

Глава 6

ЗАПОВЕДНИК БРЯНСКИЙ ЛЕС

6.1. Общая характеристика заповедника и Неруссо-Деснянского полесья в целом. Специфические методы исследования

Заповедник Брянский лес расположен в Неруссо-Деснянском полесье, которое находится в бассейне среднего течения Десны (левый приток Днепра) в юго-восточной части Брянской области (рис.6.1). Площадь заповедника – 12 186 га.

Неруссо-Деснянское полесье – это физико-географический район, который является составной частью пояса низменных равнин, протянувшихся на юге нечерноземной полосы через всю Русскую равнину от Полыши до Предуралья. В западной части этого пояса расположено Припятско-Деснянское полесье, в пределах которого размещен

исследуемый физико-географический район, в центральной части – Мещера и Верхне-Волжская низина, к востоку – цепь низин лесного Поволжья, Поветлужья и Вятско-Камского края.

Полесья расположены в понижениях рельефа дочетвертичных (древнеморских) пород. Они представляют собой крупные геоморфологические провинции, обусловленные геологической структурой Русской равнины. Территория полесий складывается породами различных возрастных групп, начиная от протерозойских и до четвертичных. Существенное геоморфологическое и в целом ландшафтное значение имеют четвертичные породы, залегающие в полесьях сплошным покровом. Мощность этих отложений достигает обычно нескольких десятков метров, но иногда превышает 100 м. Меловые карбонатные отложения подстилают четвертичные



Рис. 6.1. Расположение заповедника и Неруссо-Деснянского полесья в Брянской области

породы и оказывают влияние на ландшафт лишь в тех участках полесий, где залегают довольно близко от поверхности [Абатуров, 1968].

В строснии четвертичной толщ преобладают водноледниковые и ледниковые породы, связанные с древними оледенениями Русской равнины. В эпоху максимального (днепровского) оледенения ледник распространялся на все полесья и оставил в них горизонт валунных суглинков донной морены. При отступлении днепровского ледника полесские низины покрывались талыми ледниковыми водами и заполнялись песчаными наносами.

С московским оледенением связаны весьма значительные изменения в рельефе полесских низин. Последние явились ареной деятельности талых ледниковых вод, распространявшихся по всей территории полесий и отложивших здесь массу песчаного материала. Ко времени этого оледенения относится формирование вторых надпойменных террас многих полесских рек.

Граница более позднего, валдайского, оледенения находилась севернее пояса полесий. Во время этого оледенения происходило формирование аллювия первых надпойменных террас рек полесий. От этого периода полесские низины унаследовали массу озер и болот [Абатуров, 1968].

На западе Неруссо-Деснянское полесье ограничено Десной, на севере — рекой Навля, на востоке граница проходит по линии поселений Навля, Погребы, Красный Колодезь, Лагеревка, Игрипкое, Селечня, Негиню, Суземка и Зерново, на юге район примыкает к Украинской границе. Площадь Неруссо-Деснянского полесья — 250 000 га, географические координаты: 52°18'–52°50' с.ш., 33°28'–34°40' в.д.

Климат Неруссо-Деснянского полесья умеренно континентальный. Среднегодовая температура составляет +5,4°C. Средняя температура самого холодного месяца –8,4°C, а самого теплого — +18,2°C. Продолжительность теплого времени года ($T > 0^\circ\text{C}$) составляет 217–234 суток, вегетационного периода ($T > 5^\circ\text{C}$) — 180–190 суток. Годовое количество осадков — 550–590 мм [Евстигнеев и др., 1999].

В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции [Растительность..., 1980].

Единство происхождения и сходство физико-географических условий всех полесий на Русской равнине, а также принадлежность полесий к одной ботанико-географической провинции позволяют рассматривать Неруссо-Деснянский район в

качестве модельного объекта для оценки биологического разнообразия на разных уровнях организации растительного покрова.

Цель работы — проанализировать механизмы поддержания структурного и видового разнообразия на ландшафтном, ценоотическом и внутривидовом уровнях организации растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья.

Задачи исследования:

1. Описать ландшафтную структуру, а также оценить флористическое и ценоотическое разнообразие местностей Неруссо-Деснянского полесья.

2. Выяснить механизмы поддержания видового разнообразия лесных сообществ задровых местностей и проанализировать их демулационные смены.

3. Оценить роль бобров в поддержании флористического и ценоотического разнообразия растительного покрова в долинах малых водотоков.

4. Проанализировать пространственную структуру черноольшаников и оценить вклад элементов пространственной структуры в поддержание видового разнообразия этих сообществ.

Объекты исследования. При изучении механизмов поддержания биологического разнообразия в качестве объектов исследования выбраны следующие группы сообществ: 1) растительный покров 11 местностей Неруссо-Деснянского полесья; 2) водораздельные лесные сообщества в пределах задровых местностей; 3) комплексы лесных и нелесных сообществ в пойменных местностях долин малых водотоков, освоенных бобрами (*Castor fiber* L.); 4) микрогруппировки растительности, которые формируются на микросайтах в черноольшаниках.

Специфические методы исследования. При изучении растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья, кроме перечисленных во 2 главе, использовались дополнительные методы.

Ландшафтные методы. Исследование ландшафтов Неруссо-Деснянского полесья проводилось по ранее разработанным методикам [Видина, 1963; Исаченко, 1976, 1980]. Для выделения ландшафтных подразделений использованы данные дешифровки крупномасштабных аэрокосмических снимков, обработки топографических карт, анализа геоморфологических условий, бурения скважин, почвенных разрезов и детальных геоботанических описаний. Исследование литологического состава почвообразующих пород проводилось по 15 скважинам глубиной до 10 м и по 40 почвенным разрезам до 3 м глубиной. Скважины и почвенные разрезы были равномерно заложены в разных ландшафтных подразделениях.

Геоботанические методы. В связи с разномасштабностью сообществ в работе применялось 2 варианта геоботанических описаний. При описании лесных ценозов закладывались площадки по 100 кв. м в 10-кратной повторности в каждом сообществе. Для описания внутривидовой неоднородности – микрогруппировок растительности – закладывались площадки размером по 0,25 кв. м. Каждый вариант микрогруппировок растительности описан в 30-кратной повторности. Названия лесных сообществ даны по доминантному [Работнов, 1983] и эколого-флористическому принципам [Александрова, 1969]. Флористическая принадлежность сообществ определялась по работам Ю.Б.Белявченко [1991], О.В.Морозовой [1999] и Ю.П.Федотова [1999].

