

УДК 58.07

ЗООГЕННАЯ И ФИТОГЕННАЯ МОЗАИЧНОСТЬ И ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЛАЖНЫХ ЛУГОВ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

А.В. Горнов

Описано влияние зоогенной и фитогенной мозаичности на флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского Полесья. В результате роющей деятельности кабанов на лугах возникают различные микрогруппировки растений. Сначала на свежих пороях появляются виды, размножающиеся в основном семенным путем. Затем на пороях возрастом от месяца до года развиваются растения, размножающиеся как семенным, так и вегетативным способами. Далее на старых пороях возрастом один-два и более лет формируются группировки высокотравья, которое размножается вегетативно. Так, кабаны на лугах поддерживают высокое флористическое разнообразие. Осоковые кочки – уникальные микроместообитания, на которых формируются особые микрогруппировки растений. Ведущая роль в этих преобразованиях растительности принадлежит онтогенезу кочек. На кочках разных стадий развития меняется покрытие и встречаемость луговых растений. Благодаря индивидуальному развитию кочек поддерживается высокое видовое разнообразие влажных лугов.

Ключевые слова: зоогенная мозаичность, фитогенная мозаичность, флористическое разнообразие, влажные луга.

Структура современных лугов значительно преобразована в результате хозяйственной деятельности человека (Кац, 1926; Луга ..., 1956; Работнов, 1974; Горчаковский, 1999; Оценка ..., 2000). Однако в сообществах с традиционным природопользованием сохраняются естественные мозаики (Евстигнеев, 2009). Цель работы – выявить влияние природных мозаик на флористическое разнообразие влажных внутрилесных лугов Неруссо-Деснянского Полесья (НДП).

Район и методы исследования

Материал собран на влажных лугах НДП. Эти ценозы подвергаются в основном ручному сенокосению, что сохраняет большинство природных мозаик. НДП – физико-географический район, расположенный в юго-восточной части Брянской обл. В ботанико-географическом плане район принадлежит Полесской подпровинции Восточно-Европейской широколиственной провинции (Растительность ..., 1980).

В работе использованы геоботанические и статистические методы. При изучении мозаичности закладывались квадратные площадки, соответствующие средним размерам мозаик (микросайтов) (табл. 1, 2). На всех площадках составляли полный флористический список. Ценологическую значимость каждого

вида оценивали в баллах по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). При анализе рассматривали видовое разнообразие исследуемых мозаик. Для выделения сходных групп геоботанических описаний, принадлежащих этапам развития микросайтов, применяли ординацию. Для ординации использовали метод бестрендового анализа соответствий (*DCA, Detrended Correspondence Analysis*). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний (Джонгман и др., 1999). Расчеты проводили с помощью пакета PC-ORD версии 4.0.

Зоогенная мозаичность и флористическое разнообразие лугов

Маршрутные обследования лугов НДП показали, что здесь наиболее мощный эдификатор среди животных – кабан (*Sus scrofa*). Кабаны нарушают напочвенный покров лугов, чем определяют неоднородность и динамические процессы в этих сообществах. Для сукцессионных преобразований напочвенного покрова лугов важны следующие особенности поведения кабанов: 1) формирование пороев, характеризующихся обнаженным субстратом необходимых для семенного и вегетативного размножения растений;

2) использование площади лугов по «переложной» системе, при которой порои оставляются на некоторое время (Евстигнеев и др., 1999). Это определяет развитие микрогруппировок растений на пороях и их пространственное перераспределение на лугах. В развитии микрогруппировок на пороях выделено четыре этапа:

- 1) микрогруппировки свежих пороев;
- 2) микрогруппировки пороев 1–2-месячной давности;
- 3) микрогруппировки пороев возрастом до 1 года;
- 4) микрогруппировки старых пороев возрастом 1–2 и более лет (фон).

Ординация описаний микрогруппировок разделила их на 4 группы (рис. 1).

