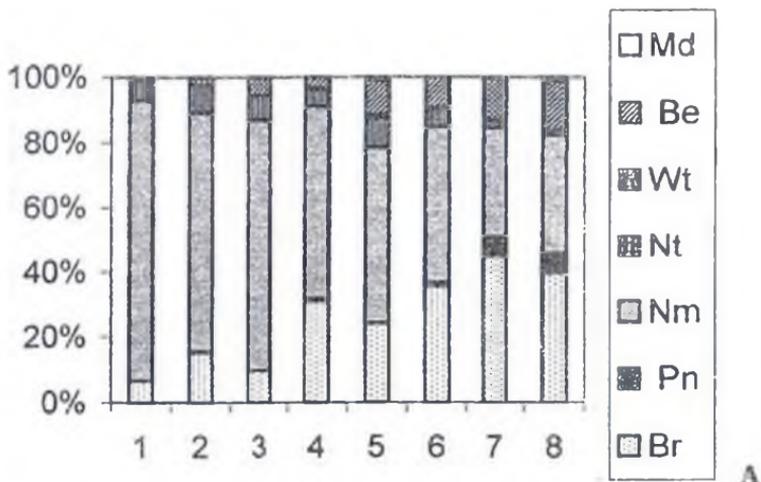


Рис. 13. Эколого-ценотические спектры широколиственных (А) и хвойно-широколиственных лесов (Б).
Цифры 1-8 соответствуют номерам столбцов в таблице 3

В качестве производных послерубочных сообществ на месте широколиственных лесов формируются преимущественно берозовые и реже – осиновые леса, флористический состав которых слабо отличается от широколиственных (табл. 3, столбец 3).

Кластер 2 объединяет довольно неоднородную группу сообществ, в которую включены описания с разным соотношением

эколого-ценотических групп и разными видами-эдификаторами лесных сообществ (рис. 12, кластер 2, табл. 3, столбцы 3-8). В целом для этой выборки описаний характерно увеличение доли бореальных видов по сравнению с широколиственными лесами (рис. 13); их отличает от широколиственных лесов целый набор дифференцирующих видов (табл. 3). По флористическому составу эта группа описаний наиболее близка к асс. *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1986 var. *Carex pilosa* (Коротков, Морозова, 1988), позже этот вариант был переведен в ранг субассоциации – *Rhodobryo rosei-Piceetum caricetosum pilosae* (Заугольнова, Морозова, 2004 – в печати). Описания этого кластера распадаются на выборки, различающиеся по набору видов-доминантов верхнего полога.

Первая выборка (табл. 3, столбец 3) отражает состав сообществ с участием как липы, так и ели в качестве содоминантов и преобладанием неморальных видов в структуре сообществ (табл. 3, столбец 3). В составе травяного покрова и подлеска увеличивается участие бореальных видов (рис. 13). В травяном ярусе чаще всего совместно доминируют сныть обыкновенная, кислица обыкновенная, майник двулистный, подмаренник душистый. Наземный моховой покров развит слабо (покрытие варьирует от 1-5 до 20%). В подлеске весьма обычна рябина. Такие смешанные леса (липо-ельники кислично-снытевые или майниково-снытевые) характерны для супесчаных и песчаных почв задрового ландшафта. По составу видов-эдификаторов эта форма смешанных лесов наиболее близка к упомянутой выше ассоциации. По сравнению с субассоциацией – *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* липо-ельники национального парка характеризуются постоянным присутствием пихты сибирской, что позволяет рассматривать их в качестве субассоциации *abietetosum sibiricae*.

Эти сообщества характеризуются наиболее разнообразным видовым составом сосудистых растений, мхов и лишайников, а также пестрой пространственной структурой, где чередуются пятна с господством практически всех видов деревьев (Бекмансуров, Заугольнова, 2002, 2003). В ярусе подлеска (B1, B2) представлено как возобновление большинства видов деревьев (кроме дуба), так и практически все виды кустарников. В ярусе С чаще всего совместно доминируют сныть обыкновенная, кислица обыкновенная, черника, подмаренник душистый, вейник лесной, майник двулистный. Наземный моховой покров развит слабо, но хорошо представлены группы эпифитных (на стволах деревьев) и эпиксилных (на гниющей древесине) видов. В составе наземных

мхов хорошо выражена группа бореальных (табл. 4, столбцы 2-4 Три вида хорошо дифференцируют эту ассоциацию от остальных; среди них два вида эпигейных мхов (*Brachythecium oedipodium*, *Dicranum scorarium*) и два вида эпифитно-эпиксильных (*Sanionia uncinata*, *Pylaisella polyantha*).

Таблица

Константность видов мохообразных в разных ассоциациях лесной растительности

Ассоциация	<i>Quercus-Tilietum</i>		<i>Rhodobriopiceetum</i>			<i>Masthemo-Piceetum</i>	<i>Vaccinio-myrtillipinetum</i>	<i>Vaccinio-vitis idaeipinetum</i>		<i>Ledo-Pinetum</i>
	1	2	3	4	5	5	6	6	7	
Номер кластера (рис. 12)	1	2	3	4	5	5	6	6	7	
Эколого-ценотический комплекс	nm	nabr			br	pnnabr	pnbr	brpn	pnwt	
Номер столбца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	

Дифференцирующие виды ассоциаций

<i>Leskeella nervosa</i>	III	I							
<i>Lophocolea minor</i>	II	I	I						
<i>Brachythecium oedipodium</i>	II	IV	II	III	II	II	I	I	
<i>Sanionia uncinata</i>	II	IV	IV	III	II	V	II	I	I
<i>Pylaisella polyantha</i>	II	III	III	III	II	II	I		I
<i>Dicranum scorarium</i>	I	II	III	III	II	II	II	IV	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	II	III	II	II	IV	IV	I	II	II
<i>Dicranum polysetum</i>	I	II	III	I	III	V	II	V	III
<i>Sphagnum girgensohnii</i>		I	I		II	II			III
<i>Sphagnum magellanicum</i>		I			I				IV

Дифференцирующие виды классов *Vaccinio-Piceetea* и *Quercus-Fagetea*

<i>Pleurozium schreberi</i>	I	III	V	II	IV	V	III	IV	III
<i>Brachythecium reflexum</i>	IV	III	II	III	II	II	II		I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	III	IV	III	III	II	II	III	I	I

<i>Lophocolea heterophylla</i>	II	III	III	II	I	II	II	II	I
<i>Hypnum pallescens</i>	III	II	I	III		I			I
<i>Callicladium haldanianum</i>	II	II	I	II		I		I	I
Прочие виды									
<i>Orthodicranum montanum</i>	IV	IV	IV	IV	V	IV	III	III	III
<i>Brachythecium salebrosum</i>	III	IV	II	V	II	III	III	II	
<i>Platygyrium repens</i>	III	III	III	III	I	II	I	III	II
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	I	II	IV	IV	III	III	III	IV	V
<i>Orthodicranum flagellare</i>	I	II	III	II	II	I	I	III	III
<i>Amblystegium serpens</i> var. <i>juratzkanum</i>	II	II	I	II	II	I		I	
<i>Platydictya subtilis</i>	III	IV	II	III	II	II			
<i>Radula complanata</i>	II	II	III	I	II	I			I
<i>Neckera pennata</i>	II	I	I	I	I	I			I
<i>Pohlia nutans</i>	I	I	I	I	II			III	I
<i>Rhodobryum roseum</i>	I		I	I		I	I		

Все остальные выборки описаний представляют производные леса на месте липо-ельников. Березовые леса, которые формируются в качестве производных на вырубках таких лесов, весьма сходны с ними по флористическому составу (табл. 3, столбец 4).

Выборки (табл. 3, столбцы 6-8, рис. 12), входящие в состав 3 и 4 кластеров, хорошо дифференцируются от кластера 2 по высокой константности ландыша майского и вейника лесного. Их можно определить как сообщества, сформированные на месте липо-ельников после пожаров и последующих рубок. Особенно четко послепожарное происхождение прослеживается на примере сообществ с высокой константностью сосны и ели (столбец 7). С одной стороны, они обладают флористическим сходством с липо-ельниками, а с другой, явно отличаются от них высокой константностью ряда бореальных видов (черника, брусника, орляк).

Две группы осинников, сформированные на вырубках в послепожарных сосняках, занимают переходное положение: осинник кластера 2 ближе к липо-ельникам, а кластера 4 – к следующей группе сообществ, в которых преобладает сосна. Мы склоняемся к тому, чтобы отнести все производные липо-ельников к тому же синтаксону – *Rhodobryo-Piceetum abietetosum sibiricum* в качестве разных вариантов и форм.

Следующая группа описаний (табл. 5) отличается от предыдущей (табл. 3) пониженным участием неморальных видов усилением роли бореальных и боровых, которые преобладают в составе сообществ. Во всех выборках виды, характерные для бореальных лесов класса *Vaccinio-Piceetea*, встречаются с высоким постоянством. К этому классу полностью относятся кластеры 5 и 6, а также часть описаний кластера 4.

В состав кластера 5 включено небольшое число описаний. Они характеризуются преобладанием ели в составе древесного полога (табл. 5, столбец 1); в составе таких ельников содержится наибольшее число бореальных видов (рис.13); от остальных сообществ бореальных лесов ельники хорошо дифференцируются по *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. В качестве доминанта здесь наиболее часто выступает черника и постоянно присутствует майник двулистный. В доминантной классификации такие леса называют ельниками-черничниками. По флористической классификации они наиболее близки к ассоциации, описанной К.О.Коротковым (Коротков, 1991) в южной тайге (Новгородская обл.) – *Maianthemum bifolium-Piceetum abietis* Korotkov 1991 (сокращенное название – *Maianthemum-Piceetum*). В качестве синонима может быть использована *Vaccinio myrtillo-Piceetum* Sokołowski 1980. В древесном пологе постоянно присутствуют мелколиственные породы (береза пушистая, береза повислая, осина) и сосна. В травяно-кустарничковом ярусе в качестве доминантов выступают черника, реже кислица и молиния голубая. Для этой ассоциации весьма характерен напочвенный моховой покров, в котором по обилию преобладают бореальные мхи *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, а среди эпифитных мхов наиболее часто встречаются *Plagiothecium laetum*, *Orthocicranum montanum* (табл. 4, столбец 5). В наиболее пониженных местах появляются пятна сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum russowii*). Эта ассоциация представлена в виде небольших фрагментов как на плоских участках водоразделов, так и на пологих склонах, а также встречается на слабодренированной территории в пойме р. Убы.

Таблица 5

Константность видов сосудистых растений бореальных лесов

Ассоциации	<i>Maianthemopiceetum</i>	<i>Vaccinio myrtillipinetum</i>	<i>Quercopinetum</i>		<i>Vaccinio vitisidaeaepinetum</i>		<i>PinoLedetum</i>
	5	5	5	4	6	6	7
Эколого-ценотический комплекс	br	pnmbr	nmbprn	nmbprn	pnbr	brpn	pnwt
Число площадок	3	26	8	11	13	10	8
Номер столбца	1	2	3	4	5	6	7
Доминанты яруса А	Ель	Сосна	Сосна	Осина + береза + сосна	Сосна	Сосна	Сосна
Ярус	Дифференцирующие виды ассоциаций и форм						
C <i>Trientalis europaea</i>	IV	IV	I	I	II	III	I
C <i>Linnaea borealis</i>	II	II	I			I	
C <i>Orthilia secunda</i>	V	I	II	I	I	I	
C <i>Frangula alnus</i>	III	II	II	II	I	IV	I
C <i>Oxalis acetosella</i>	III	II	I	I			
C <i>Dryopteris carthusiana</i>	III	I	I		I		
B2 <i>Frangula alnus</i>	IV	II	II	II	IV	I	I
C <i>Equisetum sylvaticum</i>	III	I	I				
C <i>Rubus saxatilis</i>	II	I	I	V	I	I	
B2 <i>Abies sibirica</i>	II	I		I			
B1 <i>Frangula alnus</i>	II	I	I	I			
B1 <i>Abies sibirica</i>	II		I				
B1 <i>Acer platanoides</i>		I	II	II			
B2 <i>Acer platanoides</i>		I	III	III	I		
C <i>Acer platanoides</i>		I	II	III			
B1 <i>Tilia cordata</i>			II	II			

B2	<i>Tilia cordata</i>		I	I	II	I		
C	<i>Melica nutans</i>	I			IV			
C	<i>Melampyrum pratense</i>	I	II		II	V	V	
C	<i>Antennaria dioica</i>			I		V	I	
C	<i>Agrostis tenuis</i>	I	I	I		IV	II	
B2	<i>Juniperus communis</i>		I	II		IV	II	
C	<i>Hieracium pilosella</i>				I	IV	I	
C	<i>Molinia caerulea</i>	II	II	II	I	IV	II	I
C	<i>Calamagrostis epigeios</i>		I		I	III	I	
B1	<i>Juniperus communis</i>					II	I	
C	<i>Veronica officinalis</i>			I	I	II	I	
C	<i>Eriophorum vaginatum</i>							V
B2	<i>Ledum palustre</i>							IV
B2	<i>Andromeda polifolia</i>							IV
C	<i>Vaccinium uliginosum</i>							II

Диагностические виды класса Vaccinio-Piceetea

C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	IV	V	V	IV	V	V	V
C	<i>Vaccinium myrtillus</i>	V	V	V	IV	III	V	V
A	<i>Picea abies</i>	V	V	IV			III	I
A	<i>Pinus sylvestris</i>		IV	V	III	V	IV	V

Прочие виды

C	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	IV	III	IV	V	V	IV	I
C	<i>Maianthemum bifolium</i>	V	V	IV	IV	II	III	I
C	<i>Convallaria majalis</i>	III	III	III	V	V	V	
C	<i>Luzula pilosa</i>	IV	IV	III	III	V	V	
B1	<i>Picea abies</i>	III	IV	V	III	IV	IV	II

B2	<i>Sorbus aucuparia</i>	III	II	III	V	III	II	
C	<i>Sorbus aucuparia</i>	V	III	IV	III	I	II	
B2	<i>Picea abies</i>	III	III	II	II	III	IV	IV
C	<i>Pteridium aquilinum</i>	II	II	III	V	II	III	
A	<i>Betula pendula</i>	II	I	III	IV	III	IV	II
C	<i>Solidago virga aurea</i>	III	I	III	V	II	I	
A	<i>Populus tremula</i>	IV	II	II	IV	I	I	I
B1	<i>Sorbus aucuparia</i>	II	II	II	IV	II	I	
C	<i>Picea abies</i>	III	III		I	III	III	II
A	<i>Betula pubescens</i>	III	III	II	II	I	I	IV
C	<i>Viola canina</i>		I	III	I	IV	I	
C	<i>Fragaria vesca</i>	I	I	II	III	II	I	
C	<i>Populus tremula</i>	I	II	II	I	I	I	
B2	<i>Quercus robur</i>		I	II	I	I	I	
C	<i>Juniperus communis</i>	I	I	I		II	II	
C	<i>Carex rhizina</i>	I	I	III	I			
C	<i>Veronica chamaedrys</i>		I	II	I	I		
C	<i>Quercus robur</i>	II	I		I	I	I	
C	<i>Betula pendula</i>	I	I			II	II	I
C	<i>Rubus idaeus</i>	I	I	II	I			
C	<i>Pinus sylvestris</i>	II	I	I	I	I		
B2	<i>Populus tremula</i>	I	I	II				
B	<i>Betula pendula</i>	I	I	I	I	I		II
C	<i>Hieracium umbellatum</i>			I	I	I	I	
C	<i>Betula pubescens</i>		I			I	II	I
B1	<i>Betula pubescens</i>		I		I	II	I	II
C	<i>Stellaria holostea</i>	I	I	I	I			

C	<i>Carex digitata</i>		I	II	I
B	<i>Lonicera xylosteum</i>		I	I	II
B1	<i>Quercus robur</i>		I	I	I
C	<i>Asarum euporaeum</i>		I	II	I
C	<i>Padus avium</i>		I	II	I
C	<i>Viburnum opulus</i>	II		I	

Примечание. Представлена только активная часть таблицы. Обозначен эколого-ценотических комплексов – см. текст.

Другая группа описаний (табл. 5, столбец 2) обнаруживает сходство с ассоциацией *Maianthemo-Piceetum*, но в то же время отличается доминированием сосны и более низкой константностью ряда бореальных видов. В травяно-кустарничковом ярусе также преобладает черника в сочетании с майником двулистным. Моховой покров хорошо развит (покрытие от 60 до 100%), по своему составу практически не отличается от предыдущей ассоциации (табл. 4, столбец 6). Лишайники встречаются в стволах и гниющей древесине, основу синузии составляют виды кладоний (14 видов). Наиболее часто встречается *Hypogymnia physodes*, второе место занимает *Vulpicida pinastri*. Описания этой группы можно отнести к ассоциации *Vaccinio myrtilli Pinetum* (Kobendza 1930) Br. Bl. und Vlieger 1993 (Sokołowski 1980, Korotkov et al., 1991). В доминантной системе она соответствует соснякам-черничникам. Эту ассоциацию можно рассматривать в качестве производного (послепожарного) ассоциации *Maianthemo-Piceetum*.

Часть описаний кластеров 5 и 4 с высоким участием боровой видов и одновременным присутствием ряда неморальных (липы и клен остролистный) характеризуется участием сосны в качестве доминанта или содоминанта сообществ (табл. 5, столбцы 3, 4). Эти сообщества по своему составу наиболее близки к сложным соснякам; во флористической классификации они соответствуют асс. *Quercus roboris-Pinetum* J. Mat. 1981 (сокращенно *Quercus-Pinetum*). В сложных сосняках в травяно-кустарничковом ярусе содоминантами являются ландыш майский, черника брусника, вейник лесной. Моховой покров развит слабо и представлен чаще всего *Pleurozium schreberi*. Сложные сосняки формируются после пожаров на месте хвойно-широколиственных лесов; варианты с участием березы и осины, по-видимому, являются такие сосняки после рубок.

Описания, включенные в кластер 6, хорошо дифференцированы по участию целого ряда видов (табл. 5, столбцы 5,6); по составу они ближе всего к ассоциации *Vaccinio vitis-idaea-Pinetum* Sokolowsky 1980 и соответствуют соснякам-брусничникам в доминантной классификации. Две формы в пределах этой ассоциации различаются по участию боровых видов (рис. 13). Она объединяет сосняки с доминированием брусники и постоянным присутствием ландыша майского, который также может выступать в качестве доминанта или содоминанта. На участках этой ассоциации постоянно присутствует моховой покров из бореальных мхов (покрытие варьирует от 6 до 60%), среди них доминируют *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*. Лишайники присутствуют в небольшом количестве на почве (*Cladonia rangiferina*, *C. gracilis*, *C. furcata*, *C. crispata*) и на стволах деревьев (*Cladonia cenotea*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. furcata*, *Hypogymnia physodes*, *Evernia mesomorpha*). Общий список лишайников насчитывает 28 видов, из них 15 видов кладоний.

Этот тип сообществ является одним из этапов сукцессионного развития послепожарных сосняков. Поскольку в этих сообществах сосна достигает возраста 80-100 (иногда более 100) лет, то можно оценить тот период времени, который необходим, чтобы после пожара сформировались леса такого типа. В их составе уже формируется ценопопуляция ели, которая входит не только в состав подлеска (табл. 5, столбец 5), но появляется и в древесном ярусе (столбец 6).

Эта ассоциация встречается практически повсеместно на плоских участках и покатых склонах водоразделов в зандровом ландшафте. Ее послепожарное происхождение доказывается тем обстоятельством, что практически рядом могут присутствовать сохранившиеся фрагменты елово-широколиственных лесов с разнообразным видовым составом.

Кластер 7 включает описания, которые характеризуют растительность плоских практически бессточных понижений на местных водоразделах зандрового ландшафта (табл. 5, столбец 7). Они отличаются постоянным избыточным увлажнением и кислой реакцией почв (до 3-3,5 рН). Эта группа описаний охватывает сфагновые сосняки, которые характеризуются слабой сомкнутостью древесного полога, практически сомкнутым моховым ярусом из сфагновых мхов и разнообразным видовым составом кустарников и кустарничков (черника, брусника, голубика, багульник болотный, андромеда многолистная). В сфагновом

покрове наибольшую роль играют два вида *Sphagnum maglanicum* и *Sphagnum girgensohnii*, другие виды встречаются в иде примеси (*S. capillifolium*, *S. angustifolium*, *S. centrale*, *S. cuspidatum*, *S. fallax*). В группе зеленых мхов (табл. 4, столбец 7) наиболее часто встречаются бореальные виды (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*). Лишайники присутствуют только на стволах и гниющей древесине, наиболее часто встречается *Hypogymnia physodes*. Флора лишайников насчитывает 29 видов (из них 11 видов кладоний). Предварительно эта группа описаний отнесена к ассоциации *Pinus sylvestris-Ledetzi* Тх. 1955.