При анализе геоботанических описаний каждый вид сосудистых растений относился к определенной жизненной форме по классификации И.Г.Серебрякова [1962], к экобиоморфе по А.Д.Булохову [1996], а также к определенной эколого-ценотической свите в понимании А.А.Ниценко [1969]. В последнем случае использовался аннотированный список сосудистых растений Неруссо-Деснянского полесья [Федотов, Евстигнеев, 1997]. В процессе этой работы все виды сосудистых растений были разделены на 15 свит: водная, прибрежно-водная, болотно-травяная, черноольховая, опушечно-черноольховая, гипновая, сфагновая, боровая, темнохвойная (бореальная), неморальная (широколиственная), опушечно-неморальная, влажно-луговая, сухолуговая, аллювиальная, адвентивная. Оценка видового разнообразия сообществ проводилась также с использованием индекса разнообразия Симпсона [Одум, 1986]: $1/\sum(n_i/N)^2$, где n_i – оценка значимости каждого вида (проективное покрытие), N – сумма оценок значимости. Для сравнения сообществ использовался коэффициент общности Сьеренсена: $2c/(A+B)$, где c – число видов, общих для двух сообществ, A и B – количество видов в каждом из сообществ.

Для составления прогнозов изменения биоразнообразия исследованы основные направления восстановительных смен (сукцессий). При этом пространственные ряды сообществ рассматривались как временные. В работе при выборе пространственных рядов подбирались варианты сообществ, сформировавшиеся в результате сходных по характеру и интенсивности нарушений различной давности. Важным критерием при выборе пространственных рядов является сходство экотопических условий, поэтому сообщества подбирались со сходным положением в рельефе,

литологическим составом подстилающих пород и гидрологическим режимом. При этом в качестве пространственных рядов выступали возрастные ряды древостоев. Это позволяло проследить смены, связанные с возрастными изменениями популяций эдификаторных видов. Дополнительным признаком в этом служил также онтогенетический состав ценопопуляций древесных видов.

Картирование растительности. В работе проводилось картирование микрогруппировок растительности в черноольшаниках на площади 500 кв. м. Эти площадки разбивались веревками на квадраты со стороной по 2 м. На карту наносились однородные контуры растительности, для которых составлялся полный список сосудистых растений, и отмечалось их количественное участие по шкале покрытия-обилия Браун-Бланке.

6.2. Характеристика флористического и ценотического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья

Разнообразие растительного покрова Неруссо-Деснянского полесья может быть измерено двумя показателями: гамма-разнообразием и бета-разнообразием.

Гамма-разнообразие. Простой показатель гамма-разнообразия – это флора физико-географического района [Миркин, Наумова, 1998], для обозначения которой в ботанической географии используют термин “конкретная флора”, предложенный А.И.Толмачевым [1974].

Природная флора Неруссо-Деснянского полесья, площадь которого около 250 тыс. га, к настоящему моменту насчитывает 888 видов сосудистых растений, относящихся к 105 семействам. Таксономическая структура видового состава района в целом соответствует флорам бореально-умеренного типа Голарктики [Федотов, Евстигнеев, 1997]. Виды распределяются по 8 основным эколого-ценотическим группам. Большая часть флоры относится к луговым (381 вид), неморальным (189) и нитрофильным (125) растениям, далее следуют водные (58), темнохвойные (30), боровые (29), сфагновые (20), гипновые (19) и адвентивные (37) виды. Неморальная группа представлена широколиственной (11,7%) и опушечно-широколиственной (9,6%) свитами, нитрофильная – черноольховой (4,1%), опушечно-черноольховой (2,8%) и болотно-травяной (7,2%) свитами, луговая – сухолуговой (26,7%), влажно-луговой (11,9%) и аллювиальной (4,3%) свитами, а водная – соб-

ственно водной (4,2%) и прибрежно-водной (2,3%) свитами.

Большинство видов Неруссо-Деснянского полесья – травянистые растения (805 видов, или 90,6%). Среди трав преобладают многолетники – 598 видов (67,3%). Вторая по численности группа – однолетники и малолетники (207 видов, или 23,3%). Деревьев во флоре насчитывается 37 видов (4,2%), кустарников – 39 (4,4%), а кустарничков – 7 (0,8%).

Бета-разнообразие можно оценить числом эколого-флористических синтаксонов. Предварительное изучение территории Неруссо-Деснянского полесья показало, что лесные, лесоболотные и водные сообщества относятся к 41 ассоциации, к 18 союзам, 14 порядкам и к 10 классам [Морозова, 1999; Федотов, 1999]. По числу ассоциаций лидируют лесные сообщества (12 синтаксонов), за ними следуют травяные болота (9 синтаксонов), далее – сфагновые болота (6 синтаксонов), водные и прибрежно-водные сообщества (по 5 синтаксонов), а затем – гипновые болота и кустарниковые сообщества (по 2 синтаксона). Большое количество болотных сообществ определяется особенностью

полесских низменных равнин – высоким уровнем грунтовых вод [Абатуров, 1968].

6.3. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского полесья

Разнообразие флористического состава Неруссо-Деснянского полесья, а также представленность в растительном покрове контрастных по экологии сообществ, является следствием геоморфологической неоднородности изучаемого физико-географического района.

В пределах Неруссо-Деснянского полесья представлены пойменные, террасные, полесские и предполесские ландшафты – рис.6.2, 6.3.