Микрогруппировки свежих пороев. Начало этапа связано с трофической деятельностью кабанов. Животные, отыскивая почвенных беспозвоночных и подземные органы растений, перерывают напочвенный покров. Свежие порои отличаются обнаженным субстратом и сильно разреженным травяным и моховым покровом. Обнаженная и перемешанная кабанями почва характеризуется рыхлостью, повышенной аэрацией, влажностью, температурой и значительной микробиологической активностью (Злотин, Ходашева,

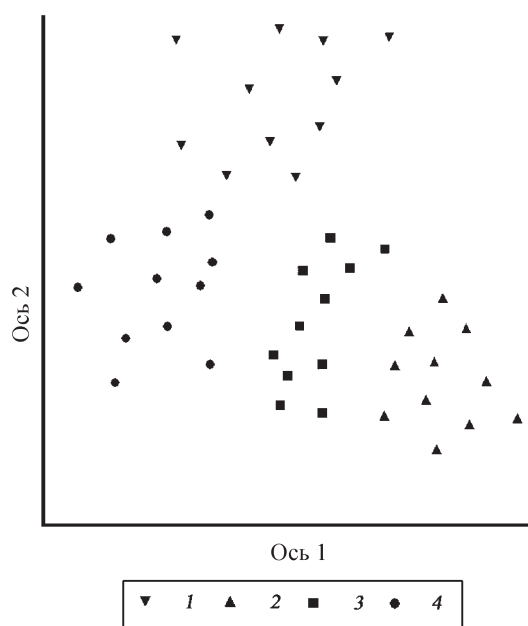


Рис. 1. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок на кабаньих пороях разных стадий зарастания в осях наибольшего варьирования флористического состава. Неруссо-Деснянское Полесье, влажные луга. 1 – свежие порои; 2 – порои 1–2 месячной давности; 3 – порои возрастом до 1 года; 4 – старые порои возрастом 1–2 и более лет

1974; Гусев, 1986; Завьялова, 1997). Особые экологические условия свежих пороев оказывают влияние на микрогруппировки. На свежих пороях по сравнению с целинными участками слегка возрастает флористическое разнообразие (табл. 1). Это происходит за счет появления свободного пространства, куда внедряются виды, размножающиеся в основном семенами. Здесь найдены проростки (*p*) и ювенильные (*j*) особи *Coccyganthe flos-cuculi*, *Epilobium palustre*, *Myosotis palustris* и др. Ранее показано, что на пороях кабанов приживаются и редкие виды: *Dactylorhiza longifolia* (Горнов, 2008). Кроме того, кабаны, перерывая напочвенный покров и нарушая целостность растений, способствуют их вегетативному размножению с омоложением. Например, при нарушении кабанями корней и корневищ взрослых растений *Filipendula ulmaria* из спящих почек, расположенных на поврежденных органах, формируются *j* и иматурные (*im*) особи. Это позволяет популяциям вегетативно подвижных видов разрастаться и захватывать вновь освободившуюся территорию.

Микрогруппировки пороев 1–2-месячной давности. За это время порои кабанов существенно изменяются. Мхи и вегетативно подвижные травы разрастаются и формируют моховой и травяной покровы. Флористическое разнообразие в полтора раза выше, чем на не тронутых кабанями участках луга (табл. 1). Оно увеличивается за счет растений, размножающихся как семенным (*Ranunculus acris*, *Scutellaria galericulata*, *Taraxacum officinale* и др.), так и вегетативным (*Carex nigra*, *Epipactis palustris*, *Festuca rubra* и др.) способами. По сравнению с предыдущим этапом, увеличивается проективное покрытие некоторых видов. К ним относятся *Carex acuta*, *Filipendula ulmaria*, *Carex nigra*, *Geum rivale* и др. В основном это происходит благодаря разрастанию.

Микрогруппировки пороев возрастом до 1 года. В течение года на пороях кабанов травы разрастаются. На этой стадии микрогруппировки отличаются самым высоким флористическим разнообразием: оно почти в два раза выше, чем на фоновых участках луга (табл. 1). При этом семенное размножение уступает вегетативному. Покрытие мхов варьирует от 5 до 80%. Такой широкий диапазон покрытия мхов определяется сомкнутостью трав: на площадках с высоким покрытием трав участие мхов невелико и наоборот.

Микрогруппировки старых пороев возрастом 1–2 и более лет (фон). К этому времени виды высокотравья (*Filipendula ulmaria* и *Carex acuta*) сильно разрастаются и формируют ценотически замкнутые

Т а б л и ц а 1

Характеристика кабаньих пороев на разных этапах развития

Характеристика	1	2	3	4
Покрытие трав, %	3–30	30–60	60–90	90–100
Высота трав, см	5–10	10–15	20–50	80–150
Покрытие мхов, %	0–5	50–90	5–80	1–3
Размер площадок, м ²	0,25	0,25	0,25	0,25
Число площадок	11	11	11	11
видовая насыщенность				
Минимальное число видов на площадке	8	15	16	7
Максимальное число видов на площадке	17	21	25	15
Среднее число видов на площадке	13	18	20	11
Среднее квадратичное отклонение	2,6	1,7	2,9	2,4
видовое богатство				
Число видов на 11 площадках	33	40	44	32

Примечание. 1 – свежие порою; 2 – порою 1-2 месячной давности; 3 – порою возрастом до 1 года; 4 – старые порою возрастом 1–2 и более лет.