Хотя доминантом этих сообществ является сосна обыкновенная, в качестве примеси всегда присутствуют два вида березы. В результате послепожарных сукцессий эти виды часто становятся доминантами. В нижнем подъярусе подлеска (В2) постоянно встречается ель, которая при длительном отсутствии нарушений также может занять доминирующее положение. Коллежественное участие этого вида в древостое ограничивается только уровнем грунтовых вод.

Таким образом, в составе лесной растительности исследованных водораздельных территорий можно выделить следующие ассоциации: по эколого-флористической классификации — таблица 6 и доминантной классификации — таблица 7.

Таблица

Ассоциации лесной растительности на водораздельной территории (эколого-флористическая классификация)

Класс растительности	Название ассоциации	Доминанты и содоминанты яруса А	Доминанты яруса С
Querc-Fagetea	Querc-Tilietum caricetosum pilosae	Tilia cordata, Acer platanoides, Ulmus glabra	Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Galium odoratum
Querc-Fagetea	Rhodobryopiceetum abietetosum sibiricae	Picea abies, Tilia cordata, Acer platanoides, Betula pubescens, Populus tremula	Aegopodium podagraria, Calamagrostis arundinacea, Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Rubus saxatilis
Vaccinio-Piceetea	Querc-Pinetum	Pinus sylvestris, Betula pubescens, Populus tremula, Acer platanoides (B)	Vaccinium myrtillus, Maianthemum bifolium, Calamagrostis arundinacea
Vaccinio-Piceetea	Maianthemobifolii-Piceetum abietis	Picea abies, Betula pubescens	Vaccinium myrtillus, Maianthemum bifolium, Calamagrostis arundinacea

<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Vaccinio myrtilli Pinetum</i>	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Calamagrostis arundinace</i> , <i>Rubus saxatilis</i>
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Vaccinio vitis-idaea-Pinetum</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Vaccinium vitis idaea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i>
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Pino sylvestris-Ledetum</i>	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pubescens</i>	<i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Ledum palustre</i>

Таблица 7

**Типы леса на водораздельной территории
(доминантная классификация)**

Группа формаций растительности	Группы типов леса	Доминанты и содоминанты древесного полога	Доминанты травяно-кустарничкового яруса
Широколиственные (липовые) леса	Липняк снытевый (пролесниково-снытевый)	Липа сердцелистная, клен остролистный, вяз шершавый	Сныть обыкновенная, пролесник многолетний, подмаренник душистый Наземный моховой покров не развит
Мелколиственные леса	Березняк (или осинник) снытевый	Береза повислая, береза пушистая, осина	
Смешанные (хвойно-широколиственные) леса	Липо-ельник снытево-черничный, липо-ельник снытево-вейжиковый, липо-ельник кисличный	Ель финская, липа сердцелистная, клен остролистный	Сныть обыкновенная, вейник тростниковидный, черника, кислица, костяника, слабо развитый моховой покров из бореальных и неморальных мхов
Мелколиственные леса	Березняк (осинник) того же типа	Береза повислая, береза пушистая, осина	
Еловые леса	Ельник кисличный	Ель финская, береза повислая, береза пушистая, осина	Вейник тростниковидный, кислица обыкновенная, костяника, черника, слабо развитый моховой покров из бореальных мхов
	Ельник черничный	Ель финская, береза пушистая	Черника, майник двулистный, вейник тростниковидный, моховой покров из бореальных мхов

Сосновые леса	Сосняк сложный	Сосна обыкновенная, береза пушистая, осина, клен остролистный (в подлеске)	Черника, майник двулистный, вейник тростниковидный, моховой покров из бореальных мхов развит слабо
	Сосняк черничный	Сосна обыкновенная, ель финская (после рубок – березняк или осинник)	Черника, майник двулистный, молиния голубая, костяника, моховой покров из бореальных мхов
	Сосняк брусничный Сосняк зеленомошный	Сосна обыкновенная	Брусника, ландыш майский, вейник наземный. Моховой покров из бореальных мхов
	Сосняк багульниковый (сфагновый)	Сосна обыкновенная, береза пушистая	Багульник болотный, пушица влагалищная, черника, голубика, моховой покров из сфагновых мхов

Лесная растительность пойм. Пойма р. Убы характеризуется весьма неоднородным растительным покровом и нечеткой дифференциацией рельефа в поперечном сечении. Структурная неоднородность поймы реки такого масштаба проявляется, прежде всего, в продольном направлении, где могут чередоваться участки с очень слабым дренажем (поверхностным стояние воды в течение значительной части лета) и хорошо дренированные участки.

На длительно заливаемой территории в составе растительного покрова значительное участие принимают болотные виды в сочетании с бореальными (табл. 8, столбец 1). В древесном ярусе содоминантами являются береза пушистая и ель европейская. В травяном ярусе в связи с низким покрытием трудно выделить виды-доминанты. По составу константного ядра сообщества этого типа могут быть отнесены к ассоциации *Climacium dendroidis-Piceetum abietis* Korotkov 1991 (Коротков, 1986). В качестве характерных видов этой ассоциации указаны (Korotkov et al., 1991): *Athyrium filix femina*, *Frangula alnus*, *Equisetum sylvaticum*, *Viola epipsila*, *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Climacium dendroides* и др. Большинство этих видов являются константными для пойменных сообществ, описанных в пойме Убы на пониженных участках. Хотя в моховом покрове присутствует *Climacium dendroides*

характерный для данной ассоциации в типичном варианте (Коротков, 1986), встречаемость его невысока.

На хорошо дренированных участках (табл. 8, столбец 3) в составе сообществ высоко участие неморальных видов в сочетании с нитрофильными.

Таблица 8

Константность сосудистых растений в пойменных
лесных сообществах

Ярус	Ассоциация	<i>Clim-Pic</i>	<i>Mai-Pic</i>	<i>Quercu-Til</i>
	Номер столбца	1	2	3
Диагностические виды ассоциаций				
C	<i>Viola epipsila</i>	V		
A-B	<i>Alnus glutinosa</i>	III		I
C	<i>Carex riparia</i>	III		
C	<i>Galium palustre</i>	III		
C	<i>Mentha arvensis</i>	III		
C	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	II	V	II
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	II	V	I
C	<i>Luzula pilosa</i>	II	V	I
C	<i>Calamagrostis arundinacea</i>		V	II
C	<i>Convallaria majalis</i>		V	
C	<i>Maianthemum bifolium</i>	III	IV	II
C	<i>Linnaca borealis</i>		III	
C	<i>Orthilia secunda</i>		III	
C	<i>Pteridium aquilinum</i>		III	
C	<i>Veronica officinalis</i>		III	
A	<i>Pinus sylvestris</i>	I	III	
C	<i>Matteuccia struthiopteris</i>			II
C	<i>Mercurialis perennis</i>			II
C	<i>Adoxa moschatellina</i>			II
C	<i>Aconitum septentrionale</i>			II
Диагностические виды синтаксонов высокого ранга				
A-B	<i>Tilia cordata</i>	III	II	III
C	<i>Aegopodium podagraria</i>	II	I	III
A	<i>Picea abies</i>	III	IV	IV
B-C	<i>Picea abies</i>	II	V	II
Прочие виды				
B2-C	<i>Sorbus aucuparia</i>	III	IV	II
B-C	<i>Fraxulus ulmus</i>	III	V	II

C	<i>Oxalis acetosella</i>	II	II	IV
B2-C	<i>Rubus idaeus</i>	II	II	
C	<i>Trientalis europaea</i>	II	III	II
C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	II		II
C	<i>Athyrium filix-femina</i>	V		IV
C	<i>Filipendula ulmaria</i>	V		III
A	<i>Betula pubescens</i>	IV	I	IV
B1	<i>Betula pubescens</i>	II	I	I
C	<i>Urtica dioica</i>	III		III
C	<i>Carex rhizina</i>	II	II	

Ассоциации: *Clim-Pic* - *Climacio-Piceetum* (р. Уба), *Mai-Pic Maianthemo-Piceetum* (р. Илеть), *Quercu-Til* - *Quercu-Tilietum* (р. Уба). Показана только активная часть таблицы.

В пойме р. Илеть также можно выделить два варианта лесных сообществ. Один характеризуется преобладанием неморальных видов и представлен на хорошо дренированных участках поймы в урочище Кленовая гора. Здесь лесной покров по своему составу практически не отличается от описанного выше для широколиственных лесов водораздела и склонов террас (асс. *Quercu-Tilietum*).

Сообщества с преобладанием бореальных видов характерны для унаследованной (краткопоемной или незаливаемой) поймы в районе пос. Красногорский. Если в первом типе в древостое преобладают широколиственные породы (липа сердцелистная, вяз шершавый, клен остролистный, черемуха), то во втором на первом месте находится ель с примесью сосны и берез. Доминантом нижнего яруса чаще всего оказывается черника. По константности видов эти сообщества наиболее близки к ассоциации *Maianthemo-Piceetum*.

Таким образом, лесная растительность пойм, с одной стороны, имеет значительное сходство с лесами внепойменных территорий, а с другой, обладает некоторой спецификой, отражающейся в присутствии значительного числа болотных и нитрофильных видов растений.

Можно говорить с уверенностью, что по структуре лесные сообщества пойм демонстрируют наибольшую пространственную неоднородность и служат своеобразным хранилищем биологического разнообразия лесного покрова. Несомненно, что пойменная растительность заслуживает с этих позиций более детального изучения.

В заключение приводим предварительный продромус исследованных лесных сообществ национального парка.

Класс *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939

Порядок *Fagetalia sylvaticae* Paw. in Paw., Soko. et Wallish. 1928

П/порядок *Fagetalia sylvaticae* Korotkov 1991

Союз *Carpinion betuli* Issler 1931 em. Mayer 1937 (включая союз *Quercus-Tilion* Solomes et Laivinsh in Solomes 1993)

Ассоциация *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1986

Субассоциация *abietosum sibiricae* (Заугольнова и др., 2000)

Ассоциация *Quercus-Tilietum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomes et al. 1993

Субассоциация *caricetosum pilosae* var. *Aconitum septentrionale* (Заугольнова, Морозова, 2004, в печати)

Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967

Союз *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

п/союз *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981

Ассоциация *Maianthemo-Piceetum* Korotkov 1986

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* K.-Lund 1967

Союз *Dicrano-Pinion* Libbert 1933

п/союз *Cladonio-Pinenion* K.-Lund 1981

Ассоциация *Quercus roboris-Pinetum* J. Mat. 1981

Ассоциация *Vaccinio myrtilli Pinetum* (Kobendza, 1930) Br. Bl. und Vlieger 1993

Ассоциация *Vaccinio vitis-idaea-Pinetum* Sokolowsky 1980

Класс *Vaccinietea uliginosi* Lohm. Et Tx. 1955

Порядок *Vaccinietalia uliginisi* Tx. 1955

Союз *Pino-Ledion* Tx. 1955

Ассоциация *Pino sylvestris-Ledetum* Tx. 1955

Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Mejer-Drees 1936

Ассоциация *Climacio dendroidis-Piceetum abietis* Korotkov 1991

Сопоставление выделенных ассоциаций с оценкой экологических факторов показывает довольно тесную связь между флористическим составом сообществ и экологическими режимами: величина коэффициента Спирмена с первой осью варьирования составляет для увлажнения 0,514, трофности -0,883, обеспеченности азотом - 0,929, кислотностью -0,816, освещенностью - 0,742.

Анализ лесного покрова по флористическому составу показал, что кластеризация методом Варда (на основе евклидова расстояния между описаниями) дает удовлетворительный результат для выделения ассоциаций, наиболее контрастных в экологическом отношении. Выделенные кластеры можно интерпретировать в качестве ассоциаций эколого-флористической классификации по методу Браун-Бланке. Однако отдельные кластеры оказываются неоднородными по эколого-флористической структуре, и последующее разделение кластеров на этой основе позволяет выделить ассоциации, связанные с разным сукцессионным состоянием сообществ. Использование признака доминирования видов деревьев дает дополнительные основания для их сукцессионной характеристики.

Таким образом, с помощью единиц флористической классификации можно установить экологически наиболее четко дифференцированные группы сообществ и тем самым выявить связь между лесной растительностью и условиями местообитаний. Доминантная классификация позволяет выявить набор сукцессионных вариантов, которые могут реализоваться при сходных экологических режимах. Однако в результате многочисленных и долговременных воздействий (пожары, рубки) экологические свойства местообитаний могут измениться в столь значительной степени, что растительность уже не является прямым отражением исходных местообитаний, и соответственно даже при использовании эколого-флористической классификации выявляются только производные варианты сообществ.

Параллельное использование двух классификаций в сочетании с прямой и непрямой ординациями позволяет выявить связь между исходными и производными типами сообществ и построить сукцессионную систему сообществ, связанных друг с другом в процессе восстановительной динамики.

7. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Сосудистые растения

Л.Б.Заугольнова, М.В.Бекмансуров

Видовое разнообразие сосудистых растений оценивалось двумя параметрами – видовой насыщенностью и видовым богатством. В таблице 9 приведены показатели видовой насыщенности для основных ассоциаций лесной растительности внепойменной территории.

Таблица 9

Видовая насыщенность лесных сообществ

Номер	Ассоциации	Доминанты древесного яруса	Среднее число видов на 100 м ²	Диапазоны числа видов		
				Немо- ральных	Боре- альных	Боро- вых
4.1	<i>Quercus-Tilietum</i>	Липа	16,7	10-20	1-2	Нет
4.2		Липа+ель	18,9	7-22	1-8	Редко
4.3		Береза	20,7	14-19	1-5	Нет
4.4	<i>Rhodobryopiceetum</i>	Липа+ель	24,2	10-17	4-11	Редко
4.5		Береза	23,1	7-16	3-9	Редко
4.6		Осина	27,2	9-20	5-12	Редко
4.7		Ель+сосна	26,5	3-14	9-14	1-3
4.8		Осина+береза	21,8	5-15	6-10	1-2
6.1	<i>Maianthemopiceetum</i>	Ель	18,0	1-5	5-16	1-3
6.2	<i>Vaccinio myrtillo-Pinetum</i>	Сосна	14,8	1-6	4-12	1-4
6.3	<i>Quercus-Pinetum</i>	Сосна	19,8	2-6	4-11	2-5
6.4		Осина+береза+сосна	21,5	3-10	5-10	1-4
6.5	<i>Vaccinio vitis idaea-Pinetum</i>	Сосна	19,5	1-5	3-6	4-9
6.6		Сосна	16,5	1-2	3-8	3-7
6.7	<i>Pino-Ledetum</i>	Сосна	8,2	нет	1-3	2

Примечание. Номера соответствуют номеру таблиц (табл. 4 и 5 соответственно) и столбца в этих таблицах.

Видовая насыщенность в указанных ассоциациях сокращается от хвойно-широколиственных лесов (асс. *Rhodobryo-Piceetum*) к соснякам сфагновым (асс. *Pino-Ledetum*). Число неморальных видов достигает максимума в широколиственных (липовых) лесах; затем уменьшается, но в хвойно-широколиственных это сокращение может компенсироваться увеличением числа бореальных видов, а затем уменьшается и их число.

Для каждой из отмеченных ассоциаций (табл. 9) имеет место варьирование видовой насыщенности в зависимости от смены вида-эдификатора. В лесах неморального типа (асс. *Quercus-Tilietum*) наиболее высокие показатели отмечены для производных березняков, где это повышение связано с увеличением доли луговых и опушечных (березняковых) видов. В бореально-неморальных лесах (асс. *Rhodobryo-Piceetum*) максимальная видовая насыщенность отмечена в производных осинниках, где высоких значений достигают как неморальные, так и бореальные виды. В тоже время в производных березняках и березняках с примесью осины видовая насыщенность снижается. Не исключено, что такое снижение связано с послепожарным происхождением, что косвенно подтверждается участием сосны в их составе, а также сходством с явно послепожарными сообществами ассоциации *Quercus-Pinetum*. Все леса бореального типа имеют более низкую видовую насыщенность, при этом она максимальна в производных сообществах, представляющих переход к хвойно-широколиственным лесам. Таким образом, можно заключить, что разнообразие сукцессионных вариантов сообществ, также как и сохранение исходных вариантов лесной растительности служит для поддержания видового разнообразия.

Видовая насыщенность пойменной растительности относительно высока (в среднем 21-25 видов), в их составе увеличивается участие нитрофильных и болотных видов. Гетерогенность экологических режимов в пойме в сочетании с неравномерностью древесного полога создает на ограниченной территории разнообразный набор микросайтов.

Определение непараметрического критерия Спирмена с целью выявления связи между видовой насыщенностью и факторами среды для всех типов сообществ на двух участках (бассейн р. Убы и Кленовая Гора) показало, что высокие коэффициенты корреляции получены только для местообитаний в задровом ландшафте, который характеризуется более широкими диапазонами варьирования всех факторов среды. Коэффициент корреляции Спирмена между видовой насыщенностью (на 100 м²) и экологическими параметрами среды для бассейна р. Убы соот-

ответственно составляет: $Hd = -0,413$; $pH = 0,497$; $Lc = 0,569$; $Rc = 0,732$; $Nt = 0,736$; $Tr = 0,747$. Для сообществ Кленовой Горы все коэффициенты имеют низкие значения и статистически недостоверны, т.е. в условиях с низким диапазоном разброса средних параметров связь между видовой насыщенностью и параметрами среды не выявляется.

Для сообществ задрового ландшафта (бассейн р. Убы) отмечены высокий уровень положительной связи с pH , обеспеченность азотом и трофностью. Видовая насыщенность снижается по мере увеличения кислотности почв в сочетании с высоким увлажнением. Снижение видовой насыщенности также связано с увеличением затенения (при сходных значениях остальных факторов). Близкие по значению коэффициенты корреляции видовой насыщенности с кислотностью, трофностью и богатством почвы азотом объясняются, прежде всего, тем, что все эти факторы взаимно скоррелированы друг с другом.

При сравнении с показателями увлажнения максимальная видовая насыщенность достигается при среднем увлажнении (балловые оценки по шкале $Hd = 13-13,5$) в сочетании с относительно высокими показателях pH . Эта ситуация отражает наиболее распространенный механизм поддержания высокой видовой насыщенности – минимизацию экологических ограничений: чем меньше лимитирующих факторов, тем выше видовая насыщенность. Необходимо учитывать, что параллельно с уменьшением лимитирующих факторов абиотического происхождения возрастает лимитирующее значение такого биотического фактора, как освещенность.

Видовое богатство сосудистых растений было определено на исследованных участках как для каждого из них, так и для отдельных экотопов как общий список видов в составе лесных сообществ на территории каждого из экотопов (табл. 10).

В целом на аналогичных экотопах двух участков биологическое разнообразие сосудистых растений различается несущественно, хотя во всех случаях имеет место тенденция снижения этого показателя в урочище Кленовая Гора. Лесные сообщества Керебеляжского лесничества (бассейн р. Убы) обладают более высоким бета-разнообразием, а на Кленовой Горе они более однообразны. В разных экотопах соотношение видовой насыщенности и видового разнообразия складывается неодинаково. Так, высокое видовое разнообразие может сочетаться с высоким видовым богатством, что обеспечивается значительной неоднородностью растительного покрова (пойма р. Убы). Высокая видовая насыщенность может сочетаться с низким видовым богатством

и низкой степенью гетерогенности (крутые склоны террас), здесь повышение видовой насыщенности обеспечивается благоприятными условиями увлажнения, кислотности и трофности почв, а снижение видového богатства обычно происходит под влиянием низкой освещенности. На пологих склонах водораздельной территории в бассейне р. Убы (Керебеляжское лесничество) повышенное видовое богатство при относительно невысокой видовой насыщенности определяется высокой степенью гетерогенности покрова. Возможно, увеличение видového богатства здесь связано не только с разнообразием среды, но и с варьированием сукцессионного состояния сообществ.

Таблица 10

Видовое богатство, видовая насыщенность (альфа-разнообразие) и дифференцирующее разнообразие (бета-разнообразие) экотопов двух участков (1 – бассейн р. Убы, 2 – Кленовая гора)

Экотоп	Число площадок	Участок	Альфа-разнообразие		Бета-разнообразие
			видовое богатство	видовая насыщенность*	индекс Уиттекера
Плоские участки водораздельных территорий (8)	19	1	80	20,1	2,98
	23	2	48	19,08	1,52
Пологие склоны водораздельных территорий (4)	55	1	113	18,87	4,99
	13	2	41	16,53	1,43
Пойма р. Убы (3)	21	1	143	21,7	5,58
Крутые склоны озерных и речных террас (5)	12	1	75	25,58	1,93
	8	2	59	22,12	1,67
Депрессии на водоразделах (8)	7	1	10	8,1	0,23

* Видовая насыщенность – на 100 м².