Пойменный ландшафт

Пойменный ландшафт занимает 15–20% территории района и 15% территории заповедника. В составе пойменного ландшафта выделяются 6

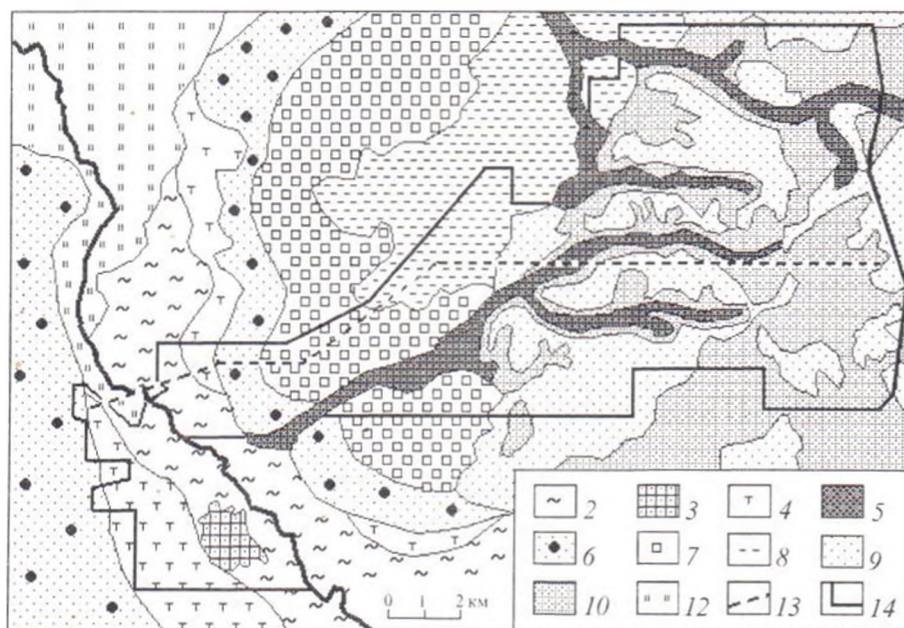


Рис.6.2. Ландшафтная структура Неруссо-Деснянского полесья (на примере заповедника Брянский лес)

Цифры соответствуют номерам местности в таблице 6.1.

Пойменный ландшафт: 1, 2 – прирусловые супесчаные местности и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами, 3 – останцовые супесчаные местности с хвойно-широколиственными лесами и их производными вариантами, 4 – пойменно-притеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами, 5 – пойменные местности долины малых рек с черноольховыми лесами, 12 – иловатые низкие центрально-пойменные местности с лугами и травяными болотами. Террасный ландшафт: 6 – местности первой песчаной террасы с сосновыми лесами, 7 – местности второй песчаной террасы с сосновыми лесами, 8 – местности третьей супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 – зандровые песчаные местности с сосновыми лесами, 10 – моренно-зандровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами; 13 – геоботанический профиль (см. рис.6.3); 14 – границы заповедника

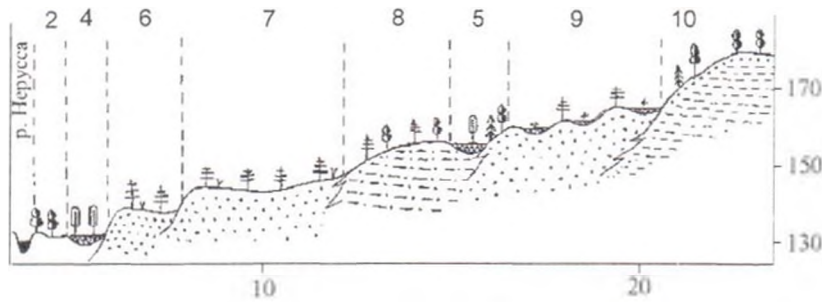


Рис.6.3. Геоботанический профиль заповедника Брянский лес

Пойменный ландшафт: 2 – прирусловые супесчаные местности валов и центрально-пойменные суглинистые местности с широколиственными лесами. 4 – пойменно-притеррасные торфяные местности с черноольховыми лесами. 5 – пойменные местности долины малой реки с черноольховыми лесами. Террасный ландшафт: 6 – местности I песчаной террасы с сосновыми лесами, 7 – местности II песчаной террасы с сосновыми лесами, 8 – местности III супесчаной террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Полесский ландшафт: 9 – задровые песчаные местности с сосновыми лесами. 10 – моренно-зандровые супесчано-суглинистые местности с хвойно-широколиственными лесами. По горизонтали – протяженность геоботанического профиля (км), по вертикали – высота над уровнем моря (м)

местностей: прирусловые супесчаные, центрально-пойменные суглинистые, останцовые супесчаные, центрально-пойменные иловатые, пойменно-притеррасные торфяные и поймы малых рек (табл.6.1, см. рис.6.2, 6.3).

1. Прирусловые супесчаные местности (см. табл.6.1, рис.6.2, 6.3). Для этой части поймы характерны новообразования рельефа. Благодаря русловой деятельности непрерывно появляются новые местообитания суши в виде прирусловых отмелей и межгивных понижений (заброшенных участков русел). Отмели, постепенно покрываясь наносами, преобразуются в береговые ваты, которые подняты в среднем на 2,0–2,5 м над меженным уровнем рек.

Бета-разнообразие. Здесь описаны сообщества, относящиеся к 12 ассоциациям (табл.6.2, 6.3). На отмелях, зарастающих аллювиальными ивами (*Salix viminalis*, *S. triandra* и *S. alba*), формируются сообщества ассоциации *Salicetum triandro-viminalis* и *Salicetum albae*. Эти сообщества, уменьшая скорость течения воды и усиливая осаждение песчаных частиц, постепенно преобразуют отмели в прирусловые валы. Под полог ивняков внедряется подрост *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*, развитие которого приводит к смене ивняков на сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum* или *Ficario-Ulmetum campestre*. Сообщества первой ассоциации обычно формируются на краткоемных вершинах прирусловых валов, а второй – на среднепоемных склонах этих валов.

В межгивных понижениях прирусловой поймы формируются старицы. Глубоководные части стариц заняты водными сообществами ассоциации *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*, *Nupharo-Nymphae-*

etum candidae, а берега – земноводными сообществами ассоциации *Scirpetum lacustris*, *Oenantho-Rorippetum*, *Typhetum latifoliae*, *Salicetum pentandrocinereae* и др.

Гамма-разнообразие. Во флоре насчитывается 217 видов сосудистых растений, которые контрастны по эколого-ценотической принадлежности (см. табл.6.3, табл.6.4). Так, на отмелях из-за периодического обновления субстрата наиболее активны аллювиальные однолетники и малолетники: *Cyperus fuscus*, *Filaginella uliginosa*, *Psammophilella muralis*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica* и др. Если в ивняках преобладают аллювиальные растения, то в сменяющих их широколиственных лесах – неморальные виды. В межгивных понижениях представлены виды водной, прибрежно-водной и болотно-травяной свит.