группировки с покрытием 100%. Замкнутость группировок *Carex acuta* и *Filipendula ulmaria* проявляется в низком флористическом разнообразии: с одной стороны, многие виды вытесняются, а, с другой стороны, новые виды не могут внедриться в группировки. Для *Filipendula ulmaria* и *Carex acuta* характерна высокая конкурентная мощь, связанная со значительной вегетативной подвижностью, высокой продуктивностью и возможностью длительно удерживать территорию. Эта возможность определяется способностью видов к омоложению за счет замены отмирающих парциальных побегов или кустов молодыми.

В результате трофической деятельности кабанов на влажных лугах непрерывно формируются сукцессионные ряды развития микрогруппировок. Сначала на свежих порою появляются виды, размножающиеся в основном семенным путем. Затем развиваются растения, размножающиеся как семенным, так и вегетативным способами. Далее на старых порою формируются группировки высокотравья, особи которых размножаются вегетативно. Эту последовательность развития микрогруппировок можно рассматривать как микросукцессию. Постоянная роющая деятельность кабанов преобразует однонаправленные микросукцессии в циклы. Благодаря циклическим микро-

сукцессиям на лугах поддерживается высокое флористическое разнообразие.

Фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие лугов

На влажных лугах НДП из кочкообразующих осок наиболее часто встречается *Carex appropinquata*. Биологический смысл формирования кочки – вынос почек возобновления выше уровня затопления во время половодья. В связи с этим кочки представляют собой благоприятный субстрат для приживания растений, которые формируют здесь особые микрогруппировки (Абатуров, 1968; Дымина, 1985; Сарычева, 2001; Werner, Zedler, 2002). В развитии микрогруппировок на кочках *C. appropinquata* выделено четыре этапа: 1) микрогруппировки молодых кочек, 2) микрогруппировки зрелых кочек, 3) микрогруппировки старых кочек, 4) микрогруппировки участков луга между кочками (фонные). По биологическому возрасту молодые кочки соответствуют g_1 растениям, зрелые – g_2 , а старые – g_3 . Ординация описаний микрогруппировок разделила их на 2 группы (рис. 2). Описания кочек всех стадий развития расположены в центральной части рисунка, а участков между кочками – в левой верхней части.

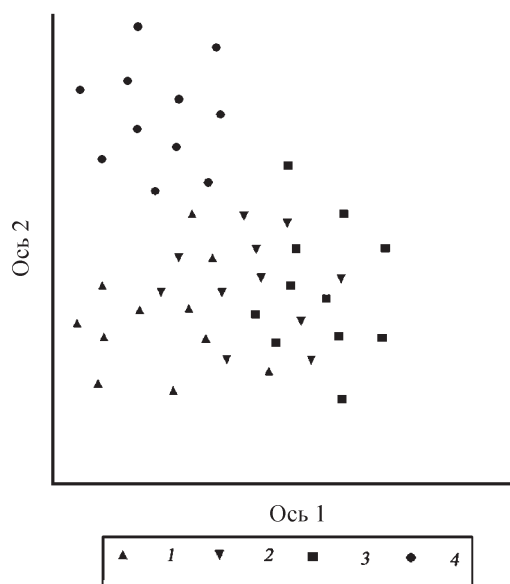


Рис. 2. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на кочках *Carex appropinquata* разных стадий зарастания в осях наибольшего варьирования флористического состава. Неруссо-Деснянское Полесье, влажные луга: 1 – молодые кочки; 2 – зрелые кочки; 3 – старые кочки; 4 – фоновые участки