На рис. 14 показана специфика структурного разнообразия лесного покрова в разных экотопах на примере бассейна р. Убы). Для экотопа крутых склонов озерной террасы характерно максимальное участие неморальной группы видов; к ней близка структура лесного покрова на пологих склонах речной террасы, но отличается повышенным участием бореальных видов. Лесной покров водораздельных экотопов имеет значительное сходство, правда, на пологих склонах значительно выше участие березняковых, луговых и борových видов и снижается роль неморальных. Последнее обстоятельство находится в связи с более широким

распространением на этом экотопе послепожарных сосняков. Растительный покров пойменного экотопа наиболее разнообразен по своей структуре. Бета-разнообразие сообществ в пределах фитокалены р. Убы по группе сосудистых растений оценивается по индексу Уиттекера как 6,14. Как показывают данные, полученные для бассейна р. Таденки (Оценка и сохранение..., 2000), уровень бета-разнообразия в фитокалене р. Убы сходен с этим показателем для фитокалены р. Таденки (6,5).

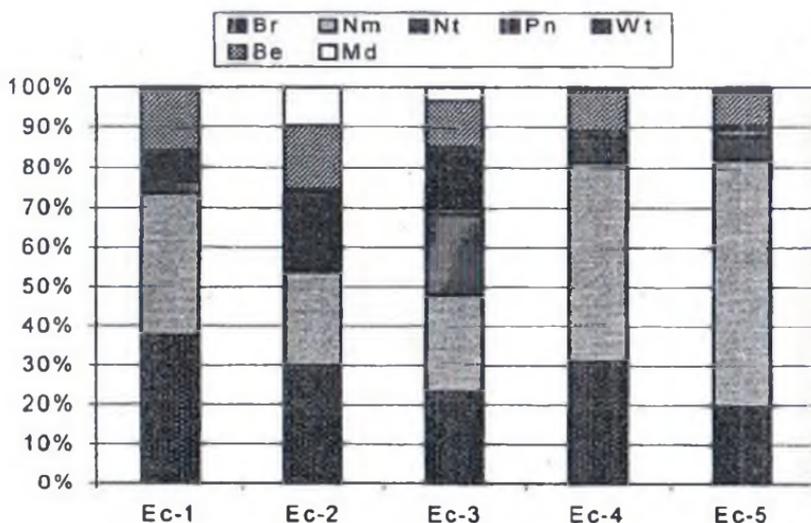


Рис. 14. Эколого-ценотические спектры лесного покрова в разных экотопах в зандровом ландшафте (бассейн р. Убы).

Экотопы: Ec1 - плоские участки водоразделов; Ec2 - пологие склоны водоразделов; Ec3 - пойма р. Убы; Ec4 - пологие склоны террасы р. Убы; Ec5 - крутые склоны озерных террас

В целом для исследованной лесной территории отмечено 210 видов сосудистых растений. Их список приведен в Приложении I; латинские названия даны по сводке С.К.Черепанова (Черепанов, 1995). Хотя лесной покров исследованной территории во всех типах экотопов обнаруживает черты сходства, определяемые зональным положением территории (неморальные и бореальные виды составляют стабильное ядро флоры), на каждом из экотопов формируется лесной покров специфической структуры. Средние показатели видовой насыщенности на лесной территории варьируют в небольших пределах 16-25 видов на 100 м²,

а гетерогенность растительного покрова в разных экотопах различается весьма существенно (Бекмансуров и др., 2001). Стоит отметить, что наибольшее видовое богатство зафиксировано в пойме малой реки, что увеличивает ценность этого экотопа в сохранении биоразнообразия лесной территории.

Моховидные

Г.А.Богданов, Л.Б.Заугольнова, М.В.Бекмансуров

В пределах исследованных лесных сообществ нами обнаружено 111 видов растений, относящихся к отделу Моховидные (Bryophyta). (Приложение II). Среди них 16 видов печеночников из 10 семейств и 95 видов мхов из 23 семейств. Ниже приводится их список. Латинские названия печеночников даны в соответствии со списком Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR (Konstantinova, Potemkin, Schljakov, 1992), Латинские названия мхов – в соответствии с Check-list of mosses of the former USSR (Ignatov, Afonina, 1992).

В исследованных сообществах наиболее широко представлены такие семейства мхов, как Brachytheciaceae – 13 видов, Amblystegiaceae – 12 видов, Sphagnaceae – 10 видов рода *Sphagnum*), Нурпасаеae – 10 видов. В качестве интересной находки среди обнаруженных видов следует отметить реликт третичных лесов – *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. & Mohr, найденный в елово-широколиственном лесу на песчаном субстрате, обжившемся при вывале старовозрастного дерева.

По приуроченности к разным типам микросайтов среди моховидных были выделены следующие экологические группы: эпигейные (обитающие преимущественно на почве); эпигейно-эпиксильные (встречаются как на почве, так и на гниющей древесине в виде валежа); эпифитные (на стволах деревьев), эпифитно-эпиксильные (на стволах и на валеже) и эвритопные. Эпигейные мхи были подразделены на обитающие преимущественно на болотах, бореально-лесные и неморально-лесные (рис. 13). Экологические группы мхов выделены как на основе литературных источников (Гарибова и др., 1978, Абрамов, Волкова, 1998), так и на базе собственных наблюдений в разных точках подзоны хвойно-широколиственных лесов. Вся совокупность мохообразных в составе лесных сообществ рассматривается нами в качестве синузии.

Анализ показал, что синузия мохообразных характеризуется сложной экологической структурой: наиболее многочисленна

группа эпигейных мхов, в которой равномерно представлены болотные, лесные бореальные и лесные неморальные виды; второе место по числу видов занимает группа эпифитных мхов (рис. 15). Группы со смешанным типом (эпигейно-эпиксильные, эпифитно-эпиксильные, эвритопные) также составляют около трети от общего числа видов.

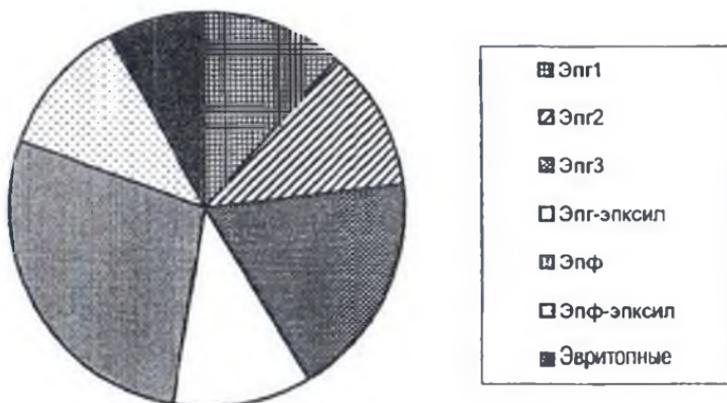


Рис. 15. Соотношение экологических групп в синусии мохообразных для фитоценозы р. Убы
 Группы: эпигейные Эпг1 – болотные; Эпг2 – лесные бореальные; Эпг3 – лесные неморальные; Эпг-эпксил – эпигейно-эпиксильные; Эпф – эпифитные; Эпф-эпксил – эпифитно-эпиксильные

Экологическая структура мохообразных в сообществах, расположенных в отдельных экотопах, была определена как относительная суммарная встречаемость видов определенной экологической группы в соответствующей совокупности геоботанических описаний. В таблице 11 и на рис. 16 приведены результаты анализа видового разнообразия и экологической структуры синусии моховидных фитоценозы р. Убы. Анализ позволяет говорить о том, что в видовом отношении наиболее богат пойменный экотоп, второе место занимает экотоп крутых склонов (5), а совокупность экотопов местных водоразделов (1, 2, 4) характеризуется наименьшим разнообразием.

Специфика синусии мхов состоит в том, что здесь присутствуют виды, характерные для местообитаний с известняковыми породами (*Caliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. in Warnst., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. var. *polycarpus* (Blad. ex Volt)

G. Roth, Fissidens adianthoides Hedw., *Platydictya jungemannioides* (Hedw.) Crum); они встречаются, главным образом, в экотопах местных водоразделов и пойме реки. Скорее всего, это следствие того, что четвертичные отложения здесь перекрывают пермские, содержащие известь, породы, расположенные на небольшой глубине.

Таблица 11

Видовое разнообразие мохообразных в фитокамене р. Убы

Экотопы	Число видов	Число площадок	Относительное видовое богатство*	Видовая насыщенность	Индекс Уиттекера
Фитокамена в целом	90	101	0,9	10,6	7,5
Экотоп 3	54	11	5	15,3	2,5
Экотоп 5	25	9	2,9	7,2	2,5
Экотопы 1, 2, 4	78	78	1	10,6	6,3

* Относительное видовое богатство определено делением числа видов на число площадок.

Экологические структуры пойменного и водораздельных экотопов сходны, что является отражением их общей зональной принадлежности. Она выражается в равновесной встречаемости группы эпигейных и эпифитных мхов. В экотопе крутых склонов (экотоп 5) структура синузии изменяется — сокращается участие эпигейных и увеличивается доля эпифитных и эпигейно-эпиксильных мхов.

Различные формации лесной растительности, расположенные на территории местных водоразделов (в пределах экотопов 1, 2, 4), характеризуются неодинаковым видовым богатством и экологической структурой. Наиболее богата флора мохообразных в смешанно-широколиственных (елово-мелколиственно-липовых и липовых лесах). Структура моховой синузии этих лесов сходна с березняками, что лишней раз подтверждает их сукцессионные взаимосвязи. Напочвенный моховой покров в этих лесах развит слабо (покрытие 5-10%). Прежде всего, это связано с наличием листовой подстилки.

Наиболее бедны в видовом отношении сосновые леса, где структура синузии существенно изменяется: практически в два раза увеличивается встречаемость эпигейных мхов, возрастает и их покрытие. Определение индекса Уиттекера для моховой синузии дает возможность оценить бета-разнообразие (степень

гетерогенности) для фитохор разного масштаба. Для всей фитокалены он равен 7,5; экотопы 3 и 5 характеризуются сходным и значительно более низким уровнем бета-разнообразия, бета-разнообразии в экотопах местного водораздела значительно выше и приближается к таковой у всей фитокалены. Высокая степень гетерогенности в последнем случае, скорее всего, связана с тем, что состав синузии меняется в разных сообществах. Наиболее высока гетерогенность (при низкой видовой насыщенности) в елово-липовых и липовых лесах; весьма однороден состав синузии в сосняках при относительно высокой видовой насыщенности. Остальные сообщества характеризуются средним уровнем бета-разнообразия.

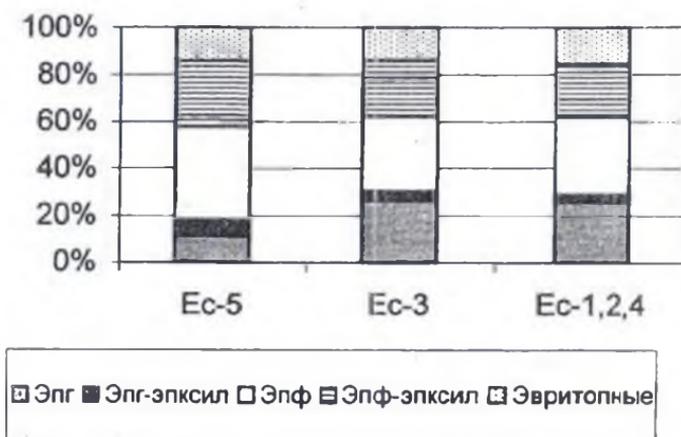


Рис. 16. Экологическая структура синузии мохообразных в разных экотопах. Названия групп – см. рис. 15

Количественные параметры видового разнообразия и его экологическая структура изменяются в пределах фитокалены, согласованно с изменением биоразнообразия сосудистых растений, что отражает экосистемные связи растительных сообществ.

Высокое видовое разнообразие моховой синузии может достигаться за счет: 1) высокой видовой насыщенности в пределах пробной площадки (т.е. гетерогенности более низкого уровня) при среднем уровне бета-разнообразия (т.е. различий между площадками); 2) высокого уровня бета-разнообразия (различий между площадками) при относительно низкой видовой насыщенности пробной площадки.

8. СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ, ИХ СВЯЗЬ С ЛАНДШАФТОМ И ОСОБЕННОСТЯМИ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Л.Б.Заугольнова, М.В.Бекмансуров

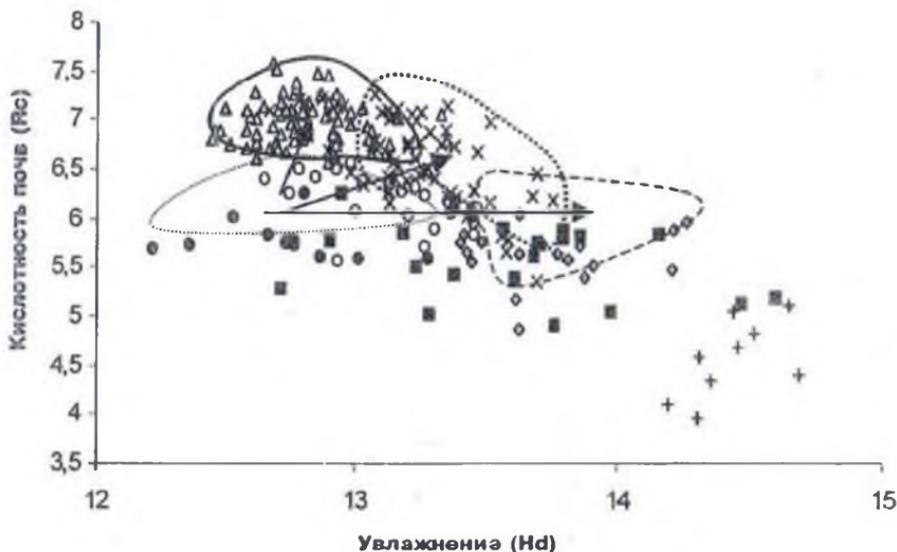
Сукцессионные процессы в растительном покрове на песчаных субстратах

Современный лесной покров национального парка включает, главным образом, формации – липово-еловых, липовых, еловых, сосновых, осиновых и березовых лесов. Растительность в составе этих формаций представлена следующими ассоциациями, выделенными на принципах флористической классификации: липово-еловые леса – *Rhodobryo-Piceetum abietis* subass. *abietetosum sibiricae* липовые – *Quercu-Tilietum* subass. *caricetosum pilosae*, еловые – *Maianthemo-Piceetum abietis*; сосновые леса представлены несколькими ассоциациями: *Vaccinio myrtilli Pinetum* (сосняки черничные), *Quercu-Pinetum* (сосняки травяные с участием неморальных видов деревьев) и *Vaccinio vitis-idaea-Pinetum* (сосняки брусничные). Мелколиственные леса представлены двумя типами осинников (неморальные и бореально-неморальные) и березняками неморального типа; все они являются производными сообществами липовых или липово-еловых лесов и могут рассматриваться как варианты соответствующих ассоциаций (см. раздел, посвященный типологии лесов).

Леса, относящиеся к одной ассоциации по флористической классификации, занимают определенную область экологического пространства, которое в той или иной степени перекрывается с соседними (рис. 17). Широколиственные (липовые) леса занимают наименее кислую и умеренно увлажненную область экологического пространства, смешанные (липово-еловые) сдвинуты в область с более высоким увлажнением и кислотностью, при дальнейшем увеличении увлажнения и кислой реакции почв они сменяются бореальными еловыми лесами. Сосновые леса занимают область с пониженным увлажнением и высокой кислотностью. Подобное явление объясняет возможность трансформаций и постепенной смены одной ассоциации ближайшей по занимаемому экологическому пространству. При сравнении флористического состава мы также сталкиваемся с наличием флористического континуума между ассоциациями. Наличие территориальных контактов и фитоخور с переходной структурой и составом увеличивает возможность взаимных переходов между ассоциациями в процессе их динамики.

На сопоставлении экологического пространства (рис. 17), флористического состава и эколого-ценотической структуры выделенных лесных сообществ можно представить ход восстановительных сукцессий на их продвинутых этапах, поскольку возраст древостоя на исследованных участках достигает 80-100 (редко 200 лет).

В экологическом пространстве асс. *Vaccinio vitis-idaea-Pinetum* наиболее отодвинута от исходного варианта смешанных липово-еловых лесов. Экологическое пространство этой ассоциации перекрывается с экологической областью асс. *Vaccinio myrtilli Pinetum*. Сукцессионные связи между двумя названными ассоциациями подтверждаются как флористическим сходством между ними, так и постепенным усилением позиции ели. Одновременно в этом направлении ослабляется позиция борových видов и усиливается роль более мезофильных и теневыносливых бореальных видов растений.



○ Ass-1 ■ Ass-2 △ Ass-3 × Ass-4 ○ Ass-5 ● Ass-6 + Ass-7

Рис. 17. Экологическое пространство основных ассоциаций лесной растительности

Ассоциации: 1 - *Maianthemo-Piceetum abietis*; 2 - *Vaccinio myrtilli Pinetum*; 3 - *Quercu-Tilietum* subass. *caricetosum pilosae*; 4 - *Rhodobryo-Piceetum abietis* subass. *abietetosum sibiricae*; 5 - *Quercu-Pinetum*; 6 - *Vaccinio vitis-idaea-Pinetum*; 7 - *Pino-Ledetum*

Дальнейший ход восстановительных процессов будет определяться экологическими свойствами местообитаний. Если участок характеризуется избыточным увлажнением в сочетании со слабым дренажем, то вполне вероятно, что внедрение неморальных видов (липы, клена остролистного, дуба) встретит сильное конкурентное сопротивление со стороны ели. В этом случае дальнейшее развитие пойдет в направлении формирования елового леса — ассоциация *Maianthemo-Piceetum abietis*, поскольку ее экологическое пространство перекрывается с ассоциацией *Vaccinio myrtilli Pinetum* именно в области повышенного увлажнения.

На умеренно увлажненных и дренируемых участках позиции неморальных видов деревьев могут усиливаться по мере хода возобновительных процессов: тогда развитие пойдет в направлении формирования ассоциации *Quercus-Pinetum*. Поскольку экологическое пространство этого варианта пересекается с областью, занятой ассоциацией *Rhodobryo-Piceetum abietis*, именно в области пересечения возможно дальнейшее формирование признаков, свойственных смешанному елово-липовому лесу и его постепенное восстановление.

Если на промежуточном этапе восстановления (*Quercus-Pinetum*) осуществляются выборочные или мелкоконтурные вырубki, то восстановительная динамика приводит к формированию на дренированных экотопах осиновых лесов с неморально-бореальным травяно-кустарничковым покровом за счет активного порослевого возобновления осины. Если при этом происходит активный занос зачатков ели и липы, то сукцессия, в конечном итоге, завершается формированием исходного варианта смешанного липово-елового леса.

Широколиственные липовые леса, как правило, редко страдали от пожаров, но чаще были подвержены рубкам. Рубки приводили к возникновению березняков, преимущественно из *Betula pubescens*. Сходство флористического состава и практически полностью совпадающее экологическое пространство березняков и липовых лесов свидетельствуют об их тесных сукцессионных связях. В неморальных березняках обычно сохраняется подрост липы и может появляться семенной дуб и клен остролистный. Поскольку неморальная флора в березняках хорошо сохраняется, восстановление липняков на их месте может происходить довольно быстро.

Сходство эколого-ценотической структуры и флористического состава, перекрывание экологических областей ассоциаций лесной растительности позволяют представить основные

направления на продвинутых этапах восстановительной динамики смешанных и широколиственных лесов (рис. 18) .

Направления послепожарных сукцессий зависят от типа местообитания (степень увлажнения, дренажа и кислотности почвосбразующих пород), скорости внедрения разных видов деревьев (ели или широколиственных пород) и промежуточных воздействий (рубки).

Сукцессионные варианты лесного покрова, формирующиеся на базе основных эколого-ценотических комплексов

Видовой состав эколого-ценотических комплексов и их соотношение в структуре фитокалены существенно меняются под влиянием хозяйственной деятельности человека. Наиболее существенным изменениям подвержены состав и структура древесного полога и степень развития подлеска, более устойчив состав нижнего яруса, однако, соотношение доминантов в синузидных трав также подвержено сукцессионным изменениям.