2. Центрально-пойменные суглинистые местности сохраняют гривистый рельеф, который в среднем поднят до 2 м над меженным уровнем (см. табл.6.1). На гривах доминируют среднепоемные урочища, экотопы которых характеризуются высокими баллами переменной увлажненности, почвенного богатства и увлажнения почв.

Бета-разнообразие. Здесь отмечены сообщества 16-ти ассоциаций (см. табл.6.2, 6.3). Разнообразие сообществ определяется гривистым рельефом местности и влиянием человека. На положительных формах рельефа формируются дубравы и их производные варианты – осинники и ясененники, принадлежащие ассоциации *Ficario-Ulmetum campestre* и *Tilio-Carpinetum*. Среди леса встречаются луга, которые поддерживаются сенокосением и умеренным выпасом. Сообщества лугов принадлежат ассоциации *Phalaroidetum arundinaceae*.

Таблица 6.1

Характеристика ландшафтов и местностей Неруссо-Деснянского погосья (по профилю Трубчевск–Локоть)

Характеристики	Пойменный ландшафт				
	Прирусловые	Центрально-пойменные	Останцовые поймы	Пойменно-притеррасные	Поймы малых рек
Номер местности	1	2	3	4	5
Абсолютные высоты, м	132–133				133–175
Относительные высоты мезорельефа, м	2–2,5	1–2	4–5	0,5	0,5
Глубина залегания дочетвертичных пород, м	25–30				1–20
Глубина УПГВ, м	1–2	0,5–1,5	2,5–3,5	0–0,5	0–0,5
Заболоченность, %	—	5–10	0–5	100	40–60
Преобладающая почвообразующая порода	Пески, супеси	Суглинки	Супеси	Торф	Пески, суглинки, торф

УПГВ – уровень поверхности грунтовых вод.

В межгрядных понижениях находятся водные сообщества (например, ассоциация *Wolffietum arrhizae*), травяные болота (*Glycerietum maximae*), заболоченные кустарники (*Salicetum pentandrocineriae*) и ольховые леса (*Carici elongatae-Alnetum*). Разнообразие сообществ в межгрядных понижениях определяется степенью заполнения ложа стариц аллювием и общим геоморфогенезом поймы.

Гамма-разнообразие. Во флоре насчитывается 239 сосудистых растений. Основу флоры составляют виды черноольховой, неморальной и болотно-травяной свит (см. табл. 6.3, 6.4). Среди редких растений встречаются *Allium ursinum*, *Gladiolus imbricatus*, *Inula helenium*, *Iris sibirica*, *Matteuccia struthiopteris* и др. В старицах этих местностей обитает *Wolffia arrhiza*, которая отмечена только в Воронежской и Липецкой областях [Определитель..., 1995].

3. Останцовые супесчаные местности представляют собой серии высоких концентрических гряд и межгрядных понижений (см. табл. 6.1, рис. 6.2). Вершины гряд подняты над меженным уровнем реки на 4–5 м и фактически находятся вне поемного режима.

Бета-разнообразие. Благодаря особенностям рельефа здесь представлены сообщества 15 ассоциаций (см. табл. 6.2, 6.3). В межгрядных понижениях останцов развиваются несколько вариантов гидроморфной растительности: водные, прибрежно-водные и заболоченные (травяные, кустарниковые, лесные) сообщества, а также необычный для поймы тип растительности – мезоопигрофные болота ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris*. Последнее сообщество формируется в межгрядных понижениях на вершинах останцов, которые не заливаются во время половодий. Высокое бета-разнообразие поддерживается также человеком. При хозяйствовании часть дубрав преобразуются в березняки, осинники и липняки, а также в куль-

туры сосны. Большая часть этих сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum* и *Ficario-Ulmetum campestris*, меньшая – к ассоциации *Pen- cedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum*.

Гамма-разнообразие. Во флоре сосудистых растений обнаружено 263 вида. На повышенных формах рельефа преобладают неморальные, сухолуговые и бореальные растения, а на отрицательных – черноольховые и болотно-травяные (см. табл. 6.4). Среди редких растений встречаются *Anthericum ramosum* и *Pyrola chlorantha*.

4. Пойменно-притеррасные торфяные местности широко распространены в поймах Неруссы и Навли, их ширина достигает 1–2 км (см. рис. 6.2, 6.3). Они незначительно подняты над меженным уровнем рек (см. табл. 6.1) и отличаются длительной поемностью.

Бета-разнообразие ограничено 11 ассоциациями (см. табл. 6.2, 6.3). Они представлены гидроморфными сообществами – травяными (*Glycerietum maximae*), кустарниковыми (*Salicetum pentandrocineriae*) и лесными (*Carici elongatae-Alnetum*) болотами.

Гамма-разнообразие. Среди сосудистых растений обнаружено 202 вида, основу которых составляют черноольховые, болотно-травяные, влажнолуговые и неморальные растения (см. табл. 6.4).

5. Пойменные местности долин малых рек имеют ширину в пределах 100–300 м и протяженность порядка 10–30 км (см. рис. 6.2, 6.3, табл. 6.1). Экологические условия пойм малых рек близки к пойменно-притеррасным местностям.

Бета-разнообразие. Пойменные местности малых рек, особенно в пределах заповедника, отличаются максимальным ценотическим разнообразием (см. табл. 6.2, 6.3). Это связано с деятельностью бобров, которые создают разные экотопы (см. раздел 6.4). Например, в приплотинных понижениях бобровых запруд развиваются сообщества

таблица 6.1 (окончание)

Террасный ландшафт			Полесский ландшафт		Предполесский ландшафт
I терраса	II терраса	III терраса	Зандровые	Моренно- зандровые	
6	7	8	9	10	11
135-140	140-145	145-155	155-175	175-190	185-210
1-3	2-3	1-3	1-5	5-20	10-20
15-20		10-15		1-5	
1,0-2,5		Более 4	1,0-3,5	1,5-8,0	1,0-8,0
15-20	15-25	0-5	15-25	0-5	0-5
Пески		Супеси	Пески	Супеси, пески, суглинки	Супеси, мергели

Таблица 6.2

Распространение сообществ лесной, лесоболотной и водной растительности по местностям Неруссо-Деснянского налесья