Микрогруппировки молодых кочек. У *Carex appropinquata* молодые кочки отличаются плотным телом цилиндрической формы. Тело кочек состоит из густо переплетенных отмерших остатков годовых побегов, которые пронизаны многочисленными ветвящимися придаточными корнями. Для молодых кочек характерно невысокое флористическое разнообразие: общее число видов практически такое же, как и на фоновых участках луга (табл. 2). Невысокое флористическое разнообразие этих кочек определяется их плотным сложением и малой активностью роющих животных. Однако на кочках отмечено немногочисленное семенное возобновление различных видов. Например, здесь появляется семенное поколение редких видов растений: единичные *j* и *im* особи *Dactylorhiza longifolia* и *Epipactis palustris*. Кроме того кочки – одно из немногих мест на влажных лугах, где приживается подрост деревьев и кустарников. Так, на молодых кочках отмечены единичные *j* и *im* особи *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Populus tremula* и *Salix aurita*. В отличие от фоновых участков на кочках выше встречаемость видов растений сухих лугов, ольшаников и неморальных лесов.

Таблица 2

Характеристика кочек *Carex appropinquata* на разных этапах развития

Характеристика	1	2	3	4
Высота кочек, см	5–10	10–25	15–30	–
Площадь кочек, дм ²	3–8	7–25	10–35	–
Покрытие трав, %	40–70	50–70	70–90	40–70
Покрытие мхов, %	40–90	40–90	40–95	5–90
Число площадок	11	11	11	11
видовая насыщенность				
Минимальное число видов на площадке	10	19	15	13
Максимальное число видов на площадке	20	28	24	21
Среднее число видов на площадке	16	22	20	17
Среднее квадратичное отклонение	3,1	2,8	3,1	2,8
видовое богатство				
Число видов на 11 площадках	43	53	47	44

Примечание. 1 – молодые кочки; 2 – зрелые кочки; 3 – старые кочки; 4 – фоновый участок луга.

Микрогруппировки зрелых кочек. Со временем кочки увеличиваются в размерах. Тело зрелых кочек отличается обратноконусовидной формой и отмершим центром. Все зрелые кочки заселены муравьями и мышевидными грызунами (рис. 3). Животные выносят на поверхность кочек почву и, следовательно, создают разреженные участки травяного покрова. Это значительно активизирует семенное возобновление многих видов растений. В результате увеличивается численность семенных особей *Coccyganthus flos-cuculi*, *Dactylorhiza longifolia*, *Epilobium palustre*, *Scutellaria galericulata* и др. Здесь также отмечены *j* и *im* особи *Carex appropinquata* семенного происхождения. На зрелых кочках выше встречаемость и покрытие подроста деревьев и кустарников: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Salix aurita* и др. Кроме того, на таких кочках приступают к разрастанию семенные особи вегетативно подвижных трав: *Carex acuta*, *C. nigra*, *Epipactis palustris*, *Equisetum fluviatile* и др. Поэтому зрелые кочки отличаются относительно высоким флористическим разнообразием (табл. 2).

Микрогруппировки старых кочек. Кочки постепенно стареют, разрушаются роющими животными, вследствие чего начинают распадаться. Благодаря вегетативному разрастанию покрытие растений на старых кочках имеет максимальные значения (70–90%). От этого страдают многие луговые травы. У одних видов (*Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Psammophiliella muralis* и др.) уменьшается встречаемость, а другие (*Leucanthemum vulgare*, *Mentha arvensis*, *Trifolium medium* и др.) – исчезают вовсе. Судьба старых кочек двояка. На некоторых кочках разрастаются семенные особи *Carex appropinquata*. В результате на месте старой кочки формируется молодая, и запускается очередной цикл развития микрогруппировки растений. Другие кочки окончательно распадаются (рис. 3).

Микрогруппировки фоновых участков луга. Фоновые участки луга отличаются продолжительным затоплением во время половодья, повышенной влажностью и низкой активностью роющих животных. Фоновые участки луга характеризуются невысоким флористическим разнообразием (табл. 2), которое обусловлено несколькими причинами. Во-первых, микрогруппировки растений сформированы взрослыми особями вегетативно подвижных видов, семенные особи которых прижились на кочках: *Carex acuta*, *C. nigra*, *Cirsium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale* и др. Во-вторых, на переувлажненных местах практически не приживается семенное поколение большинства луговых растений. В-третьих, на фоновых участках луга из-за низкой активности роющих животных и повышенной влажности очень незначительна встречаемость древесных видов.