На базе каждого эколого-ценотического комплекса могут формироваться древостой с разным набором доминантов, что чаще всего отражает сукцессионное состояние этих сообществ. Далее мы рассмотрим основные сукцессионные варианты лесных сообществ, которые могут формироваться на базе двух эколого-ценотических комплексов – неморального и неморально-бореального. На базе неморального комплекса (потенциально – широколиственные леса без ели или с небольшим ее участием) формируется огромное число сочетаний по соотношению доминирующих видов. Представление о числе вариантов производных сообществ на основе сочетания немногих видов-доминантов можно получить при знакомстве с перечнем ассоциаций, выделенных таким комбинативным методом (Леса южного Подмосковья, 1985). В этой работе для лесов неморального комплекса приведено 42 варианта сочетаний по доминированию видов в древесном и травяном ярусах. В целом все это разнообразие можно свести к двум основным группам производных сообществ – с небольшим числом видов-доминантов (олигодоминантные сообщества) и наиболее упрощенные – монодоминантные сообщества. Их общей характеристикой являются одновозрастный состав древостой, относительно четкое разделение на ярусы и отсутствие ветровально-почвенного комплекса.

На базе неморально-бореального комплекса формируется еще более разнообразный спектр сообществ по признаку доминирования в древесном ярусе, поскольку в этом случае кроме

отмеченных выше воздействий (вырубка, распашка, выпас, создание культур) добавляется такой сильный фактор, как пожары. По-видимому, это обстоятельство связано с тем, что хвойные деревья (древестна и опад) представляют собой более легко воспламеняющийся материал по сравнению с лиственными деревьями (особенно липой и осиной).

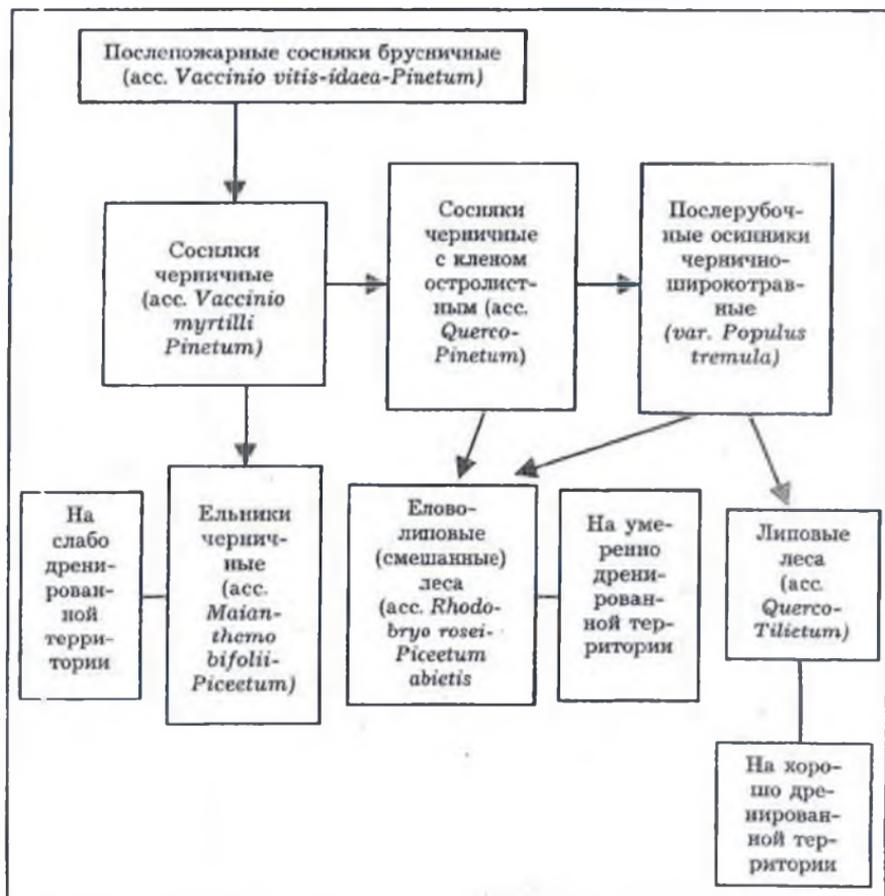


Рис. 18. Схема основных направлений восстановительных сукцессий в лесных сообществах Национального парка «Марий-Чодра»

Остановимся несколько подробнее на том, какое место в сукцессионных процессах занимают весьма распространенные в парке сосновые леса. Во-первых, все эти леса сформировались на месте пожаров. Поскольку сообщества с участием ели, липы, дуба, клена остролистного все же местами избежали этой участи, они послужили источниками семян для возобновительных процессов в послепожарных сосняках, где сформировались разновозрастные древостои. На начальных этапах (в состоянии жердняка) травяной покров практически отсутствовал и сосняки были представлены лишайнико-зеленомошными типами. Однако по мере взросления деревьев, появления прогалин и постепенного проникновения сначала светлюбивых (луговых, опушечных и борových видов), а затем и более теневыносливых (бореальных) формировались сосняки с брусничкой и значительным участием ксеромезофитов в травяном покрове. Надо подчеркнуть, что на этапе ельников-брусничников еще можно обнаружить единичные молодые экземпляры сосны. Постепенно роль бореальных видов увеличивается, возрастает роль черники, появляется подрост ели, клена остролистного, дуба. Но тот уровень освещенности, что формируется на этом этапе развития сосняков уже недостаточен для возобновления сосны – здесь молодые сосны отсутствуют. В травяном покрове из неморальных видов сохраняется лишь ландыш майский, который местами становится доминантом.

Усиление роли таких сильных эдификаторов, как ель и липа, приводит постепенно к изменению условий под пологом леса в сторону неблагоприятную для развития более светлюбивых борových и луговых видов – постепенно они исчезают из состава сообществ, на смену им приходят теневыносливые бореальные (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*), папоротники (*Dryopteris cartusiana*, *Dryopteris filix mas*, *Gymnocarpium dryopteris*) и неморальные виды (*Stellaria holostea*, *Galium odoratum*) преимущественно с вегетативным типом самоподдержания популяций.

Таким образом, при спонтанном развитии сосняки постепенно преобразуются в смешанные липово-еловые или еловые леса с участием мелколиственных пород; поддержание сосняков как типов сообществ в режиме заповедания требует специальных усилий и применения технологий поддержания и восстановления популяций более светлюбивых и мезоксерофильных видов.

Динамика восстановительных процессов в популяциях широколиственных деревьев также имеет свою специфику. Если липа благодаря способности к вегетативному размножению легко вос-

становливается в неморальных березняках и осинниках, то более светолюбивый дуб с семенным способом размножения возобновляется не столь успешно. Наиболее благоприятные условия для этого вида складываются в более светлых сосняках (асс. *Quercus-Pinetum*) и березняках со слабой сомкнутостью полога. В самих широколиственных лесах с доминированием липы и участием дуба в возрасте 100-120 лет складываются неблагоприятные по освещенности условия для возобновления дуба. В этом типе леса процессы возобновления могут начаться только по мере распада древесного полога. Однако есть опасность, что в окнах полога первое место может занять липа и клен остролистный, которые создают очень сильное затенение и перекрывают возможность восстановления дуба.

К сожалению, слабо исследованы сукцессионные варианты в условиях избыточного застойного увлажнения, где представлены сфагновые сосняки. Их существование целиком определяется условиями местообитания; здесь сосна может возобновляться достаточно успешно. Однако наличие возобновления ели, участие березы пушистой позволяет думать, что потенциальный состав древесного яруса в этих условиях должен включать все эти виды, т.е. быть полидоминантным.

Таким образом, в качестве конечных этапов восстановительной динамики лесных сообществ на внепойменной территории парка выступают следующие типы леса: широколиственные (преимущественно липовые с примесью дуба) неморальные, липово-еловые бореально-неморальные и смешанные сосново-сфагновые. Все монодоминантные сообщества являются производными вариантами этих исходных типов.

9. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛУГОВЫХ И ЭКОТОННЫХ СООБЩЕСТВ И ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН БАССЕЙНА р. УБЫ

Л.А.Жукова, Т.В.Иванова

Постоянным элементом растительного покрова лесных территорий являются луговые сообщества. Для лугов водораздельных пространств доказано, что луговые сообщества являются производными, и в прошлом такие открытые участки были заняты лесом. Для луговых сообществ в поймах малых рек также существуют доказательства их лесного прошлого. Однако открытым остается вопрос о том, каким образом в поймах обеспечивается процесс формирования луговых сообществ после уничтожения лесной растительности. Одна из гипотез состоит в том, что часть растений лугов сохраняется в виде почвенного банка семян. Изучение почвенного банка семян и направлено на выяснение правомерности такой гипотезы.

Для исследования почвенного банка семян (ПБС) луговых фитоценозов в пойме лесной р. Убы были выбраны участки, где отмечено наибольшее богатство видов луговой эколого-ценотической группы. Все четыре исследованные участка находятся в непосредственной близости от русла реки (2-25 м), в пределах непереработанной поймы, при этом участки I, II, III расположены в березняке. Они наиболее приближены к руслу реки и находятся от него на расстоянии 2-3-х метров; эти участки характеризуются постоянным повышенным увлажнением и песчаными наносами мощностью от 2-х до 15 см. Древесный полог разреженный и представлен *Betula pubescens* (А ярус) и *Alnus incana* (В ярус); в травяном покрове наиболее обильны виды черноольшанниковой (нитрофильной) эколого-ценотической группы (ЭЦГ): *Carex acuta*, *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*. Участки I, II нерегулярно выкашиваются.

На участке IV расположено луговое сообщество. Он удален от русла реки и вследствие этого наиболее сухой. Доминирующими видами являются *Glechoma hederacea*, *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, *Ranunculus acris*. Хозяйственная деятельность здесь более интенсивна. Сенокосение более часто, хотя удаленность от населенных пунктов мешает регулярному использованию луга. Для лугов в пойме р. Убы следует отметить относительно высокое (12-16%) участие лесных видов (березняковой и черноольшанниковой ЭЦГ), а доля луговых растений

здесь несколько меньше, чем в типичных луговых фитоценозах (28%). Таким образом, пойменные луга по р. Убе еще несут вполне четкие следы своего происхождения от лесных сообществ (табл. 12).

Таблица 12

Участие эколого-ценологических групп в фитоценозах бассейна р. Убы в Национальном парке «Марий Чодра»

Фито- ценозы	Эколого-ценологические группы										Σ**
	Pn	Br	Be	Nm	Nt	Wt	W	Md	Rud	ExEd	
I mixp	5 6,9	18 24,7	7 9,6	11 15,1	12 16,4	14 19,2	2 2,7	2 2,7	2 2,7		73
II bp	2 2,5	16 20,3	7 8,9	15 19,0	16 20,3	17 21,5	—	4 5,1	1 1,2	1 1,2	79
III mixt	1 2,0	11 22,0	6 12,0	11 22,0	10 20,0	7 14,0	—	2 4,0	1 2,0	1 2,0	50
IV lug	2 2,8	4 9,5	7 16,7	3 7,1	5 11,9	5 11,9	—	12 28,6	—	4 9,5	42
V pic	3 9,0	12 36,4	4 12,1	4 12,1	6 18,2	2 6,1	—	2 6,1	—	—	33
VI lug*	—	1 2,7	1 2,7	1 2,7	—	1 2,7	—	27 73,0	2 5,4	4 10,8	37
VII lug*	—	1 2,5	—	—	—	2 5,0	—	31 80,0	2 5,0	3 7,5	39

* — луговые участки расположены на водоразделе (окрестности д. Алексеевки, ИЦ «Марий-Чодра»). Для каждого фитоценоза в первой строке приведена видовая насыщенность, во второй — доля в % от общего числа ЦП видов.

Эколого-ценологические группы: Pn — боровая, Br — бореальная, Be — березняковая, Nm — неморальная, Nt — нитрофильная, Wt — вводно-болотная, W — водная, Md — луговая, Rud — рудеральная, ExEd — опушечная.

** — флористическое богатство.

Кроме упомянутых выше фитоценозов в пойме Убы выделяются еще три лесных сообщества: смешанный елово-широколиственный лес с участием липы мелколистной (mixt), мелколиственно-хвойный с участием ели финской и сосны обыкновенной (mixp) и еловый лес (pic). Для более детальной характеристики растительного покрова были проведены сопоставление эколого-ценологической структуры перечисленных сообществ и оценка их видового богатства. Сделанные на этих пойменных участках геоботанические описания показали, что флористическое богатство изученных фитоценозов составляет от 63

до 79 видов (табл. 12). Максимальная видовая насыщенность отмечена в хвойно-широколиственном лесу (35 видов) при более высоком богатстве почвы азотом (5,87), при близкой к нейтральной кислотности почвы, среднем уровне увлажнения и освещении (табл. 13). Минимальная видовая насыщенность (10-16 видов) зарегистрирована в ельнике майниковым.

Анализ принадлежности ЦП разных видов к эколого-ценотическим группам показал довольно четкую картину их доминирования в составе соответствующих ценозов. В смешанных с примесью ели финской (mixp), как и в еловых лесах (pic), участие бореальной группы оказывается максимальным, в березняках (bp) высока доля водно-болотных растений.

Обработка геоботанических описаний с помощью программного комплекса Ecoscale, разработанного сотрудниками ПушГУ А.С.Комаровым, Л.Г.Ханиной, Л.Б.Заугольной (1991) позволила расположить обследованные участки в экологические ряды по богатству почвы и освещенности (табл. 13) и выявить достаточно четкую зависимость: с одной стороны – увеличение доли луговых растений по мере возрастания почвенного богатства, с другой – уменьшение их участия при большем затенении. В тоже время ослабление светового режима приводит к увеличению доли бореальных элементов.

Иная картина выявляется при обследовании двух плакорных луговых участков в окрестности д. Алексеевка. В них эколого-ценотическая луговая группа составляет 73,0-80,0%, встречаются в небольшом количестве ЦП растений опушечной (7,5-10,8%) и сорной (5,0-5,4%) эколого-ценотических групп, в то время как численность ЦП растений бореальной, неморальной и березовой ЭЦГ групп крайне мала (2,5-2,7%).

Таблица 13

Экологическая характеристика поймы р. Убы

Фитоценозы	Hd°	Tr°	Nt°	Rc°	Lc°
Mixp	14,46	6,02	5,62	6,61	4,45
Bp	14,12	6,20	6,07	6,68	4,73
mixt	14,16	6,21	5,87	6,73	4,72
pic	13,79	5,40	5,45	5,97	5,17
lug	13,28	6,80	5,34	6,90	3,85

* Hd – шкала увлажнения; Tr – термоклиматическая шкала; Nt – шкала богатства почв азотом; Rc – шкала кислотности; Lc – шкала освещенности.

Столь резкое различие во флористическом составе луговых фитоценозов поймы Убы и водораздела, по-видимому, объясняется почти полным отсутствием хозяйственной деятельности в пойме. Только на луговых участках изредка производят покосы. В то же время материковые луга в окрестностях дер. Алексеевка регулярно используются как сенокосно-пастбищные угодья.

Сопоставление видового состава лугов поймы р. Убы с луговыми сообществами на водоразделе и террасе показало, что они существенно различаются, о чем свидетельствует коэффициент общности флористического состава Жаккара (0,23-0,45) (табл. 14). Наиболее близкими по видовому составу оказались березняки и луга водораздела в окрестностях д. Алексеевка. Анализ флористических списков показал, что виды растений, принадлежащие луговой эколого-ценотический группе в остальных фитоценозах водораздела и террасы встречаются крайне редко. Однако в составе березняков зарегистрированы ЦП таких видов, как *Brotopsis inermis*, *Festuca pratensis*, *Galium mollugo*, *Veronica chamaedrys*; в ельниках — *Ranunculus acris*, а *Glechoma hederacea* обнаружена в еловых, в смешанных с елью финской лесах, в березняках. Таким образом, для луговых участков поймы р. Убы более типичны луговые травы, составляющими, однако, только 28,6%. Остальные виды относятся к березняковой, водноболотной, черноольшанниковой, бореальной и опушечной ЭЦГ. Это свидетельствует о своеобразном наборе ценопопуляций растений в сформировавшихся луговых сообществах неразработанной поймы Убы, состав которых ближе к лесным фитоценозам.

Таблица 14

Коэффициент общности видового состава фитоценозов (коэффициент Жаккара)

Пойма	Терраса				Водораздел	
	mixp	bp	mixt	pic	mixp	bp
mixp	0,23	—	—	—	0,23	—
bp	—	0,26	—	—	—	0,45
mixt	—	—	0,24	—	—	—
pic	—	—	—	0,37	—	—

Дополнительно были проведены специальные наблюдения за распространением луговых растений по лесным дорогам Национального парка «Марий Чодра». На лесных дорогах в пределах поймы р. Убы наиболее часто встречаются такие луговые растения, как *Agrostis tenuis*, *Dianthus fischeri*, *Plantago major*, *P. media*,

Pimpinella saxifraga, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*. Всего нами был обнаружен 51 вид цветковых растений, среди которых луговая ЭЦГ составляет 64,7%, незначительная часть (0,5-2,5%) видов относится к ЭЦГ чернольшанников, сухих боров, березняков, луговостепных, опушечных и водно-болотных местобитаний. Большинство этих видов характеризуется как семенным, так и вегетативным способом размножения, что обеспечивает их внедрение и самоподдержание вдоль лесных дорог и просек.

Для выяснения источников запаса семян и рефугиумов луговых растений было проведено специальное исследование почвенного банка семян. В работе использовался метод «проращивания семян в почве» (Работнов, 1982), при этом учитывались только жизнеспособные семена, количество которых определяли как число появившихся проростков. На каждом из четырех участков поймы Убы закладывали площадки 100 м² (10×10 м). В пределах каждой площадки намечали 3 точки, в которых брали почвенные образцы. Точки взятия проб располагались более или менее равномерно по всему участку в наиболее типичных местах и отстояли друг от друга на расстоянии 4-5 м. Для извлечения почвенных образцов использовали специальный металлический бур d=10 см. Образцы извлекали в следующей последовательности: 5 верхних слоев по 2 см (0-2; 2-4; 4-6; 6-8; 8-10 см) и 3 нижних – по 5 см (10-15; 15-20; 20-25 см). Таким образом, общая глубина почвенного образца составляла 25 см.

Образцы отбирали в середине июня 2001 года до созревания семян большинства видов растений, но уже после появления весенних всходов этого года. Таким образом, мы старались исключить семена растений, которые образуют только временный запас в почве. С 1 по 23 июля образцы в высушенном состоянии хранились при температуре 1-3°C. Подсушивание почвенной массы не вызывает гибели семян, а, напротив, стимулирует их прорастание в дальнейшем (Петров, 1989). В последующем взятые образцы помещали в чашки Петри, которые выставляли в светлое помещение; периодически, по мере необходимости, увлажняли образцы. Один раз в неделю осматривали чашки Петри для выявления появившихся всходов. Проращивание проводили в течение 2-х месяцев – с 30 июля до 30 сентября 2001 года.

Для определения видовой принадлежности появившихся всходов использовали онтогенетический гербарий луговых видов растений кафедры экологии МарГУ, собственные рисунки проростков, рисунки, выполненные С.Е.Королевым, определители всходов сорных растений (Васильченко, 1960; Краль, 1973;

Фисюнов, 1976;), определитель кормовых злаков и бобовых в нецветущем состоянии (Голубинцева, Лебедев, 1959), определитель всходов луговых трав (Кралль, 1973), ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмоскovie (Рысина, 1973), определитель луговых злаковых трав Нечерноземной зоны (Виноградова, 1984).

В почве луговых сообществ в пойме р. Убы обнаружено от 334 до 1417 шт./м² всхожих семян разных видов (табл. 15). Запас жизнеспособных семян оказался значительно меньше, чем было установлено другими исследователями в пойменных луговых фитоценозах в бывшем СССР и за рубежом, где регистрировали от нескольких тысяч до 10-20 тысяч и более на 1 м² (Котелина, 1967; Зеленчук, 1968; Работнов, 1969, 1982; Семенова, 1994; Williams, 1985; Ryser, Gigon, 1986; Kadereit, 1980).

Таблица 15

Количество жизнеспособных семян
в почве исследованных участков поймы р. Убы

Участок	I	II	III	IV
Кол-во всхожих семян, шт./м ²	334,4	939,5	1417,2	1242
Количество семян <i>Urtica dioica</i> , шт./м ²	127,4	143,3	509,6	63,7
Обилие <i>Urtica dioica</i> в травостое*	г	3	1	+

* баллы шкалы обилия по Браун-Бланке.

Интересные закономерности наблюдаются в вертикальном размещении всхожих семян в почве (табл. 16).