Названия эколого-флористических ассоциаций	Номера местностей (см. табл. 6.1)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. <i>Tilio-Carpinetum</i>	2	2	2	-	1	1	-	3	1	3	3
2. <i>Ficario-Ulnetum campestre</i>	2	3	2	1	1	-	-	-	-	-	-
3. <i>Circae-Alnetum</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
4. <i>Potentillo albae-Quercetum</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
5. <i>Molinio-Pinetum</i>	-	-	1	-	-	3	3	1	3	1	1
6. <i>Peucedano-Pinetum</i>	-	-	1	-	-	2	2	2	3	1	1
7. <i>Quercus robur-Pinetum</i>	-	-	2	-	-	1	-	1	1	1	1
8. <i>Serratulo-Pinetum</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
9. <i>Cladonio-Pinetum</i>	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-
10. <i>Salicetum triandro-viminalis</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11. <i>Salicetum albae</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12. <i>Carici elongatae-Alnetum</i>	-	1	1	3	3	1	1	1	1	1	-
13. <i>Sphagno squarrosi-Alnetum</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
14. <i>Salicetum pentandro-cinereae</i>	1	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-
15. <i>Betuletum humilis</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
16. <i>Climacio-betuletum pubescentis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
17. <i>Pino-Ledetum sylvestris</i>	-	-	1	-	-	1	2	1	2	-	-
18. <i>Sphagnetum betulo-caricosum</i>	-	-	-	-	-	1	2	1	2	-	-
19. <i>Ledo-Sphagnetum magellanicum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
20. <i>Caricetum diandrae</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
21. <i>Caricetum lasiocarpae</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
22. <i>Sphagno fallax-Eriophoretum vagination</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	1	-	-
23. <i>Agrostio-Alismatetum plantago-aquaticae</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
24. <i>Phragmitetum communis</i>	1	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-
25. <i>Glycerietum maximae</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
26. <i>Typhetum latifoliae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27. <i>Scirpetum lacustris</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28. <i>Oenanthe-Rorippetum</i>	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-
29. <i>Caricetum gracilis</i>	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
30. <i>Caricetum appropinquatae</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1
31. <i>Caricetum cespitosae</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-
32. <i>Caricetum elatae</i>	-	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-
33. <i>Caricetum ripariae</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
34. <i>Caricetum vesicariae</i>	-	1	1	1	1	-	-	-	1	-	-
35. <i>Phalaroidetum arundinaceae</i>	-	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-
36. <i>Potametum pusilli</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
37. <i>Lemna-Spirodeletum polyrhizae</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
38. <i>Nupharo-Nymphaetum candidae</i>	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
39. <i>Trapaetum natantis</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41. <i>Wolffietum arhizae</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Число сообществ	12	16	15	11	19	11	10	10	15	9	9

Баллы распространения сообществ: 1 - присутствует, 2 - содоминирует, 3 - доминирует.

Таблица 6.3

Показатели разнообразия лесных, лесоболотных и водных сообществ в растительном покрове разных местностей
Неруссо-Деснянского полесья (НДП)

Показатели разнообразия	НДП в целом	Номера местностей (см. табл. 6.1)										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число площадок по 100 кв. м	1189	42	210	95	36	199	18	29	113	251	114	82
Гамма-разнообразие												
Число сосудистых растений, шт	888	217	239	263	202	305	122	116	281	201	181	321
Бета-разнообразие												
Мера бета-разнообразия Уиттекера	26.2	4.9	7.0	7.1	5.3	8.6	2.9	3.7	5.1	7.8	4.7	4.8
Число эколого-флористических синтаксонов, шт	41	12	16	15	11	19	11	10	10	15	9	9
Альфа-разнообразие												
Среднее число сосудистых растений на 100 кв. м	33	37	30	33	32	32	32	25	46	23	32	55

Таблица 6.4

Доля участия видов разных эколого-ценотических свит в флористическом составе местностей Неруссо-Деснянского полесья, в %

Эколого-ценотическая свита	Номера местностей (см. табл. 6.1)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Водная	>1	1	—	2	4	—	—	—	—	—	—
Аллювиальная	9	1	1	1	3	1	—	1	—	1	2
Прибрежно-водная	3	2	—	4	4	—	1	>1	1	1	>1
Болотно-травяная	9	12	3	21	15	3	7	3	10	3	5
Черноольховая	8	11	7	12	10	4	2	3	1	7	4
Опушечно-черноольховая	6	6	3	5	6	4	2	3	3	4	3
Боровая	2	2	10	4	2	9	16	7	15	5	5
Темнохвойная	3	5	8	5	3	9	11	5	14	9	5
Сфагновая	—	1	—	3	1	1	6	>1	8	1	>1
Неморальная	20	34	34	20	17	28	20	21	20	46	22
Опушечно-неморальная	5	6	14	4	5	13	11	19	10	8	16
Влажнолуговая	13	9	6	12	15	9	6	12	7	6	12
Сухолуговая	21	9	13	7	12	19	18	25	10	8	25
Гипсовая	—	—	—	—	2	—	—	>1	—	1	—
Адвентивная	1	1	1	—	1	—	—	1	1	—	1
Общая сумма долей, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

ассоциации *Potametum pusilli*, а на мелководье — сообщества ассоциации *Oenantherorippetum* и др. В долинах малых рек, где отсутствуют поселения бобров, ценотическое разнообразие ограничено только лесами.

Гамма-разнообразие. Деятельность бобра поддерживает максимальное флористическое разнообразие. Здесь обнаружено 305 сосудистых растений (см. табл. 6.3, 6.4). Флористическое ядро составляют контрастные эколого-ценотические свиты: неморальная (17% видов), влажнолуговая (15%), болотно-травяная (15%), сухолуговая (12%) и черноольховая (10%).

Террасный ландшафт

Террасный ландшафт занимают около 30% территории Неруссо-Деснянского полесья и 25% территории заповедника (рис. 6.2, 6.3). Общая ширина надпойменных террас долины Десны достигает 10–15 км, а ее крупных притоков (рек

Нерусса и Навля) — 2–3 км. В террасном ландшафте выделяется 3 местности — песчаные местности I террасы, песчаные местности II террасы и супесчаные местности III террасы.

6. Местности I аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой на 2–5 м. В литологическом разрезе господствуют пески мощностью более 15 м. (см. табл. 6.1). Глубина уровня поверхности грунтовых вод (УПГВ) — 1,0–2,5 м. Почвы I террасы отличаются низким богатством и повышенной кислотностью.