Осоковые кочки – уникальные микроместообитания, на которых развиваются своеобразные микрогруппировки растений. Так, на молодых и зрелых кочках приживается семенное поколение практически всех луговых видов. Прижившиеся семенные особи вегетативно подвижных видов начинают разрастаться на зрелых и старых кочках. Ко времени разрушения кочек у этих видов развиваются мощные подземные и надземные органы, благодаря которым они успешно противостоят неблагоприятным экологическим условиям фонового элемента мозаики. На материнских кочках может поселиться и развиваться молодое поколение *Carex appropinquata*. В результате старая кочка сменяется молодой. На молодой кочке формируется новая микрогруппировка растений и запускается следующий микросукцессионный цикл.

Таким образом, на влажных лугах НДП в результате роющей деятельности кабанов и онтогенеза кочкообразующей осоки сближенной создаются особые

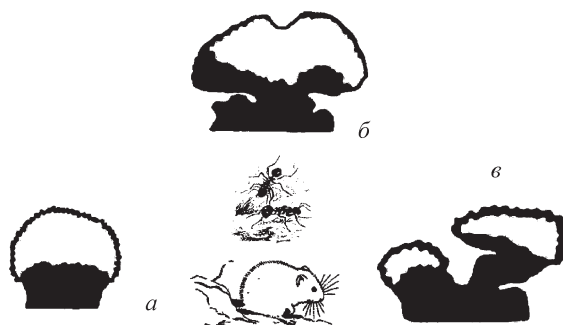


Рис. 3. Схема распада кочек *Carex appropinquata* в связи с деятельностью роющих животных: а – молодая кочка, б – зрелая кочка, в – старая кочка

микросайты, на которых формируются уникальные микрогруппировки растений. Эти микрогруппировки отличаются особыми динамическими процессами –

циклическими микросукцессиями. Благодаря циклическим микросукцессиям поддерживается полидоминантный и многовидовой состав лугов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров А.М. Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М., 1968. 246 с.

Горнов А.В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (Orchidaceae) в Неруссо-Деснянском полесье (Брянская область) // Бот. журн. 2008б. Т. 93. № 3. С. 81–92.

Горчаковский П.Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999. 156 с.

Гусев А.А. Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеоценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М., 1986. С. 94–105.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999. 306 с.

Дымина Г.Д. Луга Дальнего Востока (Зейско-Буреинское Приамурье). Новосибирск, 1985. 193 с.

Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов // Биогеоэкологический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. С. 131–142.

Завьялова Л.Ф. Биогеоэкологическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (федеральный отчет за 1992–1993 гг.). М., 1997. С. 99–100.

Злотин Р.И. Ходашева К.И. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1974. 200 с.

Кац Н.Я. Покос и косьба как факторы, регулирующие жизнь сырых лугов / Труды Яхромского болотного опытного поля. Вып. V. М., 1926. 12 с.

Луга и пастбища Брянской области и их улучшение. Брянск, 1956. 120 с.

Миркин Б.М., Розенберг Л.Г., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 224 с.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.

Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.

Сарычева Е.П. Микросукцессионные процессы в растительном покрове микроместообитаний черноольховых лесов заповедника «Брянский лес» // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001. С. 159–151.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Werner J.K., Zedler B.J. How sedge meadow soils, microtopography and vegetation respond to sedimentation // Wetlands. 2002. Vol. 22. N 3. P. 451–466.

Поступила в редакцию 26.05.10

ZOOGENIC AND PHYTOGENIC PATTERNS AND FLORISTIC DIVERSITY OF WET MEADOWS IN THE NERUSSO-DESNYANSKOE POLESYE

A.V. Gornov

Influence of zoogenic and phytogenic patterns on a floristic variety of wet meadows in the Nerusso-Desnyanskoe Polesye has been described. There are various microstands as a result of digging activity of wild boars on meadows. Seed breeding species are mostly vegetate first on fresh disturbances. Then seed breeding and vegetative breeding plants appear on disturbances wich age are from a month to one year. Later vegetative breeding groupings of tall grasses form on one-two years disturbances. So wild boars support a high floristic variety on meadows. Sedge tussocks are unique microhabitats on which special microstands are formed. The leading part in these transformations of vegetation belongs ontogeny tussocks. There are vary covering and occurence of meadow plants on tussocks of different stages of development. A high specific variety of wet meadows is supported owing to individual development of tussocks.

Key words: zoogenic pattern, phytogenic pattern, floristic diversity, wet meadow.

Сведения об авторе: Горнов Алексей Владимирович – науч. сотр. Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес», 242180, Брянская область, Суземский район, ст. Нерусса, заповедник «Брянский лес» (aleksey-gornov@yandex.ru).