Таблица 16

Вертикальное размещение жизнеспособных семян
в почве исследуемых участков в пойме р. Убы

Слой (см)	Участки фитоценозов							
	I		IV		II		III	
	абс.	%	абс.	%	Абс.	%	абс.	%
0-2	5	23,81	0	0	34	43,59	8	13,56
2-4	2	9,52	7	7,87	15	19,23	14	23,73
4-6	1	4,76	1	1,12	2	2,56	16	27,12
6-8	1	4,76	7	7,87	5	6,41	8	13,56
8-10	1	4,76	4	4,49	1	1,28	0	0
10-15	4	19,05	21	23,6	4	5,13	1	1,69
15-20	7	33,33	33	37,08	2	2,56	10	16,95
20-25	0	0	16	17,98	15	19,23	2	3,39
Σ	21	100	89	100	78	100	59	100

Для всех участков характерно увеличение количества семян в нижних (10-25 см) слоях почвы. Наиболее существенно такое повышение на участках I и IV. Здесь зарегистрировано снижение числа жизнеспособных семян с увеличением толщины почвенного горизонта (до 8 см). Наибольшее количество семян приходится на глубину 15-25 см, где сосредоточено 52-78% от всего количества ПБС (Иванова, 2002).

Так как эти участки располагаются в непосредственной близости к руслу р. Убы и характеризуются густым увлажнением вследствие близости грунтовых вод и поднятия уровня реки во время осадков в летний период, можно предположить, что ведущими факторами, обуславливающими массовое накопление семян в глубоких слоях почвы, является отложение наносного песка, ила, а также вымывание семян благодаря затоплению во время половодья и обильных дождей.

В литературе известны подобные ситуации. Так, Т.К.Зеленчук (1968) отмечает, что в некоторых лесных почвах минимальное количество жизнеспособных семян также находится в верхнем горизонте почвы – до 5 см (10-15% от общего числа). Далее происходит постепенное нарастание запаса семян в горизонте 15-20 см, но глубже их количество вновь убывает.

Иначе складывается размещение ПБС на II и III участках. Наиболее насыщенными (71,79-77,97%) в количественном отношении являются верхние (до 8 см) горизонты почвы. Подобные результаты получены нами при изучении ПБС центральной и прирусловой частей поймы р. Малая Кокшага. Это явление отмечает ряд исследователей, также обнаруживших наибольшую количественную насыщенность жизнеспособными семенами верхних (до 10 см) слоев почвы пастбищ (Пятин, 1970), степей (Мовчан, Осычнюк, 1985) и мелкозлаково-разнотравного луга (Джалилова, 1964).

В почвенном банке семян (ПБС) луговых сообществ в пойме р. Убы доминируют семена *Urtica dioica* – лесного мезофильного и нитрофильного вида. Их количество – от 63 до 509 шт./м², что составляет 5-37% от общего числа жизнеспособных семян на участке. Семена *Urtica dioica* обладают способностью сохранять жизнеспособность и прорасти в условиях длительного затопления (наибольшее их количество зарегистрировано на постоянно увлажненных II и III участках). Однако долевое участие семян крапивы в ПБС не связано прямо с обилием вида, но резко возрастает на лугах при более интенсивном плодоношении и за счет лучшей освещенности. В таких условиях семена этого вида активно прорастают. Этот вид формирует подвижный, быстро

реализующийся и пополняющийся банк семян, что отражает реактивные свойства данного вида (R-вид, или эксплерент по классификации Л.Г.Раменского (1935) – Грайма) (1979).

Сравнение видового состава жизнеспособных семян почвенного банка в луговых фитоценозах неразработанной поймы р. Убы и разработанной поймы р. М.Кокшага показало отсутствие семян древесных видов и в том, и в другом случае. Работником Т.А. (1982) указывает, что жизнеспособные семена основных доминантов древесного яруса коренных насаждений (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* др.) отсутствуют в почвах лесов или содержатся в них в небольшом количестве. Большая часть их, поступающих на поверхность почвы, быстро уничтожаются животными, прорастает (например, *Betula* и *Populus tremula*) (Карпов, 1969), или теряет всхожесть. Стратегия жизни этих видов растений, очевидно, не включает способность накапливать в почве жизнеспособные семена. Можно также предположить, что часть семян вымокает и погибает в условиях постоянного увлажнения (Иванова, 2003).

Для почвенного банка семян в пойме р. Убы характерна низкая видовая насыщенность: кроме *Urtica dioica*, также отсутствуют всхожие семена многих типичных луговых растений. В нем присутствуют всхожие семена *Anthriscus sylvestris*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago major*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus auricomus*, *Ranunculus repens*, *Urtica dioica*, *Veronica chamaedrys*. Следовательно, ПБС не может обеспечивать самоподдержание в ЦП луговых растений. Возможно, что эти различия ПБС малых и средних рек связаны с тем, что в первом случае исследованные луговые сообщества еще не потеряли связи с исходными лесными сообществами и не приобрели всех типичных свойств лугов.

Таким образом, в растительном покрове бассейна р. Убы как в ныне существующих фитоценозах, так и в почвенном банке семян содержится незначительное число видов современной луговой флоры, что, вероятно, связано со слабым хозяйственным использованием данной территории.

Анализ флористического состава фитоценозов поймы реки Убы по группам жизненных форм (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1971; Жукова и др., 1989) показывает четкое преобладание длиннокорневищных и короткорневищных растений, что, видимо, связано с достаточной подвижностью субстрата и господством вегетативного способа самоподдержания ЦП. В четырех лесных биотопах существенную роль играют деревья и кустар-

ники (табл. 17). На луговых участках доля древесных растений мала, или они полностью отсутствуют; участие длиннокорневищных и короткокорневищных растений вначале усиливается, но в дальнейшем увеличивается доля стержнекорневых трав и рыхлодерновинных злаков (табл. 17), что соответствует спектрограммам жизненных форм в пойменных луговых сообществах более крупных рек (Жукова, 1995).

Таблица 17

Распределение биоморфологических групп растений в фитоценозах бассейна поймы р. Убы и на луговых участках водораздела в Национальном парке «Марий Чодра» (%)

№	Жизненные формы	Участки фитоценозов						
		I	II	III	IV	V	VI*	VII*
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Древесные, %	27,3	18,9	20,0	0	30,4	0	0
	Деревья одноствольные	1/12,3*	9/11,3	6/12,0	-	2/6,1	-	-
2	Деревья, кустарники, куртины	4/5,5	1/1,3	3/6,0	-	2/6,1	-	-
3	Кустаряники	5/6,8	5/6,3	1/2.	-	-	-	-
4	Кустарнички	2/2,7	-	-	-	3/9,1	-	-
5	Полудревесные: полукустарники, лианы	1,4	2,6	1,2	0	3,0	0	0
		-	1/1,3	,0	-	3/9,1	-0	-
6	Полукустарнички	1/1,4	1/1,3	-	-	1/3,0	-	-
	Травы	71,3	78,5	78,8	100	66,6	100	100
	Малолетники	1/1,4	-	3/6,0	1/2,4	-	-	-
	Однолетники	4/5,5	1/1,3	3/6,0	1/2,4	-	-	-
	Многолетники, %	64,1	77,2	66,8	35,2	66,6	100	100
7	Из многолетних трав: Стержнекорневые	3/4,1	3/3,8	-	2/4,8	-	7/18,9	11/30,0
8	Стержнекорневые-корнеотпрысковые	1/1,4	1/1,3	-	-	-	2/5,4	2/5,0
9	Стержнекорневые-вертикально-короткокорневищные	1/1,4	2/2,5	-	4/9,5	6/18,2	2/5,4	1/2,5
10	Короткокорневищные	10/13,7	13/16,4	10/20	8/19,0	6/18,2	5/13,5	4/10,0
11	Длиннокорневищные	12/16,4	24/30,3	7/14,0	12/28,6	1/3,0	4/10,8	5/12,5
12	Коротко-длиннокорневищные	1/1,4	1/1,3	1/2,0	1/2,4	1/3,0	1/2,7	-
13	Кистекокорневые	2/2,7	4/5,1	-	3/7,1	1/3,0	4/10,8	3/7,5
14	Наземно-ползучие	1/1,4	1/1,3	1/2,0	2/4,8	1/3,0	3/8,1	4/10,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9
15	Наземно-столонообразующие	3/ 4,1	2/2,5	5/10	2/4,8	2/6,1	3/8,1	1/2,0
16	Подземно-столонообразующие	5/6,8	5/6,3	1/2,0	1/2,4	-	-	-
17	Подземностолоно-клубнеобразующие	1/1,4	1/1,3	1/2,0	-	-	-	-
18	Шлотнодерновинные	1/1,4		2/4,0	1/2,4		1/2,7	1/2,0
19	Рыхлодерновинные	3/ 4,1	1/1,3	2/4,0	1/2,4	2/6,1	4/10,8	5/12,0
20	Корневищно-дерновинные	3/ 4,1	3/3,8	3/6,0	3/7,1	1/3,0	1/2,7	2/5,0
	Всего видов	73	79	50	42	33	37	39

* Луговые участки на водоразделе в окрестностях деревни Алексеевка.

** В числителе – количество видов данной жизненной формы, в знаменателе – процент от общего числа видов.

Морфологический анализ изученных луговых сообществ поймы и водоразделов с позиций биоморфного состава фитоценозов показал явное доминирование вегетативно-подвижных растений по сравнению с вегетативно-малоподвижными. Это еще раз подтверждает преобладание на лугах вегетативных способов самоподдержания ЦП благодаря интенсивному вегетативному размножению у большинства видов и ослабление семенного возобновления их популяций (табл. 17).

Выявление экологического разнообразия сообществ требует более детальной экологической характеристики отдельных видов по отношению к рассматриваемым абиотическим факторам. Использование диапазонных экологических шкал Д.Н.Цыганова позволяет уточнить существующие представления об экологической валентности (ЭВ) видов как мере приспособленности вида к изменению одного экологического фактора. Мы предлагаем рассчитывать ЭВ как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятых данным видом, к общей протяженности этой шкалы. Популяции видов с низкой ЭВ могут выносить лишь ограниченные вариации экологического фактора (стеновалентные); популяции видов с высокой ЭВ способны занимать различные местообитания или экотопы с чрезвычайно изменчивыми условиями (эвривалентные). В основе предлагаемого нами нового принципа определения стено-эвривалентности каждого вида лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными (СВ) считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, а эвривалентными

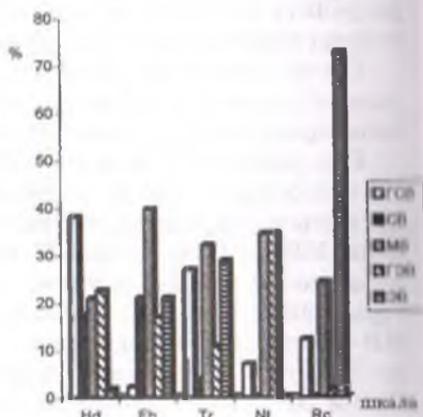
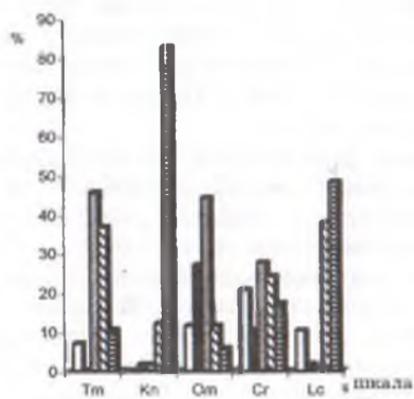
(ЭВ) – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентные – составляют промежуточную фракцию, которую целесообразно разделить на гемистеновалентные (ГСВ), мезовалентные (МВ) и гемизвривалентные (ГЭВ) фракции (см. раздел «Методика»).

Соотношение фракций определяет структуру экологического разнообразия фитоценозов и почвенного банка семян и может быть представлено спектрограммами (рис. 19).

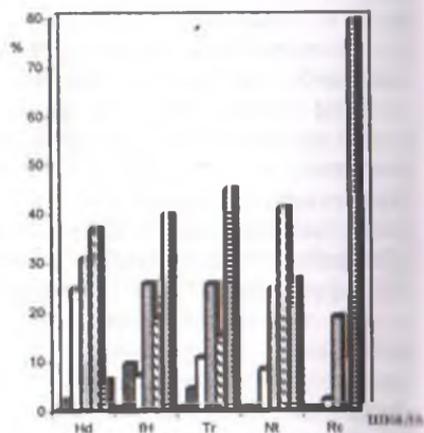
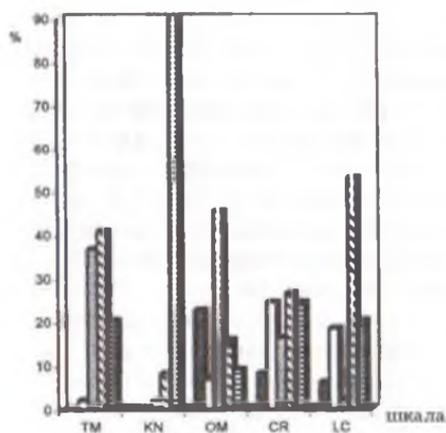
Распределение видов изученных фитоценозов по фракциям ЭВ показывает, что в рассматриваемом геоморфологическом ряду в спектрограммах термоклиматической шкалы преобладают виды МВ- и ГЭВ-фракций; по шкалам континентальности и освещенности – ЭВ-фракция, кроме участков водораздела, на которых лидирует ГЭВ-фракция; по омброклиматической шкале – МВ-фракция. По криоклиматической шкале и шкале богатства почв азотом возможно доминирование разных фракций (МВ, ГЭВ и ЭВ). По шкале кислотности почвы отмечается абсолютное лидерство ЭВ-фракции на всех участках; по шкалам переменной увлажненности и богатства почв – на 2-х участках, кроме пойменных сообществ р. Убы, где преобладает МВ-фракция. Только шкала увлажнения составляет явное исключение, так как в пойменных и придорожных сообществах лидирует фракция СВ, а на водоразделе – фракция ГСВ.

В почвенном банке семян выявляется достаточно большое разнообразие экологических валентностей видов по отношению к пяти климатическим факторам. Согласно предлагаемому правилу выделения стено-эвривалентных фракций (см. раздел «Методика») все 5 фракций были обнаружены только в пределах криоклиматической шкалы, причем фракции ГСВ, ГЭВ и ЭВ встречались в одинаковой пропорции и составляли в сумме 75%. По омброклиматической шкале обнаружены только СВ-, ГСВ- и МВ-фракции, ГЭВ и ЭВ отсутствуют полностью.

По термоклиматической шкале и шкале континентальности, напротив, отсутствуют стено-и гемистеновалентные виды, а в шкале континентальности – и мезовалентные. Следовательно, в банке накапливают семена видов с широкой амплитудой адаптаций. Особенно четко это проявляется по шкале освещенности (Lc) и ряду почвенных шкал (Fh, Tr, Nt, Rc), где во всех этих случаях господствуют эвривалентные виды. Исключение составляют шкала увлажнения (Hd), в которой, напротив, отсутствуют ЭВ виды, доминируют ГЭВ, на 2-м месте ГСВ, встречаются и СВ- и МВ-фракции.

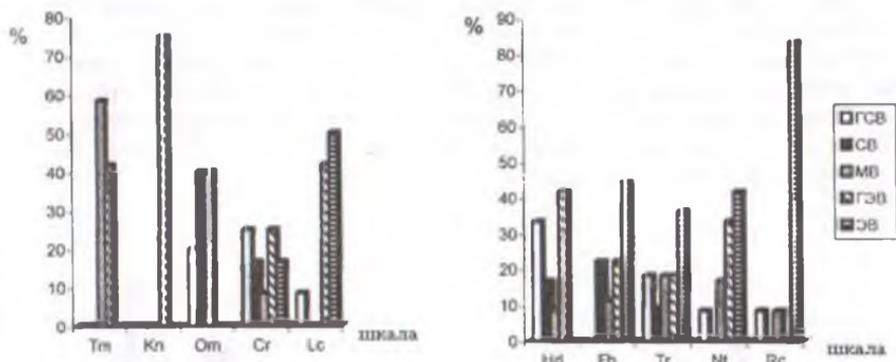


А

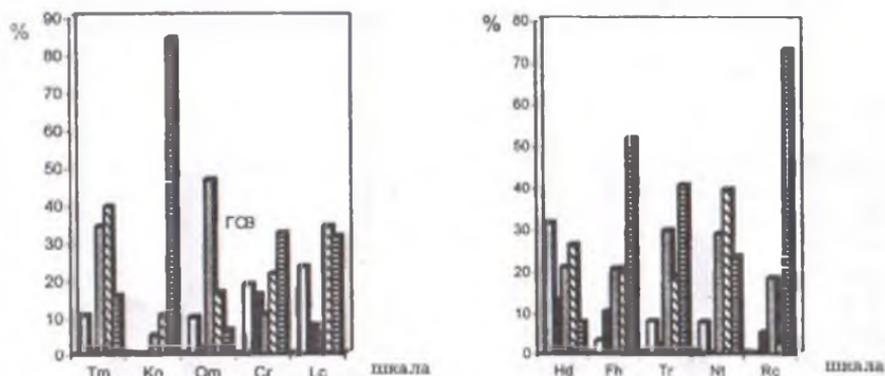


Б

Рис. 19. Лист 1



В



Г

Рис. 19. Лист 2. Соотношение стено-мезо и эвривалентных фракций в луговых и экотонных сообществах и в ПБС в бассейне р. Убы:

- А – луговые фитоценозы поймы;
- Б – луговые фитоценозы водораздела;
- В – ПБС;
- Г – рудеральные сообщества на дорогах

Если оценить степень толерантности видов ПБС сообществ поймы р. Убы, рассчитав индекс толерантности I_t (см. раздел «Методика»), то можно убедиться, что по сумме рассматриваемых экологических факторов, в большинстве своем они принадлежат гемизврибионтным видам (50%), второе место занимают мезобионты, третье – эврибионты, две группы – СБ и ГСБ – отсутствуют полностью (рис. 20).

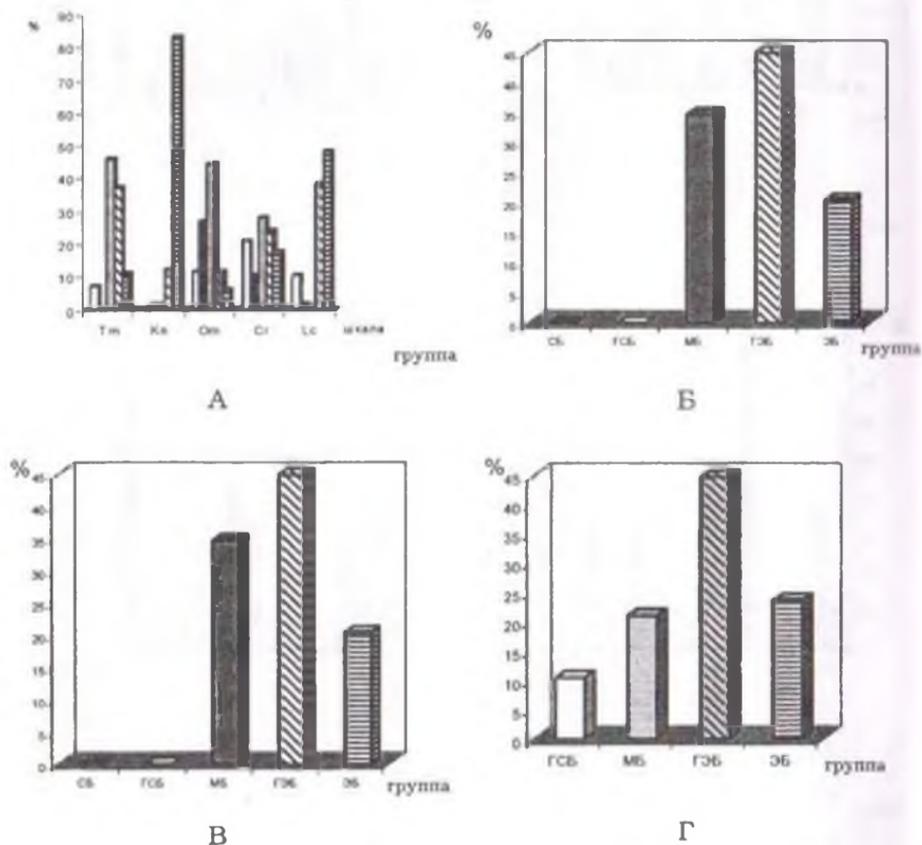


Рис. 20. Соотношение стено-мезо- и эврибионтных групп в луговых и экотонных сообществах и в ПБС в бассейне р. Убы: А – луговые фитоценозы поймы; Б – луговые фитоценозы водораздела; В – ПБС; Г – дороги

При сопоставлении флористических списков всех 3-х сообществ и ПБС удалось выяснить, что все четыре объекта исследу-

дования имеют четыре общих вида: *Plantago media* – гемизврибионт (It=0,61, СВ позиция – 1, ЭВ позиция – 2), *Prunella vulgaris* – гемизврибионт (It=0,59, СВ позиции отсутствуют, ЭВ позиции – 5); *Ranunculus repens* – эврибионт (It=0,67, СВ позиция – 1, ГСВ позиция – 1, ЭВ позиций – 5); *Veronica chamaedrys* – гемизврибионт (It=0,60, СВ позиция – 1, ГСВ-1, ЭВ позиций – 5). Таким образом, эти виды распределяются между 2 группами – ГЭБ (3 вида) и ЭБ (1 вид).