Бета-разнообразие небольшое (см. табл. 6.2, 6.3). На фронтальной части террас выражены сообщества ассоциации *Tilio-Carpinetum*, на центральной повышенной — сообщества ассоциаций *Peucedano-Pinetum* и *Quercu roboris-Pinetum*, а на тыльной склоновой поверхности с близким залеганием грунтовых вод — сообщества ассоциации *Molinio-Pinetum*. В эрозионных ложбинах стока формируются в основном сообщества ассоциации *Sphagnetum betulo-caricosum* и *Caricetum lasiocarpae*.

Гамма-разнообразие. Во флоре сосудистых растений обнаружено 122 вида, основу которых составляют неморальные, сухолуговые, темнохвойные и боровые растения (см. табл.6.4).

7. Местности II аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой в среднем на 6–10 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 15–20 м (см. табл.6.1). В рельефе II террасы преобладают пологие плохо дренируемые участки с УПГВ 1–2 м. Экологические условия террасы характеризуются низким богатством и повышенной кислотностью почв.

Бета-разнообразие небольшое (см. табл.6.2, 6.3). Из-за близкого залегания грунтовых вод подавляющая часть лесных сообществ относится к ассоциации *Molinio-Pinetum*, меньшая – к ассоциациям *Peucedano-Pinetum* и *Cladonio-Pinetum*. В эрозионных ложинах стока формируются болотные сообщества ассоциаций *Pino-Ledetum sylvestris*, *Sphagnetum betulo-caricosum*, *Caricetum lasiocarpae*, *Carici elongatae-Alnetum* и др.

Гамма-разнообразие. Найдено 116 сосудистых растений. Флористическая бедность определяется низкой видовой насыщенностью сообществ: около 25 видов на 100 кв. м. В напочвенном покрове основная роль принадлежит боровым и темнохвойным свитам (см. табл.6.3, 6.4). На мезотрофных болотах зарегистрирована *Salix lapponum* (аркто-бореальный вид), а на евтрофных болотах – *Stellaria longifolia* (бореальный вид).

8. Местности III надпойменной террасы среднечетвертичного возраста подняты над поймой на 10–15 м. Терраса очерчивается в пространстве изогипсами 145–155 м (см. рис.6.2, табл.6.1). Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных террас. На отдельных участках террасы близко залегают суглинки, являющиеся непосредственно почвообразующими породами. В рельефе преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с глубиной УПГВ более 4 м. Терраса отличается повышенным почвенным богатством [Евстигнеев и др., 1999].

Бета-разнообразие. Однородность рельефа определяет небольшое ценоотическое разнообразие (см. табл.6.3). Лесная растительность представлена средневозрастными дубравами и их производными вариантами – осинниками, березняками и липниками и культурами сосны разного возраста. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации *Serratulo-Pinetum*, *Tilio-Carpinetum* и *Quercus roboris-Pinetum* (см. табл.6.2).

Гамма-разнообразие. III терраса характеризуется значительным флористическим разнообразием (281 вид). Это связано с тем, что сообщества, особенно зрелые сосняки, отличаются высокой видовой насыщенностью: среднее число видов на 100 кв. м – 46, максимальное – 83. Во флористическом составе содоминируют контрастные эколого-ценоотические свиты. Так, на долю сухолуговых растений приходится 25%, на долю неморальных – 21%, а на долю опушечно-неморальных – 19% (см. табл.6.4). К этим растениям в большом числе примешиваются влажнолуговые, боровые и темнохвойные виды. Одновременно на III террасе встречаются виды, принадлежащие разным флористическим комплексам. Среди степных растений отмечены *Anthericum ramosum*, *Aster amellus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla patens*, *Scorzonera purpurea*, *Scutellaria hastifolia* и др., а среди центральноевропейских – *Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Genista germanica*, *Laserpitium latifolium*, *Potentilla alba*, *Platanthera chlorantha* и др.

Полесский ландшафт

В типологической структуре полесского ландшафта выделяются зандровые и моренно-зандровые местности. Они расположены в центральной части Неруссо-Деснянского полесья и занимают около 40% площади района и 60% территории заповедника (см. рис.6.2, 6.3).

9. Зандровые местности представляют собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными высотами 155–175 м (см. рис.6.2, 6.3, табл.6.1). Относительные превышения рельефа обычно составляют 1–3 м, реже встречаются гривы с превышением до 5 м. Для зандров характерен мозаично-пятнистый рисунок ландшафта, обусловленный обилием западин и котловин. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 10–15 м. УПГВ – 1,0–3,5 м. Почвы зандровых местностей отличаются минимальным богатством и высокой кислотностью [Евстигнеев и др., 1999].

Бета-разнообразие. Из-за бедности субстрата современные лесные сообщества представлены только сосняками и березняками. Однако гетерогенность экологических условий, создаваемых волнисто-западным рельефом, дифференцирует эти сообщества на несколько ассоциаций. Так, на вершинах гряд сосняки и березняки представлены ассоциацией *Cladonio-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum* и *Quercus roboris-Pinetum*, на склоновых частях –

Molinio-Pinetum и гидроморфным вариантом *Quercus roboris-Pinetum*, а в западинах – разнообразной болотной растительностью: от олиготрофных (*Ledo-Sphagnetum magellanicum*) и мезоолиготрофных (*Pino-Ledetum sylvestris*) сосняков до мезотрофных (*Sphagnetum betulo-caricosum*) и евтрофных березняков (*Sphagno squarrosi-Alnetum*). В западинах также формируются травяные болота *Sphagno fallax-Eriophoretum vaginatum*, *Caricetum lasiocarpae* и др. (см. табл.6.2).

Гамма-разнообразие. Флора относительно небогата. Здесь зафиксирован 201 вид сосудистых растений. Сообщества характеризуются минимальной видовой насыщенностью: на 100 кв. м насчитывается в среднем 23 вида (см. табл.6.3). Особенно бедны олиго- и мезоолиготрофные болота – от 5 до 8 видов. Во флористическом составе велика доля видов боровой, темнохвойной, болотно-травяной и сфагновой свит (см. табл.6.4). Среди редких растений встречаются виды, принадлежащие таежному флористическому комплексу – *Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Chamaedaphne calyculata*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Daphne mezereum*, *Drosera rotundifolia*, *Moneses uniflora* и др.