Максимальное число общих видов (10) обнаружено для пойменных участков р. Убы и их ПБС. Эти виды распределились между 3 группами: преобладает группа ГЭБ (6 видов), МБ группа (3 вида), ЭБ группа (1 вид). Сопоставление ПБС и придорожных сообществ выявило 7 общих видов, ПБС и луговых участков водораздела – 5 видов. И в том, и другом случае эти виды принадлежат в основном гемизврибионтной или эврибионтной группам (Приложение IV).

Таким образом, проведенный экологический анализ показал, что в ПБС неразработанной поймы р. Убы, как и в пойменных, водораздельных и придорожных фитоценозах, сохраняются в функционирующем или латентном состоянии ЦП видов с достаточно широкими экологическими адаптациями, способными быстро реагировать на изменение экотопа.

Следовательно, можно говорить о том, что формирование лугов на месте пойменных лесов происходит в основном за счет двух эколого-ценотических групп видов: 1) луговой и березняковой ЭЦГ, сохраняющихся в составе лесных сообществ и 2) собственно луговой ЭЦГ, виды которой переносятся человеком, животными или полыми водами. Запас семян в банке лесных почв пойм способствует воспроизведению ЦП ряда видов луговых сообществ. В рассмотренных луговых сообществах, как и в ПБС, преобладают в основном ГЭБ виды, проявляющие стеновалентные или гемистеновалентные позиции по ограниченному числу факторов, прежде всего, переменности увлажнения (Fh шкала) и увлажнения почв (Hd шкала), по количеству выпадаемых осадков (Om шкала). Вероятно, именно эти факторы (из рассмотренных нами) и выступают в роли лимитирующих для распространения и нормального функционирования ЦП видов луговых растений.

Таким образом, полученные материалы подтверждают предположения фитоценологов и луговедов (Еленевский, 1936; Шенников, 1941; Работнов, 1984) об антропогенной природе луговых сообществ как на водоразделах, так и в поймах, и о решающей роли сенокосно-пастбищного режима для сохранения луговых фитоценозов. В то же время опушки лесов, луговые поляны, лесные дороги и выпасаемые осветленные леса являются своеобразными рефугиумами луговой флоры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

М.В.Бекмансуров, Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова

Растительный покров Национального парка «Марий Чодра» характеризуется высоким таксономическим, структурным и типологическим разнообразием, которое объясняется совокупностью взаимодействующих и взаимодополняющих факторов. Исследованная территория располагается на границах подзон южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов, а также Европейской и Западно-Сибирской флористических провинций. Это откладывает отпечаток на флоры сосудистых растений, мохообразных и лишайников, в составе которых доминируют и находятся в примерно равном соотношении бореальные и неморальные виды. В процессе геоботанических описаний обнаружено 210 видов сосудистых растений, 111 видов – мохообразных и 136 видов лишайников, из которых 18 видов впервые указаны для территории Республики Марий Эл, а 4 вида включены в Красную книгу бывшей РСФСР.

Предварительный продромус исследованных сообществ национального парка, составленный с использованием эколого-флористической классификации в составе 4 классов, 5 порядков, 5 союзов включает 8 ассоциаций и 2 субассоциации лесной растительности.

Значительное влияние на биоразнообразие исследованной территории оказывает ее ландшафтная неоднородность. Многообразие экотопов, характеризующихся различным положением в рельефе, неоднородностью почвенно-грунтовых условий, состава подстилающих и глубины залегания материнских пород объясняет разнообразие произрастающих на них растительных сообществ.

Для целей фитоиндикации параметров среды с использованием экологических шкал в качестве фитометров выступают сообщества и их компоненты, которые, возможно, более объективно, чем инструментальные методы, способны оценивать изменение экологической обстановки. Надежными фитометрами могут служить эколого-ценотические группы, группы биоморф, феноритмогруппы, ПБС.

В данной работе диапазонные экологические шкалы Л.Г.Раменского с соавторами (1956) и Д.Н.Цыганова (1983) использованы для разработки новых количественных методов определения экологических валентностей видов и степени выраженности сте-

но-эврибионтности или толерантности видов луговых и экотонных фитоценозов и их почвенных банков семян. Разграничение понятий экологической валентности вида (как отношения к одному экологическому фактору), а также введение индекса толерантности как меры стено-мезо-эврибионтности (по отношению к группе факторов) позволяют реально оценивать экологические позиции вида в биоценозах. Чем больше индекс толерантности, тем выше теоретическая возможность использования конкретного местообитания ценопопуляциями конкретного вида.

Развитие предложенного подхода будет способствовать выявлению экологических факторов, определяющих как оптимальное, так и критическое состояние популяций, уточнению состава ЭЦГ и ПБС, выявлению путей сохранения и восстановления фитоценозов и экосистем.

Продолжительная хозяйственная деятельность, нарушения в процессе рубок, пожаров, выпаса скота и т.д. являются еще одной, вероятно, главной причиной пестроты растительного покрова территории, занятой сейчас национальным парком. С этим, в свою очередь, связана мозаика вариантов сукцессионных восстановительных процессов. Ограничение, а в заповедной зоне и полный запрет хозяйственной деятельности могут в дальнейшем послужить причиной снижения биоразнообразия растительного покрова.

Для современного состояния лесного покрова характерны следующие процессы: 1) активная инвазия с лиственницы финской во все биотопы и устойчивое ее возобновление там, где этот вид уже входит в состав древостоя; 2) отсутствие успешного возобновления сосны обыкновенной; 3) устойчивое поддержание ценопопуляций липы сердцелистной и слабая ее инвазия в те сообщества, где вид отсутствует; 4) активное возобновление клена остролистного в широколиственных и елово-широколиственных лесах и медленная инвазия в другие сообщества; 5) отсутствие устойчивого возобновления дуба черешчатого (оно отмечается только в производных сообществах в условиях хорошей освещенности).

На основе анализа состояния растительного покрова на территории национального парка и выявленных динамических трендов мы предлагаем следующие рекомендации по мониторингу и сохранению биоразнообразия на территории парка.

- В старовозрастных широколиственных лесах необходима закладка постоянных пробных площадей для слежения за динамикой возобновительных процессов в образующихся окнах древесного полога; необходимо ввести мероприятия

по реконструкции, включающие прочистку участков с избыточным возобновлением клена остролистного, создающего сильное затенение.

- В березняках и сосняках такие пробные площади необходимо заложить на участках с возобновлением дуба черешчатого, где следует наладить наблюдение и создавать условия для его продолжения.
- В наиболее ценных старовозрастных сосняках необходимо выделение территорий для регулирования возобновления ели и других затеняющих пород (кроме дуба) и создание условий для возобновления сосны обыкновенной.
- Выявление возрастного состава сосняков национального парка; разделение их по степени продвинутости возобновительных процессов; разработка конкретных мероприятий по регулированию состава для каждого варианта сообществ.
- Продолжение работ по выявлению местообитаний редких видов растений и слежение за сукцессионными процессами в этих условиях.

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИССЛЕДОВАННЫХ СООБЩЕСТВ

М.В.Бекмансуров

№	Латвийские названия таксонов	Русские названия таксонов
	Отдел <i>Lycopodiophyta</i>	Плауновидные
	Класс <i>Lycopodiopsida</i>	Плауновые
	Семейство <i>Lycopodiaceae</i> Beauv. Ex Mirb	Плауновые
1	<i>Lycopodium annotinum</i> L.	Плаун годичный
2	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub	Дифизиаструм сплюснутый
	Отдел <i>Equisetophyta</i>	Хвощевидные
	Семейство <i>Equisetaceae</i> Rich. Ex DC.	Хвощевые
3	<i>Equisetum hyemale</i> L.	Хвощ зимующий
4	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	Хвощ лесной
5	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	Хвощ речной
6	<i>Equisetum pratense</i> L.	Хвощ луговой
7	<i>Equisetum arvense</i> L.	Хвощ полевой
	Отдел <i>Polypodiophyta</i>	Папоротниковидные
	Класс <i>Orphioglossopsida</i>	Ужовниковые
	Семейство <i>Orphioglossaceae</i> R. Br	Ужовниковые
8	<i>Botrychium multifidum</i> (S. G. Gmel.) Rupr.	Гроздовник многораздельный
	Класс <i>Polypodiopsida</i>	Многоножковые
	Подкласс <i>Polypodioidae</i>	Многоножковые
	Семейство <i>Onocleaceae</i> Pichi Sermolli	Оноклеевые
9	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	Страусник обыкновенный
	Семейство <i>Athyriaceae</i> Alst.	Кочедыжниковые
10	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Кочедыжник женский
11	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	Голокучник обыкновенный
	Семейство <i>Dryopteridaceae</i> Ching	Щитовниковые
12	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Щитовник мужской

13	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	Щитовник гребенчатый
14	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	Щитовник Картузиуса
15	<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.	Щитовник австрийский
	Семейство Thelypteridaceae Pichi Sermóni	Телиптерисовые
16	<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	Феогептерис связывающий
17	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	Телиптерис болотный
	Семейство Hypolepidaceae Pichi Sermóni	Гиполепсиовые
18	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	Орляк обыкновенный
	Отдел Pinophyta	Голосеменные
	Класс Pinopsida	Хвойные
	Семейство Pinaceae Lindl.	Сосновые
19	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	Пихта сибирская
20	<i>Picea X fennica</i> (Regel.) Kom.	Ель финская (гибридная)
21	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Сосна обыкновенная
22	Семейство Cupressaceae Rich. Ex. Bartl.	Кипарисовые
23	<i>Juniperus communis</i> L.	Можжевельник обыкновенный
	Отдел Magnoliophyta	Покрытосеменные
	Класс Liliopsida	Однодольные
	Семейство Liliaceae Juss.	Лилейные
24	<i>Convallaria majalis</i> L.	Ландыш майский
25	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	Майник двулистный
26	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	Купена многоцветковая
27	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Вороний глаз четырехлиственный
	Семейство Orchidaceae Juss.	Орхидные
28	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	Башмачок настоящий
29	<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	Пальчатокоренник пятнистый
30	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	Дремлик чемерецевидный
31	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	Кокушник длиннорогий
	Семейство Juncaceae Juss.	Ситниковые

32	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	Ожика волосистая
33	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh. Ex. Retz.) Lej	Ожика многоцветковая
	Семейство Cyperaceae Juss. В79	Осоковые
34	<i>Carex pilosa</i> Scop.	Осока волосистая
35	<i>Carex globularis</i> L.	Осока шаровидная
36	<i>Carex vulpina</i> L.	Осока лисья
37	<i>Carex sylvatica</i> Huds.	Осока лесная
38	<i>Carex pseudocyperus</i> L.	Осока ложносытевая
39	<i>Carex digitata</i> L.	Осока пальчатая
40	<i>Carex cespitosa</i> L.	Осока дернистая
41	<i>Carex elongata</i> L.	Осока удлиненная
42	<i>Carex acuta</i> L.	Осока острая
43	<i>Carex rostrata</i> Stokes	Осока вздутая
44	<i>Carex riparia</i> Curt.	Осока береговая
45	<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	Осока корневищная
46	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	Осока черная
47	<i>Carex cinerea</i> Poll.	Осока сероватая
48	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	Пушица влагалищная
49	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	Камыш лесной
	Семейство Poaceae Barnhart (Graminaceae Juss.)	Мятликовые (злаки)
50	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	Полевица тонкая
51	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Полевица побегоносная
52	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Душистый колосок обыкновенный
53	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	Кострец безостый
54	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	Вейник тростниковидный
55	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	Вейник седеющий
56	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Вейник наземный
57	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Ежа сборная
58	<i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb.	Цинна широколистная

59	<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	Луговик дернистый
60	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	Пырейник собачий
61	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Пырей ползучий
62	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	Овсяница гигантская
63	<i>Festuca rubra</i> L.	Овсяница красная
64	<i>Melica nutans</i> L.	Перловник повикший
65	<i>Milium effusum</i> L.	Бор раскидистый
66	<i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench.	Молиния голубая
67	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	Двуклосточник тростниковый
68	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Тростник южный
69	<i>Poa nemoralis</i> L.	Мятлик дубравный
70	<i>Poa pratensis</i> L.	Мятлик луговой
71	<i>Poa angustifolia</i> L.	Мятлик узколистый
	Семейство Lemnaceae S.F. Gray	Рясковые
72	<i>Lemna trisulca</i> L.	Ряска трехраздельная
73	<i>Lemna minor</i> L.	Ряска малая
	Класс Magnoliopsida	Двудольные
	Семейство Aristolochiaceae Juss.	Кирказоновые
74	<i>Asarum europaeum</i> L.	Копытень европейский
	Семейство Ranunculaceae Juss.	Лютичные
75	<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	Борец северный
76	<i>Actaea spicata</i> L.	Воронец колосистый
77	<i>Caltha palustris</i> L.	Калужница болотная
78	<i>Ranunculus repens</i> L.	Лютик ползучий
79	<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	Лютик кашубский
80	<i>Ranunculus acris</i> L.	Лютик едкий
	Семейство Papaveraceae Juss.	Маковые
81	<i>Chelidonium majus</i> L.	Чистотел большой
	Семейство Fumariaceae D.C.	Дымянковые
82	<i>Corydalis solida</i> (L.) Clair	Хохлатка плотная

	Семейство Ulmaceae Mirb	Вязовые
83	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	Вяз гладкий
84	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	Вяз шершавый
	Семейство Urticaceae Juss	Крапивные
85	<i>Urtica dioica</i> L.	Крапива двудомная
	Семейство Fagaceae Dumort	Буковые
86	<i>Quercus robur</i> L.	Дуб черешчатый
	Семейство Betulaceae S.F.Gray	Березовые
87	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench.	Ольха серая
88	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Ольха клейкая
89	<i>Betula pendula</i> Roth.	Береза повислая
90	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Береза пушистая
	Семейство Corylaceae Mirb	Лещиновые
91	<i>Corylus avellana</i> L.	Лещина обыкновенная
	Семейство Caryophyllaceae Juss.	Гвоздичные
92	<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	Ясколка дернистая
93	<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br.	Горицвет кукушкин
94	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	Мерингия трехжилковая
95	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Звездчатка средняя
96	<i>Stellaria nemorum</i> L.	Звездчатка дубравная
97	<i>Stellaria holostea</i> L.	Звездчатка жестколистная
98	<i>Stellaria graminea</i> L.	Звездчатка злаковая
99	<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Willd.	Звездчатка длиннолистная
100	<i>Viscaria vulgaris</i> Bernh.	Смолка обыкновенная
	Семейство Polygonaceae R.Br.	Гречишные
101	<i>Rumex acetosella</i> L.	Щавель малый
102	<i>Polygonum hydropiper</i> L.	Горец перечный
	Семейство Hypericaceae Juss.	Зверобойные
103	<i>Hypericum perforatum</i> L.	Зверобой продырявленный
	Семейство Violaceae Batsch	Фиалковые

104	<i>Viola canina</i> L.	Фиалка собачья
105	<i>Viola mirabilis</i> L.	Фиалка удивительная
106	<i>Viola collina</i> Bess.	Фиалка холмовая
107	<i>Viola hirta</i> L.	Фиалка опушенная
108	<i>Viola palustris</i> L.	Фиалка болотная
109	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	Фиалка лысая
110	<i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt	Фиалка скальная
111	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	Фиалка Селькирка
	Семейство Brassicaceae Burnet	Крестоцветные
112	<i>Cardamine impatiens</i> L.	Сердечник недотрога
113	<i>Cardamine amara</i> L.	Сердечник горький
114	<i>Cardamine dentata</i> Schult.	Сердечник зубчатый
115	<i>Cardamine pratensis</i> L.	Сердечник луговой
	Семейство Salicaceae Nirbel	Ивовые
116	<i>Populus tremula</i> L.	Тополь дрожащий (осина)
117	<i>Salix triandra</i> L.	Ива трехтычинковая
118	<i>Salix pentandra</i> L.	Ива пятитычинковая
119	<i>Salix caprea</i> L.	Ива козья
120	<i>Salix aurita</i> L.	Ива ушастая
	Семейство Ericaceae Juss	Вересковые
121	<i>Andromeda polifolia</i> L.	Подбел обыкновенный
122	<i>Ledum palustre</i> L.	Багульник болотный
123	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	Брусника
124	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Черника
125	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	Хамедафна обыкновенная
	Семейство Pyrolaceae Dumort	Грушанковые
126	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	Зимолюбка зонтичная
127	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Ортилия однобокая
128	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Грушанка круглолистная
	Семейство Monotropaceae Nutt	Вертляницевые

129	<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz	Верляница обыкновенная
	Семейство Primulaceae Juss	Первоцветные
130	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	Вербейник монетчатый
131	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Вербейник обыкновенный
132	<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	Наумбургия кистецветная
133	<i>Trientalis europaea</i> L.	Седмичник обыкновенный
	Семейство Tiliaceae Juss.	Липовые
134	<i>Tilia cordata</i> Mill.	Липа сердцелистная
	Семейство Euphorbiaceae Juss.	Молчайные
135	<i>Mercurialis perennis</i> L.	Пролесник многолетний
	Семейство Thymelaceae Juss.	Волчегодниковые
136	<i>Daphne mezereum</i> L.	Волчегодник обыкновенный
	Семейство Saxifragaceae Juss.	Камнеломковые
137	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Селазеочник очереднолистный
	Семейство Grossulariaceae D.C.	Крыжовниковые
138	<i>Ribes nigrum</i> L.	Смородина черная
139	<i>Ribes spicatum</i> Robson	Смородина колосистая
	Семейство Rosaceae Juss.	Розоцветные
140	<i>Comarum palustre</i> L.	Сабельник болотный
141	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Таволга вязолистная
142	<i>Fragaria vesca</i> L.	Земляника лесная
143	<i>Geum urbanum</i> L.	Гравилат городской
144	<i>Geum rivale</i> L.	Гравилат речной
145	<i>Padus avium</i> Mill.	Черемуха обыкновенная
146	<i>Potentilla heptaphylla</i> L.	Лапчатка семилисточковая
147	<i>Potentilla argentea</i> L.	Лапчатка серебристая
148	<i>Rosa majalis</i> Herrm.	Шиповник майский
149	<i>Rubus saxatilis</i> L.	Костяника обыкновенная
150	<i>Rubus idaeus</i> L.	Малина
151	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Рябина обыкновенная

	Семейство Fabaceae L.	Бобовые
152	<i>Genista tinctoria</i> L.	Дрок красильный
153	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	Чина весенняя
154	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Чина луговая
155	<i>Vicia sepium</i> L.	Горошек заборный
156	<i>Vicia sylvatica</i> L.	Горошек лесной
	Семейство Onograceae Juss.	Кипрейные
157	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	Кипрей мелкоцветковый
	Семейство Aceraceae Juss.	Кленовые
158	<i>Acer platanoides</i> L.	Клен остролистный
	Семейство Oxalidaceae R. br.	Кисличные
159	<i>Oxalis acetosella</i> L.	Кислица обыкновенная
160	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	Аистник обыкновенный
	Семейство Geraniaceae Juss.	Гераниевые
161	<i>Geranium pratense</i> L.	Герань луговая
162	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	Герань лесная
	Семейство Balsaminaceae Juss.	Бальзамниковые
163	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Недотрога обыкновенная
	Семейство Apiaceae Lindl.	Зонтичные
164	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Сныть обыкновенная
165	<i>Angelica sylvestris</i> L.	Дудник лесной
166	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Купырь лесной
167	<i>Cicuta virosa</i> L.	Вех ядовитый
168	<i>Cnidium dubium</i> (Schkuhr) Thell	Жгун-корень сомнительный
169	<i>Calestania palustris</i> (L.) K.-Pol.	Калестания болотная
	Семейство Celastraceae R. BR.	Бересклетовые
170	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	Бересклет бородавчатый
	Семейство Rhamnaceae Juss.	Крушиновые
171	<i>Frangula alnus</i> Mill.	Крушина ломкая
	Семейство Rubiaceae Juss.	Мареновые

172	<i>Galium palustre</i> L.	Подмаренник болотный
173	<i>Galium boreale</i> L.	Подмаренник северный
174	<i>Galium uliginosum</i> L.	Подмаренник топяной
175	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	Подмаренник душистый
176	<i>Galium mollugo</i> L.	Подмаренник мяккий
	Семейство Caprifoliaceae Juss.	Жимлоостные
177	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Жимлоость обыкновенная
	Семейство Viburnaceae Rafin	Калиновые
178	<i>Viburnum opulus</i> L.	Калина обыкновенная
	Семейство Adoxaceae Duham	Адоксовые
179	<i>Adoxa moschatellina</i> L.	Адокса мускусная
	Семейство Dipsacaceae Juss.	Ворсянковые
180	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	Короставник полевой
	Семейство Boraginaceae Juss.	Бурачниковые
181	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	Медуница неясная
	Семейство Lamiaceae Lindl	Губоцветные
182	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Будра плющевидная
183	<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	Яснотка пятнистая
184	<i>Lycopus europaeus</i> L.	Зюзник европейский
185	<i>Mentha arvensis</i> L.	Мята полевая
186	<i>Prunella vulgaris</i> L.	Черноголовка обыкновенная
187	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	Шлемник обыкновенный
188	<i>Stachys sylvatica</i> L.	Чистец лесной
	Семейство Solanaceae Juss	Пасленовые
189	<i>Solanum dulcamara</i> L.	Паслен сладко-горький
	Семейство Scrophulariaceae Juss.	Норичниковые
190	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Льнянка обыкновенная
191	<i>Melampyrum pratense</i> L.	Марьянник луговой
192	<i>Rhinanthus minor</i> L.	Погремок малый
193	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	Вероника дубравная

194	<i>Veronica officinalis</i> L.	Вероника лекарственная
	Семейство Plantaginaceae Juss	Подорожниковые
195	<i>Plantago major</i> L.	Подорожник большой
	Семейство Campanulaceae Juss	Колокольчиковые
196	<i>Campanula patula</i> L.	Колокольчик раскидистый
197	<i>Campanula trachelium</i> L.	Колокольчик крапиволистный
	Семейство Asteraceae Dumort	Сложноцветные
198	<i>Achillea millefolium</i> L.	Тысячелистник обыкновенный
199	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Кошачья лапка двудомная
200	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Бодяк обыкновенный
201	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Бодяк полевой
202	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Бодяк огородный
203	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	Бодяк разнолистный
204	<i>Erigeron acris</i> L.	Мелкопестник острый
205	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	Ястребинка зонтичная
206	<i>Hieracium pilosella</i> L.	Ястребинка вблосистая
207	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	Нивяник обыкновенный
208	<i>Solidago virgaurea</i> L.	Золотарник обыкновенный
209	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	Пижма обыкновенная
210	<i>Tussilago farfara</i> L.	Мать-и-мачеха обыкновенная

ФЛОРА МОХООБРАЗНЫХ ИССЛЕДОВАННЫХ СООБЩЕСТВ

Г.А.Богданов, М.В.Бекмансуров

Печеночники	
	Семейство Trichocoleaceae
1	<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dum.
	Семейство Jungermanniaceae
2	<i>Liochlaena lanceolata</i> Nees
3	<i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dum.
	Семейство Scapaniaceae
4	<i>Scapania curta</i> (Mart.) Dum.
	Семейство Geocalycaceae
5	<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda
6	<i>Harpantus flotovianus</i> (Nees) Nees
7	<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dum.
8	<i>Lophocolea minor</i> Nees
	Семейство Lepidoziaceae
9	<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dum.
	Семейство Calypogeiaceae
10	<i>Calypogeia azurea</i> Stotler et Crotz
	Семейство Cephaloziaceae
11	<i>Cephalozia pleniceps</i> (Aust.) Lindb.
12	<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dum.
	Семейство Ptilidiaceae
13	<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe
14	<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G.Web.) Vain.
	Семейство Jubulaceae
15	<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dum.
	Семейство Radulaceae
16	<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.
	Мхи
	Семейство Sphagnaceae
1	<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ. ex Russ.) C. Jens
2	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.

3	<i>Sphagnum centrale</i> C. Jens ex H. Arnell et C. Jens
4	<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.
5	<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.
6	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ.
7	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.
8	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst
9	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome
10	<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.
	Семейство Tetraphidaceae
11	<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.
	Семейство Polytrichaceae
12	<i>Atrichum flavisetum</i> Mitt.
13	<i>Atrichum tenellum</i> (Rohl.) Bruch et Schimp. in B.S.G.
14	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.
15	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.
16	<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.
17	<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.
18	<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.
19	<i>Polytrichum strictum</i> Brid.
	Семейство Buxbaumiaceae
20	<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.
	Семейство Fissidentaceae
21	<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.
	Семейство Orthotrichaceae
22	<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.
23	<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees in Sturm
	Семейство Ditrichaceae
24	<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.
	Семейство Dicranaceae
25	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.
26	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.
27	<i>Dicranum viride</i> (Sull. et Lesq. in Sull.) Lindb.
28	<i>Orthodicranum flagellare</i> (Hedw.) Loeske

29	<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loeske
	Семейство Bryaceae
30	<i>Pohlia curda</i> (Hedw.) Lindb.
31	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.
32	<i>Rodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.
	Семейство Mniaceae
33	<i>Mnium stellare</i> Hedw.
34	<i>Plagiomnium affine</i> Brid.
35	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.
36	<i>Plagiomnium drummondii</i> (Bruch et Schimp.) T. Kop.
37	<i>Plagiomnium elatum</i> (Bruch et Schimp. in B.S.G.) T. Kop.
38	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.Kop.
39	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Brush et Schimp.) T. Kop.
40	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T. Kop.
41	<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T. Kop.
	Семейство Aulocomniaceae
42	<i>Aulocomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaerg.
	Семейство Climaciaceae
43	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr.
	Семейство Leucodontaceae
44	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwaegr.
	Семейство Anomodontaceae
45	<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. et Tayl.
	Семейство Neckeraeae
46	<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Bruch et Schimp. in B.S.G.
47	<i>Neckera pennata</i> Hedw.
	Семейство Muriaceae
48	<i>Murina pulvinata</i> (Wahlenb.) Schimp.
	Семейство Leskeaeae
49	<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.
50	<i>Leskeella nervosa</i> (Brid.) Loeske
	Семейство Thuidiaceae
51	<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) Fleisch.

52	<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.
	Семейство Amblystegiaceae
53	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.
54	<i>Amblystegium serpens</i> var. <i>Juratzkanum</i> (Schimp.) Rau et Herv.
55	<i>Amblystegium varium</i> (Hedw.) Lindb.
56	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.
57	<i>Calliergon richardsonii</i> (Mitt.) Kindb. in Warnst.
58	<i>Campylium hispidulum</i> (Brid.) Mitt.
59	<i>Campylium polygamum</i> (B.S.G.) C. Jens.
60	<i>Campylium sommerfeltii</i> (Myr.) J. Lange
61	<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C. Jens.
62	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst. var. <i>polycarpus</i> (Blad. ex Volt) G. Roth
63	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske
64	<i>Warnstorfia exannulata</i> (Guemb. in B.S.G.) Loeske
	Семейство Brachytheciaceae
65	<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp. in B.S.G.
66	<i>Brachythecium oedipodium</i> (Mitt.) Jaeg.
67	<i>Brachythecium populeum</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.
68	<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp. in B.S.G.
69	<i>Brachythecium reflexum</i> (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.
70	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.
71	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.
72	<i>Brachythecium starkei</i> (Brid.) Schimp. in B.S.G.
73	<i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.
74	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout
75	<i>Eurhynchium hians</i> (Hedw.) Sande Lac.
76	<i>Eurhynchium pulchellum</i> (Hedw.) Jenn.
77	<i>Eurhynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.
	Семейство Plagiotheciaceae
78	<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) Jaeg.
79	<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Iwats.
80	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.

81	<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp. B.S.G.
82	<i>Plagiothecium latebricola</i> Schimp. in B.S.G.
	Семейство Hypnaceae
83	<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) Crum
84	<i>Herzogiella turfacea</i> (Lindb.) Iwats.
85	<i>Hypnum lindbergii</i> Mitt.
86	<i>Hypnum pallescens</i> (Hedw.) P.Beauv.
87	<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Iwats.
88	<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) Crum
89	<i>Platydictya subtilis</i> (Hedw.) Crum
90	<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp. in B.S.G.
91	<i>Pylaisiella polyantha</i> (Hedw.) Grout
92	<i>Pylaisiella selwynii</i> (Kindb) Crum et al.
	Семейство Hylocomiaceae
93	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.
94	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.
95	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.

ЛИХЕНОФЛОРА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «МАРИЙ ЧОДРА»

Г.А.Богданов, Ю.Г.Суетина, М.В.Бекмансуров

Лихенофлора исследованных лесных сообществ представлена 136 видами класса сумчатых лишайников (Приложение III). Обнаруженные лишайники относятся к 29 семействам и 53 родам. Преобладающим по числу видов является семейство Parmeliaceae (11 родов и 24 вида). Разнообразно представлены в лихенофлоре семейства Cladoniaceae (17 видов одного рода) и Physciaceae (5 родов и 15 видов). Номенклатура таксонов приведена по «The lichen flora of Great Britain and Ireland» (1992). Сокращения имен авторов даны по R. Santesson (1993).

На исследованной территории найдены 23 вида лишайников, впервые отмеченные Г.А.Богдановым для Республики Марий Эл (в списке обозначены звездочкой). В составе лихенофлоры национального парка встречаются виды лишайников, внесенные в Красную книгу России: *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal.

Детальный анализ лихенофлоры будет дан во второй части книги.

Лихенофлора района исследований

	Семейство Alectoriaceae (Hue) Tomas.
1	<i>Bryoria trichodes</i> (Michx.) Brodo et D. Hawksw.*
	Arthoniaceae Reichenb. ex Reichenb.
2	<i>Arthonia apatetica</i> (A. Massal.) Th. Fr.*
3	<i>Arthonia dispersa</i> (Schrad.) Nyl.
4	<i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.
5	<i>Arthonia spadicea</i> Leight.
	Семейство Arthopyreniaceae W. Watson
6	<i>Arthopyrenia punctiformis</i> (Pers.) A. Massal.*
7	<i>Leptorhaphis epidermidis</i> (Ach.) Th. Fr.
	Семейство Bacidiaceae W. Watson.
8	<i>Bacidia bagliettoana</i> (A. Massal. et De Not. in A. Massal.) Jatta*
9	<i>Bacidia laurocerasi</i> (Delise ex Duby) Zahlbr.*
10	<i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal.
	Семейство Caliciaceae Chev.
11	<i>Calicium viride</i> Pers.
	Семейство Candelariaceae Nakulinen
12	<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau
	Семейство Cladoniaceae Zenker
13	<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.
14	<i>Cladonia bacilliformis</i> (Nyl.) Gluck*
15	<i>Cladonia botrytes</i> (K.G.Hagen) Willd.

16	<i>Cladonia cariosa</i> (Ach.) Spreng.
17	<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.
18	<i>Cladonia chlorophaea</i> (Florke ex Sommerf.) Spreng.
19	<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.
20	<i>Cladonia coniocraea</i> (Flk.) Sandst.
21	<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.
22	<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.
23	<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.
24	<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.
25	<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.
26	<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schard.
27	<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.
28	<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm.
29	<i>Cladonia ochrochlora</i> Florke
30	<i>Cladonia pleurota</i> (Florke) Schaer.
31	<i>Cladonia ramulosa</i> (With.) J. R. Laundon.*
32	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Web.
33	<i>Cladonia sguamosa</i> Hoffm.
	Семейство Collemataceae Zenker
34	<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabh.) Korb.
	Семейство Coniocybaceae Reichenb.
35	<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.
36	<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner & Borrer) Mig.
37	<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell
38	<i>Chaenotheca hispidula</i> (Ach.) Zahlbr.
39	<i>Chaenotheca stemonea</i> (Ach.) Mull. Arg.
	Семейство Graphidaceae Dumort.
40	<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach.
	Семейство Gyalectaceae (Massal.) Stizenb.
41	<i>Pachyphiale fagicola</i> (Hepp in Arnold) Zwackh
	Семейство Haematommataceae Hafellner
42	<i>Loxospora elatina</i> (Ach.) A. Massal.*
	Семейство Lecanoraceae Korber
43	<i>Lecanora allophana</i> Nyl.
44	<i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme
45	<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.
46	<i>Lecanora intumescens</i> (Rebent.) Rabenh

47	<i>Lecanora populicola</i> (DC. in Lam. et DC.) Duby
48	<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.
49	<i>Lecanora rugosella</i> Zahlbr.
50	<i>Lecanora subintricata</i> (Nyl.) Th. Fr.
51	<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.
52	<i>Lecanora varia</i> (Hoffm.) Ach.
53	<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy
54	<i>Lecidella euphorea</i> (Florke) Hertel in Hawksw., P. James & Coppins.
55	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vezda.
	Семейство Lecideaceae Chev.
56	<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy
57	<i>Lecidea atroviridis</i> (Arnold) Th. Fr.
	Семейство Lobariaceae Chev.
58	<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.
	Семейство Micareaeae Vezda ex Hafellner
59	<i>Micarea melaena</i> (Nul.) Hedl.
60	<i>Micarea peliocarpa</i> (Anzi) Coppins et R. Sant. in Coppins et Jmes
	Семейство Porpidiaceae Hertel et Hafellner
61	<i>Mycobilimbia berengeriana</i> (A. Massal.) Hafellner et V. Wirth. in V. Wir*
62	<i>Mycobilimbia carnealbida</i> (Mull. Arg.)
63	<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not.) Clauzade, Diderich et Roux
	Семейство Mycoblastaceae Hafellner
64	<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman
	Семейство Mycocaliciaceae Tibell
65	<i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) A. Schmidt.*
	No family
66	<i>Leparia incana</i> (L.) Ach.
	Семейство Opegraphaceae Stizenb.
67	<i>Lecanactis abietina</i> (Ach.) Korb.
68	<i>Opegrapha rufescens</i> Pers.
69	<i>Opegrapha varia</i> Pers. v. <i>varia</i>
70	<i>Opegrapha vulgata</i> v. <i>subsiderella</i> Nyl
71	<i>Opegrapha vulgata</i> Ach. v. <i>vulgata</i>
	Семейство Parmeliaceae Zenker
72	<i>Cetrelia cetrarioides</i> (Duby) W.L. Culb. et C.F. Culb.*
73	<i>Cetrelia olivetorum</i> (Nyl.) W.L. Culb. & C. F. Culb.

74	<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl
75	<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.
76	<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyngé) Ahti*
77	<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.
78	<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.
79	<i>Hypogymnia vittata</i> (Ach.) Parrigüe
80	<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Meyer
81	<i>Melanelia fuliginosa</i> (Fr. ex Duby) Essl. in Egan.
82	<i>Melanelia olivacea</i> (L.) Essl.
83	<i>Melanelia septentrionalis</i> (Lunge) Essl.*
84	<i>Melanelia subargentifera</i> (Nyl.) Essl.
85	<i>Melanelia subaurifera</i> (Nyl.) Essl.
86	<i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) A.Massal.*
87	<i>Parmelia sulcata</i> Tayl.
88	<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.
89	<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold
90	<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf
91	<i>Usnea filipendula</i> Stirt.
92	<i>Usnea glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain.
93	<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F.X. Wigg.
94	<i>Usnea subfloridana</i> Stirt.
95	<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J. E. Mattsson & M. J. Lai.
	Семейство Peltigeraceae Dumort.
96	<i>Peltigera aphosa</i> (L.) Willd.
97	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.
98	<i>Peltigera polydactyla</i> (Neck.) Hoffm.
99	<i>Peltigera praetextata</i> (Florke ex Sommerf.) Zopf
	Семейство Pertusariaceae Korber ex Korber
100	<i>Ochrolechia arborea</i> (Kreyer) Almb.*
101	<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner in Werner.
102	<i>Pertusaria alpina</i> Hepp ex H.E. Ahles
103	<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.
104	<i>Pertusaria coccodes</i> (Ach.) Nyl.*
105	<i>Pertusaria leioplaca</i> DC. in Lam.et DC.
106	<i>Pertusaria multipunctata</i> (Turner) Nyl.*
107	<i>Pertusaria pertusa</i> (Weigel) Tuck.*

	Семейство Phlyctidaceae Poelt et Vezda
108	<i>Phlyctis agelaea</i> (Ach.) Flot.
109	<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.
	Семейство Physciaceae Zahlbr.
110	<i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Korb.
111	<i>Buellia alboatra</i> (Hoffm.) Fh. Fr.
112	<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd
113	<i>Buellia insignis</i> (Nageli ex Hepp) Th. Fr.
114	<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg
115	<i>Phaeophyscia nigricans</i> (Floirke) Moberg
116	<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg
117	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier – Nom. cons. prop.
118	<i>Physcia aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Furnr.
119	<i>Physcia stellaris</i> (L.) Nyl.
120	<i>Physconia detera</i> (Nyl.) Poelt
121	<i>Physconia distorta</i> (Wirth) Laund.
122	<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt
123	<i>Physconia grisea</i> (Lam.) Poelt
124	<i>Physconia perisidiosa</i> (Erichsen) Moberg
	Семейство Pyrenulaceae Rabenh.
125	<i>Acrocordia gemmata</i> (Ach.) A. Massal*
126	<i>Pyrenula nituda</i> (Weigel) Ach.*
	Семейство Ramalinaceae Ag.
127	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.
128	<i>Ramalina pollinaria</i> (Westr.) Ach.
129	<i>Ramalina thrausta</i> (Ach.) Nyl.
	Семейство Strigulaceae Zahlbr.
130	<i>Anisomeridium biforme</i> (Borrer in Hook. et Sowerb.) R.S. Harris in Vezda*
131	<i>Strigula stigmatella</i> (Ach.) R. C. Harris in D. Hawksw., P. James et Cop*
	Семейство Teloschistaceae Zahlbr.
132	<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.
133	<i>Caloplaca flavorubescens</i> (Huds.) J. R. Laundon
134	<i>Caloplaca holocarpa</i> (Hoffm. Ex Ach.) A. E. Wade
135	<i>Xanthoria fallax</i> (Hepp) Arnold*
136	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.

- Виды, новые для лишенофлоры Республики Марий Эл.

Экологическая характеристика видов, присутствующих в луговых сообществах водораздела и в ПБС

№	Вид	Экологическая валентность										It почв.	It общ.	
		Tm	Kn	Om	Cr	Lc	Hd	FH	Tr	Nt	Rc			
1	<i>Plantago major</i>	ГЭВ	ЭВ	П	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ
2	<i>Plantago media</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГЭВ	-	ЭВ	ГЭВ	МВ	ГЭВ	ГЭВ	
3	<i>Prunella vulgaris</i>	-	ЭВ	П	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	-	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ	
4	<i>Ranunculus repens</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГСВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	
5	<i>Veronica chamaedrys</i>	МВ	ГЭВ	-	ГСВ	ЭВ	ГСВ	СВ	-	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ	

Tm - термоклиматическая шкала; Kn - шкала континентальности климата; Om - омброклиматическая шкала аридности-гумидности; Cr - криоклиматическая шкала; Hd - шкала увлажнения; Tr - термоклиматическая шкала; Nt - шкала богатства почв азотом; Rc - шкала кислотности; Lc - шкала освещенности.