10. Моренно-зандровые местности представляют собой волнистые супесчаные и суглинистые равнины (см. рис.6.2, 6.3, табл.6.1). Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175–190 м. Рельеф местностей повышенный и пологоволнистый. Литологической основой ландшафта являются супеси и моренные суглинки. На водоразделах УПГВ расположен ниже 6–8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. Почвы характеризуются повышенным богатством и слабой кислотностью [Евстигнеев и др., 1999].

Бета-разнообразие. Однородность рельефа определяет средний уровень ценоотического разнообразия, которое представлено в основном лесной растительностью – дубравами и их производными вариантами (березняками, осинниками, липняками и культурами сосны). Основная часть сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum*, меньшая – к *Quercus roboris-Pinetum*. В замкнутых котловинах формируются болота с ассоциацией *Ledo-Sphagnetum magellanicum*, а в небольших эрозионных ложинах – сообщества ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Иногда на пологих склонах в долинах малых рек, где выходят ключи с жесткой водой, формируются болотные сообщества ассоциации *Betuletum humilis* и *Caricetum diandrae* (см. табл.6.2).

Гамма-разнообразие. Флора относительно небогата – 181 вид сосудистых растений. Около половины (46%) флоры составляют неморальные растения (см. табл.6.4). Среди редких растений встречаются *Botrychium virginianum*, *Carex brizoides*, *Festuca altissima* и др.

Предполесский ландшафт

11. Предполесский ландшафт представлен местностями с близким залеганием дочетвертичных карбонатных пород. Они занимают не более 10% территории района. Предполесья расположены на восточных окраинах района и не представлены в заповеднике. В рельефе это склоновые и полого-выпуклые водораздельные равнины с абсолютными высотами 185–210 м. Литологической основой являются породы верхнего мела, перекрытые маломощным четвертичным чехлом. УПГВ водоразделов находится на глубине 8 м (см. табл.6.1). В подошвах склонов встречаются восходящие родники. Экоотопы отличаются высоким почвенным богатством [Евстигнеев и др., 1999].

Бета-разнообразие. В растительном покрове отмечено 9 эколого-флористических ассоциаций. Лесная растительность представлена дубравами и их производными вариантами (березняками, осинниками, липняками и культурами сосны). Большая часть сообществ относится к ассоциации *Tilio-Carpinetum* и *Potentillo albae-Quercetum*. По склонам эрозионных ложин встречаются сосняки ассоциации *Molinio-Pinetum* и *Peucedano-Pinetum*. В местах выхода родников формируются болота с ассоциациями *Betuletum humilis*, *Climacio-betuletum pubescentis* и *Caricetum diandrae* (см. табл.6.2).

Гамма-разнообразие. В Неруссо-Деснянском полесье флора предполесских местностей отличается максимальным разнообразием. Здесь обнаружен 321 вид сосудистых растений. Все сообщества отличаются высокой видовой насыщенностью. На 100 кв. м насчитывается в среднем 55 видов (максимум 91). Во флористическом составе доминируют сухолуговые (25%), неморальные (22%) и опушечно-неморальные (16%) виды. К этим свитам примешиваются влажнолуговые (12%), боровые (5%) и темнохвойные (5%) виды (см. табл.6.3, 6.4). Среди редких растений встречаются виды, принадлежащие к степному (*Anemone sylvestris*, *Aster amellus*, *Dianthus superbus*, *Helianthemum nummularium*, *Iris aphylla*, *Salvia pratensis*, *Scorzonera purpurea* и др.) и центрально-европейскому (*Carex montana*, *Cervaria rivinii*, *Digitalis grandiflora*, *Laserpitium latifolium* и др.) флористическим комплексам.

Заключение

Ландшафтный анализ показал, что растительность Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га чередуются неморальные, темнохвойные, степные и другие флороценоотические комплексы видов, в сущности своей полизональна. Это обусловлено разнообразием местностей, которые отличаются друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород.

В Неруссо-Деснянском полесье выделяется несколько групп местностей, которые характеризуются разными соотношениями гамма- и бета-разнообразия:

1. Высокий уровень гамма- и бета-разнообразия характерны для пойменных местностей малых рек с популяцией бобра. Деятельность этих животных, создавая и поддерживая разнообразные экотопы, содействует максимальному ценоотическому и флористическому разнообразию.

2. Средний уровень гамма- и высокий уровень бета-разнообразия свойственен местностям с гривнистым рельефом (центрально-пойменные, останцовые и зандровые). Значительное ценоотическое разнообразие определяется, с одной стороны, разнообразными экотопическими условиями, а с другой стороны – деятельностью человека (сенокосением и выпасом).

3. Высокий уровень гамма- и низкий уровень бета-разнообразия свойственен повышенным и хорошо дренированным местностям с карбонатной и супесчаной литологической основой – предполесьям и III надпойменной террасе. Здесь высокое флористическое разнообразие определяется значительной видовой насыщенностью отдельных сообществ, а низкое ценоотическое разнообразие – однородностью рельефа.

4. Средний уровень гамма- и средний уровень бета-разнообразия отмечен для образований с разной геоморфологической структурой – прирусловым, пойменно-притеррасным и моренно-зандровым местностям. В первом случае средний уровень флористического и ценоотического разнообразия поддерживается непрерывной геоморфологической деятельностью реки, во втором – сочетанием разного рода гидроморфных сообществ (болотно-травяных, кустарниковых и лесных), а в третьем – деятельностью человека (рубками, при которых на месте дубрав формируются производные варианты сообществ разного возраста – осинники, березняки и липняки).

5. Низкий уровень гамма- и низкий уровень бета-разнообразия характерен для I и II террас.

Видимо, однородность рельефа, высокий уровень стояния грунтовых вод и плохая дренированность территории, а также песчаная литологическая основа определяют незначительное флористическое и ценоотическое разнообразие.

6.4. Изменение биоразнообразия в связи с демутиационными процессами в лесных сообществах зандровых местностей

На территории зандровых местностей господствуют сосновые леса, среди которых можно найти участки, где в разное время прекратилось воздействие человека. Это позволяет выяснить направления восстановительных смен и оценить изменения видового разнообразия при демутиациях. Пространственная структура сосняков определяется волнисто-западинным мезорельефом, в котором превышения положительных форм над отрицательными составляют 1–3 м. Считается, что эта скульптура на слоистых и безвалунных песках образована текущими водами [Абатуров, 1968]. В рельефе зандровых местностей выделяются повышенные участки, пологие склоны и заболоченные понижения. Сообщества этих местообитаний отличаются видовым составом (см. Прил., рис.3В) и характером его изменения при демутиациях.