Таблица 2

Экологическая характеристика видов, присутствующих в ПБС и вдоль лесных дорог

№	Вид	Экологическая валентность										It почв.	It общ.
		Tm	Kn	Om	Cr	Lc	Hd	FH	Tr	Nt	Rc		
1	<i>Leucanthemum vulgare</i>	МВ	ЭВ	ГСВ	ГСВ	ГСВ	СВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ
2	<i>Plantago major</i>	ГЭВ	ЭВ	П	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ
3	<i>Plantago media</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГЭВ	-	ЭВ	ГЭВ	МВ	ГЭВ	ГЭВ
4	<i>Prunella vulgaris</i>	-	ЭВ	П	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	-	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ
5	<i>Ranunculus acris L.</i>	МВ	ГЭВ	СВ	ГСВ	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ
6	<i>Ranunculus repens</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГСВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ
7	<i>Veronica chamaedrys</i>	МВ	ГЭВ	-	ГСВ	ЭВ	ГСВ	СВ	-	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ

Таблица 3

Экологическая характеристика видов,
присутствующих в ПБС и на луговых участках поймы р. Убы

№	Вид	Экологическая валентность										It почв.	It общ.
		TM	KN	OM	CR	LC	HD	FH	TR	NT	RC		
1	<i>Anthriscus sylvestris</i>	MB	ЭВ	MB	CB	ЭВ	CB	CB	CB	ГCB	ЭВ	ГCB	MB
2	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	MB	ЭВ	ГCB	MB	ГЭВ	ГCB	-	ГCB	MB	ГCB	ГCB	MB
3	<i>Filipendula ulmaria</i>	MB	ЭВ	MB	ГЭВ	ЭВ	MB	ЭВ	MB	MB	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ
4	<i>Leucanthemum vulgare</i>	MB	ЭВ	ГCB	ГCB	ГCB	CB	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ
5	<i>Plantago major</i>	ГЭВ	ЭВ	П	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ
6	<i>Plantago media</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГЭВ	-	ЭВ	ГЭВ	MB	ГЭВ	ГЭВ
7	<i>Prunella vulgaris</i>	-	ЭВ	П	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	-	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ
8	<i>Ranunculus acris L.</i>	MB	ГЭВ	CB	ГCB	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ
9	<i>Ranunculus repens</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГCB	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ
10	<i>Urtica dioica</i>	ГЭВ	ЭВ	-	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ПВ	ГCB	ГЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ
11	<i>Veronica chamaedrys</i>	MB	ГЭВ	-	ГCB	ЭВ	ГCB	CB	-	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ

Таблица 4

Экологическая характеристика видов, присутствующих в ПБС,
на луговых участках поймы р. Убы и водораздела и вдоль лесных дорог

№	Вид	Экологическая валентность										It почв.	It общ.
		TM	KN	OM	CR	LC	HD	FH	TR	NT	RC		
1	<i>Plantago media</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГЭВ	-	ЭВ	ГЭВ	MB	ГЭВ	ГЭВ
2	<i>Prunella vulgaris</i>	-	ЭВ	П	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	-	ГЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ
3	<i>Ranunculus repens</i>	ГЭВ	ЭВ	С	ГЭВ	ГЭВ	ГCB	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ
4	<i>Veronica chamaedrys</i>	MB	ГЭВ	-	ГCB	ЭВ	ГCB	CB	-	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	ГЭВ

- Абрамов, А.Л. Лесовосстановительные работы на захрущевленных площадях Мушмаринского лесхоза / А.Л.Абрамов // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. Сб. докл. и выступлений. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1976. – С. 83-85.
- Абрамов, И.И. Определитель листостебельных мхов Карелии / И.И.Абрамов, Л.А.Волкова // *Arctoa*. V.7, suppl. 1998. – 390 p.
- Абрамов, Н.В. Флора республики Марий-Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов: Науч. изд. / Н.В.Абрамов. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. – 163 с.
- Архипов, Г.А. Марийский край в памятниках археологии / Г.А.Архипов. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1976. – 168 с.
- Бекмансуров М.В., Суетина Ю.Г., Богданов Г.А., Дорогова Ю.А. Оценка биологического разнообразия лесной фитокатены реки Уба в Республике Марий Эл / Популяция, сообщество, эволюция. Ч. 1. – Казань: Новое издание, 2001. – С. 180-182.
- Бекмансуров, М.В. Заугольнова Л.Б. Елово-широколиственные леса Национального парка «Марий Чодра» / М.В.Бекмансуров, Л.Б.Заугольнова // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Русского Ботанического общества. – Т.2. – Барнаул, 2003. – С. 312-313.
- Бекмансуров, М.В., Заугольнова Л.Б. Биологическое разнообразие растительности хвойно-широколиственных лесов Национального парка «Марий Чодра» / Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Международная науч./ конференция. Программа и тез. докл. – Сыктывкар, 2002. – С. 35-36.
- Васильева, Д.П. Ландшафтная география Марийской АССР / Д.П.Васильева. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1979. – 133 с.
- Васильченко, И.А. Определитель всходов сорных растений / И.А.Васильченко – Л.: Колос, 1979. – 344 с.
- Виноградова, Т.А. Определитель луговых злаковых трав Нечерноземной зоны / Т.А.Виноградова – Л.: Колос, 1984.- 112 с.
- Водовозов, С.А. Марийская АССР. Экономико-географический очерк / С.А.Водовозов – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1956. – 156 с.
- Водоросли, лишайники и мохообразные СССР / Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филин В.Р. – М: Мысль, 1978. – 365 с.
- Высоцкий, Г.Н. Лес (проблемы его изучения) / Г.Н. Высоцкий / Естественно-производительные силы УССР. – Харьков, 1928.
- Годовой отчет по Лушмарскому лесничеству за 1896 г. Ф-154, опись 1, дело 32. С. 9.
- Годовой отчет по Лушмарскому лесничеству за 1898 г. Ф-154, опись 1, дело 32. С. 28.
- Годовой отчет по Лушмарскому лесничеству за 1899 г. Ф-154, опись 1, дело 32. С. 38.
- Голубинцева, В.П. Определитель кормовых злаков и бобовых в нецветущем состоянии / В.П.Голубинцева, П.В.Лебедев. – М.: Гос. учеб.-пед. изд-во Мин-ва просвещения РСФСР, 1959. – 92 с.
- Данилов, М.Д. Экологические условия лесовосстановления на горях Марийской АССР / М.Д.Данилов, В.Н.Смирнов // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР: Сб. докл. и выступлений. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1976. – С. 56-65.
- Денисов, А.К. Состояние горельников и их классификация в Марийской АССР / А.К.Денисов // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. Сб. докл. и выступлений. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1976. – С. 34-42.
- Денисов, С.А. Роль березы в формировании лесного покрова / С.А.Денисов // Экология и леса Поволжья. – Йошкар-Ола, 2002. – С. 176-187.

Джалшлова, А.О. Особенности размножения и воспроизведения основных компонентов мелководнолаково-разнотравного сообщества / А.О.Джалшлова // Геоботаника. Т. XVIII. Луговой фитоценоз и его динамика. – Л.: Наука, 1970. – 266 с.

Джонгман, Р.Г. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов / Р.Г.Джонгман, С.Дж.Ф.Тер Брак, О.Ф.Р.Ван Тонгерен. – М.: РАСХН, 1999. – 306 с.

Добрынин, Е.Ф. Геоморфология Марийской автономной области / Б.Ф.Добрынин // Землеведение, 1933. – Т. XXXV. Вып. 2. – С. 149-247.

Добрынин, Е.Ф. Геоморфология Марийской автономной области / Б.Ф.Добрынин // Землеведение, 1933. – Т. XXXV. Вып. 3. – С. 149-164.

Евстигнеев, О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-деснянского Полесья / О.И.Евстигнеев // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. – М.: Научный мир, 2000. – С. 128-134.

Евстигнеев, О.И. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо-деснянского Полесья / О.И.Евстигнеев // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. – М.: Научный мир, 2000. – С. 127-128.

Еленевский, Р.А. К вопросу о происхождении лугов / Р.А.Еленевский // Учские зап. / Горьк. ун-т. – 1936. – Вып. 5. – С. 163-180.

Жукова, Л.А. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок / Л.А.Жукова, А.С.Комаров // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 51-66.

Жукова, Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л.А.Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.

Жукова, Л.А. Новые аспекты экологического анализа эколого-ценотических групп лесных и экотонных сообществ / Л.А.Жукова // Тез. XI съезда Русского Ботанического общества. – Новосибирск-Барнаул, август, 2003.

Жукова, Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп / Л.А.Жукова // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2003.

Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А.Жукова – Йошкар-Ола: Ланар, 1995. – 225 с.

Жукова, Л.А. Программа и методические подходы популяционного мониторинга у растений / Л.А.Жукова, Л.Б.Заугольнова, В.Г. Мичурин и др. // Биол. науки. – 1989. – № 12. – С. 65-75.

Заугольнова, Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) / Л.Б.Заугольнова // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 8. – С. 42-56.

Заугольнова, Л.Б. Экологический, ценотический и флористический анализ группы ассоциаций широколиственных лесов центра Европейской России / Л.Б.Заугольнова, И.И.Истомина, Е.В.Тихонова // Растительность России. – 2001. – Т. 2. – С. 38-48.

Зеленчук, Т.К. Видовой состав и количество жизнеспособных семян в почве и на ее поверхности под луговой растительностью / Т.К.Зеленчук // Бот. журн. – 1968. – № 12. – С. 1755-1765.

Зозулин, Г.М. Исторические свиты растительности европейской части СССР / Г.М.Зозулин // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 8. – С. 1081-1092.

Иванов, А.Г. Марийцы Поволжья и Приуралья (По их наказам в Уложенную комиссию 1767-1768 гг.) / А.Г.Иванов. – Йошкар-Ола: М-во культуры Республики Марий Эл, 1993. – 104 с.

Иванов, А.Э. Отчет об исследованиях на территории Национального парка «Марий Чодра» Марийской республики / А.Э.Иванов / Архив ИА РАН, Р-1, № 16861, 1991.

Иванова, Г.В. Особенности вертикального размещения почвенного запаса семян в луговых фитоценозах поймы малой реки Убы / Г.В.Иванова // Биология – наука XXI века: VI Пуштинская шк.-конф. молодых ученых. (Пушино, 20-24

мая 2002 г.). Сб. тез. Ч. II - Тула: Изд-во Тул. гос. пед. ун-та им. Л.Н.Толстого, 2002. - С. 69.

Иванова, Т.В. Структура почвенного банка семян луговых фитоохр поим малых лесных рек / Т.В.Иванова // Материалы X молодежной науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии Сыктывкара, 2003. - С. 92-94.

Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ / Л.Б.Заугольнова, Л.Г.Ханина, А.С.Комаров, О.В.Смирнова / Препринт - Пушкино, ПНЦ РАН, 1995. - 51 с.

Ипатов, В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах / В.С.Ипатов // Бот. журн. - 1990. - Т. 75, № 10. - С. 1380-1388.

Ипатов, В.С. Фитоценология / В.С.Ипатов, Л.А.Кирикова - СПб.: Изд-во С.-петерб. ун-та, 1997. - 316 с.

Исаченко, А.Г. Ландшафты СССР / А.Г.Исаченко - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. - 320 с.

Карпов, В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги / В.Г.Карпов - Л.: Наука, 1969. - 365 с.

Комаров, А.С. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний / Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. // Биол. науки - 1991. - № 8. - С. 45-51.

Коротков, К.О. Леса Валдая / К.О.Коротков. - М.: Наука, 1991. - 160 с.

Коротков, К.О. Некоторые лесные сообщества союза *Сaprinion betuli* в Подмосковье / К.О.Коротков, О.В.Морозова // Биол. науки - М., 1988. - 33 с. - Деп. ВИНИТИ № 3395-В88.

Коротков, К.О. Синтаксономический анализ лесов Валдая: Автореф. дис... канд. биол. наук: / К.О.Коротков. - Тарту, 1986. - 20 с.

Котелина, Н.С. Динамика луговой растительности долины реки Вычегды / Н.С.Котелина - Л.: Наука, 1967. - 84 с.

Краль, Х. Входы луговых трав / Х.Краль - Таллин: Валус, 1973. - 196 с.

Леса Южного Подмосковья. - М.: Наука, 1985.

Лесостроительный отчет Лушмарской дачи Лушмарского лесничества Царевкокшайского уезда ревизии 1902 г. Ф-154, опись 1, дело 33. - 1000 с.

Летопись природы Национального парка «Марий Чодра» (1985-1996 гг.). - 1996. - 330 с.

Мовчан, Я.И. Динамика почвенного запаса семян и всходов в степных фитоценозах / Я.И.Мовчан, В.В.Осмьчюк // Бот. журн. - 1985. - № 2. - С. 232-241.

Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э.Мэгарран. - М.: Мир. 1992. - 184 с.

Никитин, В.В. Атлас археологических памятников Марийской ССР / В.В.Никитин, Б.С.Соловьев. - Йошкар-Ола. - 1990. - Вып. 1. Эпоха камня и бронзы.

Никитин, В.В. Отчет Марийской археологической экспедиции о работах в 1975 г. / В.В.Никитин / Архив ИА РАН, Р-1, № 5965.

Никитин, В.В. Отчет Марийской археологической экспедиции о разведочных работах в 1994 году / В.В.Никитин. - Йошкар-Ола: НРФ МарНИИ, 1994. Оп. 1, д. 1009.

Норич, Б.Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры / Б.Н.Норич // Бот. журн. - 1970. - Т. 55, № 2. - С. 170-183.

Основы лесной биогеоценологии. - М.: Наука, 1964. - С. 5-49.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. - М.: Научный мир, 2000. - 196 с.

Петров, В.В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов Европейской части СССР / В.В.Петров - М.: Изд-во МГУ, 1989. - 197 с.

Порфирьев, В.С. О растительности Кленовой Горы / В.С.Порфирьев // Биология растений Среднего Поволжья. - Йошкар-Ола, 1981. - С. 63-82.

Природа Марийской АССР. Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1957. - 241 с.

Пятин, А.М. О содержании жизнеспособных семян в почвах лугов и лесных пастбищ / А.М.Пятин // Бюл. МОИП, отд. биол. - Т. LXXV, 1970. - С. 1250.

Работнов, Т.А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР / Т.А.Работнов // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. - М., 1982. - С. 35-39.

Работнов, Т.А. Итоги изучения семенного размножения растений на лугах в СССР / Т.А.Работнов // Бот. журн. - 1969. - № 6. - С. 817-834.

Работнов, Т.А. Луговедение / Т.А.Работнов - 2-е изд. - М.: Изд-во МГУ, 1984. - 320 с.

Раменский, Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л.Г.Раменский // Бот. журн. Т. 37, № 2. - С. 181-201.

Раменский, Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935, № 4. - С. 25-41.

Рысина, Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Рысина Г.П. - М.: Наука, 1973. - 215 с.

Севостьянова, Л.И. Роль рельефа и поверхностных отложений в хозяйственном освоении территории Марий Эл: Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук / Л.И.Севостьянова - Казань, 2000. - 23 с.

Семенова, Г.В. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ северо-западного Кавказа: Автореф. дис...канд. биол. наук / Г.В.Семенова - М., 1994. - 16 с.

Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г.Серебряков / Полевая геоботаника. -М.-Л.: Наука, 1964. - Т. III. - С. 146-209.

Серебрякова, Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т.И.Серебрякова / Итоги науки и техники. - М., 1972. - Т.1. Ботаника. - С. 84-168.

Смирнов, В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения / В.Н.Смирнов. - Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1968. - 532 с.

Соловьев, Б.С. 1996. Отчет об археологическом обследовании устья р. Юшут в Звениговском районе Республики Марий Эл в 1995 г. - Йошкар-Ола / ИРФ МарНИИ, Оп. 1. д. 1027.

Соломенц, А.И. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации растительности (на примере сообществ высших единиц растительности России): Дис... д-ра биол. наук / А.И.Соломенц - М., 1994. - 264 с.

Сохранение и восстановление биоразнообразия. - М.: Изд-во НУМЦ, 2002. - 288 с.

Технико-экономическое обоснование создания Государственного национального парка «Марий Чодра». Т. 1. Пояснительная записка, М. 1985. - 212 с.

Тресцов, Б.И. Леса Марийской АССР и ликвидация лесных пожаров 1972 года / Б.И. Тресцов // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР: Сб. докл. и выступлений - Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1976. - С. 5-14.

Уиттскер, Р. Сообщества и экосистемы / Р.Уиттскер. - М.: Прогресс, 1980. - 196 с.

Фисюнов, А.В. Определитель всходов сорных растений / А.В.Фисюнов. - Киев.: Урожай, 1976. - 232 с.

Халиков, А.Х. Марийская археологическая экспедиция 1957 года / А.Х.Халиков, Г.А.Архипов // Тр. Мар. науч.-исследовательского ин-та языка, литературы и истории. Вып. IV. История, археология, этнография. - Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во, 1959. - С.109-130.

Ходачек, Е.А. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь северной земли / Е.А. Ходачек // Бот. журн. - 1985. - № 7. - С. 896-898.

Хозяйственный план на 1921 г по Лушмарскому лесничеству. Ф-306, опись 1, ед. хранения 20. С. 302-313.

Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д.Н.Цыганов. - М., 1983. - 196 с.

Черепанов, С.К. Сосудистые растения СССР. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и Семья – 95, 1995. – 990 с.

Шенников А.П. Луговедение / А.П.Шенников – Л.: ЛГУ, 1941. – 512 с.

Юрцев Б.А. Основные понятия и термины флористики / Б.А.Юрцев, Р.В.Камелин. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. – 80 с.

Gould, W.A. Plant communities and landscape diversity along a Canadian Arctic river / W.A.Gould, M.D.Walker // J. Veg. Sci. – 1999. – V. 10, № 4. – P. 537-548.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Jwiley publ. 1979. – P. 222.

Hill, M.O. DECORANA – A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging / M.O.Hill. – Cornell Univ. Ithaca, N.Y., 1979. – 52 p.

Hurlbert, S.H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters / S.H.Hurlbert // Ecology. – 1971. – V. 52. – P. 577-586.

Ignatov, M.S. Check-list of mosses of the former USSR / M.S.Ignatov, 92. – V. 1. – P. 1-87. Afonina O.M. // Arctoa. – 19.

Jongman, R.H.G. Data analysis in community and landscape ecology / R.H.G. Jongman, C.J.F. Ter Braak, O.F.R. Van Tongeren. – Wageningen, 1987. – 299 p.

Kadereit J.W. Der Boden als Samenbank. Struktur, Funktion und Vorkommen / J.W.Kadereit // Biol. Unserer Zeit. – 1989. – № 3. – P. 89-93.

Konstantinova, N.A. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR / N.A.Konstantinova, A.D.Potemkin, R.N.Schljakov // Arctoa, 1992. – V. 1. – P. 87-127.

Korotkov, K.O. The USSR vegetation syntaxa prodromus / K.O.Korotkov, O.V.Morozova, E.A.Belonovskaja. – M.: Pub. Vilchek, 1991. – 346 p.

Oksanen, J. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length / J.Oksanen, T.Tonteri // J. Veg. Sci. 1995. – V. 6, № 6. – P. 815-824.

Orloci, L. An agglomerative method of the classification of plant communities / L.Orloci // J. of Ecology, 1967. – V. 55. – P. 193-206.

Pollock, M.M. Plant species richness in riparian wetlands - a test of biodiversity theory / M.M.Pollock, R.J.Naiman, T.A.Hanley // Ecology, 1998. – V. 79, № 1. – P. 94-105.

Ryser P. Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (Mesobrometum) in Northern Switzerland / Ryser P., Gigon A. // Ber. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochsch. Stiftung Rubel. – 1985. – № 52. – P. 41-52.

Ryser P., Gigon A. Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (Mesobrometum) in Northern Switzerland // Ber. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochsch. Stiftung Rubel. – 1985. – № 52. – P. 41-52.

Santesson, R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway / R.Santesson. – Lund, 1993. – 240 p.

Soko owski A.W. 1980. Zbiorowska lésne polnocno-wschodniej Polski // Monogr. Bot. V. 60. P. 1-205.

The lichen flora of Great Britain and Ireland. 1994. – 710 p.

Williams E.D. Changes during 3 years in the size and composition of the seed bank beneath a long – term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime / E.D.Williams // Ann. Appl. Biol. – 1985. – №1. – P. 161-162.

Van der Maarel, E. Biodiversity: from babel to biosphere management / E. Van der Maarel. – Uppsala, Leiden: Opulus Press, 1997. – 60 p.

Whittaker, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California / R.H.Whittaker // Ecol. Monogr., 1960. – V. 30, № 3. – P. 279-338.

ЗАУГОЛЬНОВА Людмила Борисовна
ЖУКОВА Людмила Алексеевна
БЕКМАНСУРОВ Минтанаф Валиуллович
БОГДАНОВ Геннадий Алексеевич
ДОРОГОВА Юлия Александровна
ИВАНОВА Татьяна Владимировна
ПОЛЯНСКАЯ Татьяна Аркадьевна
САФИН Масхут Гумарович
СУЕТИНА Юлия Геннадьевна
ШАРФУТДИНОВ Рафик Низамутдинович

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА
«МАРИЙ ЧОДРА»

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Часть I

Литературный редактор *Е.Г.Смаляр*

Компьютерная верстка *Ю.А.Солуданов*

Лицензия ИД № 06434 от 10 декабря 2001 г.

Тем. план 2003 г. № 97.

Подписано в печать 21.10.2003 г. Формат 60×84/16.

Усл. печ. л. 7,91. Уч.-изд. л. 5,27.

Тираж 150. Заказ № 194.

Оригинал-макет подготовлен к печати в РИО и отпечатан ООП
Марийского государственного университета
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1