Растительность повышенных участков. Этим местообитаниям свойственны бедные сухие дерново-подзолистые песчаные почвы с глубиной грунтовых вод до 1,5–2,5 м. ПерIOD жизни сосняков на повышенных участках можно подразделить на этапы, которые отличаются онтогенетическим состоянием древостоя и подроста.

Первый этап (I П) развития сосняков представлен в основном *v* и *gl* монокультурами (20–40 лет), которые неоднократно испытывали влияние низовых пожаров. По эколого-флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum* (рис.6.4). Из-за частого истребления огнем подрост древесных растений выражен слабо – покрытие меньше 5%. Он состоит из березы бородавчатой, дуба, крушины и рябины. В первые годы после низового пожара эти растения исключительно представлены *im* особями порослевого происхождения. Иногда встречаются *v* деревья дуба и березы, которые благодаря толстой коре пережили низовой пожар, сохранив камбий в основании ствола.

Частые низовые пожары определяют господство в напочвенном покрове синузид мхов.

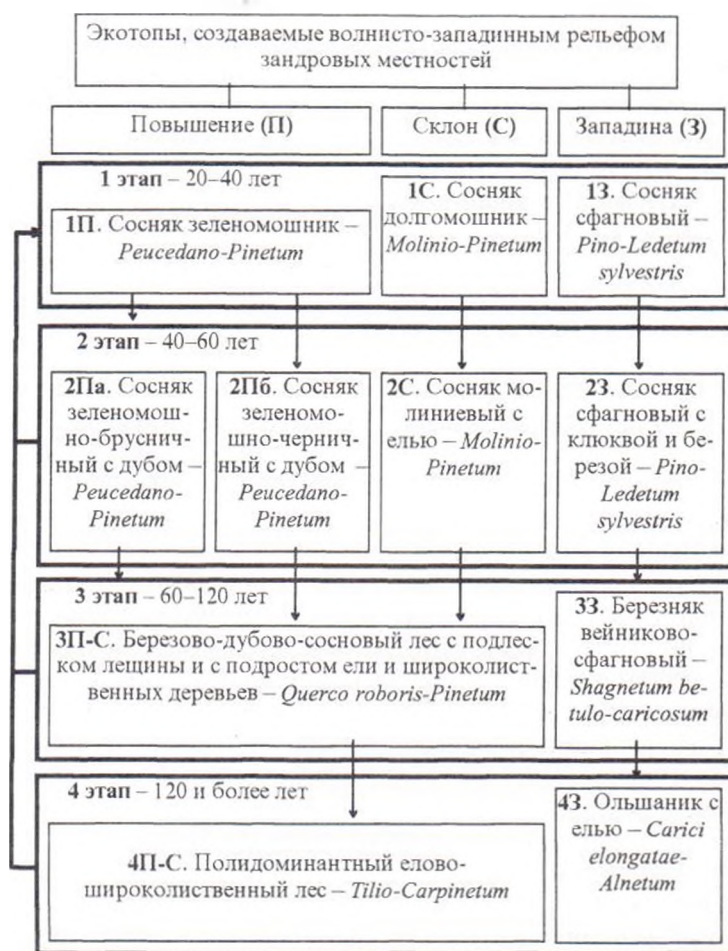


Рис.6.4. Направления циклического развития сосняков по элементам мезорельефа задровых местностей

Тонкие стрелки – направления развития сообществ, определяемые древесными растениями, толстые стрелки – преобразования сообществ при пожарах и рубках с последующей посадкой сосны

Таблица 6.5

Характеристика разнообразия травянистой и кустарничковой сингузий на разных этапах восстановления сообществ по разным элементам мезорельефа. Задровые местности заповедника Брянский лес

Показатели	1 этап: 20–40 лет			2 этап: 40–60 лет		
	Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина
Среднее число видов на 100 кв. м	11	11	5	32	10	6
Диапазон числа видов	6–20	7–16	3–7	26–42	5–17	6–7
Индекс разнообразия Симпсона	4,8	3,3	1,8	3,4	2,1	2,9
Число видов на 10 площадках	32	32	13	67	31	14
Проективное покрытие в % и число (в скобках) видов разных эколого-ценотических свит						
Боровая	73 (12)	45 (6)	1 (2)	34 (17)	71 (5)	>1 (2)
Темнохвойная	12 (8)	36 (7)	4 (2)	15 (5)	20 (6)	1 (3)
Неморальная	10 (4)	>1 (1)	–	14 (7)	>1 (1)	–
Опушечно-неморальная	2 (1)	>1 (1)	–	26 (12)	>1 (1)	–
Черноольховая	–	>1 (1)	>1 (1)	–	–	–
Опушечно-черноольховая	–	>1 (1)	–	–	>1 (4)	–
Сфагновая	–	11 (6)	71 (6)	–	7 (5)	94 (6)
Прибрежно-водная	–	7 (1)	9 (1)	>1 (1)	–	4 (1)
Влажнолуговая	>1 (1)	>1 (3)	–	2 (4)	1 (4)	–
Болотно-травяная	–	1 (5)	15 (1)	–	1 (5)	1 (2)
Суходолговая	3 (6)	–	–	10 (21)	–	–
Водная	–	–	–	–	–	–

Здесь абсолютное доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, их покрытие достигает 90–100%. Одновременно пожары сдерживают развитие синузны трав и кустарничков. Об этом свидетельствуют низкое проективное покрытие (не более 10%) и незначительная видовая насыщенность: на 100 кв. м насчитывается в среднем 11 видов (табл. 6.5), среди которых представлены единичные растения бороной свиты – *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Calluna vulgaris*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.

Сосняки второго этапа (2Па, 2Пб) развития (40–60 лет) также относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum* (см. рис. 6.4). Отсутствие низовых пожаров и возрастные изменения древостоя определяют следующие преобразования в сообществе. В-первых, верхний ярус представлен *g1* и *g2* соснами. Во-вторых, сомкнутость второго древесного яруса достигает 20–30%. В его составе помимо дуба, березы, рябины и крушины появляется ель. В ценопопуляциях березы большая часть особей достигает *g1* состояния, в ценопопуляциях дуба, ели и крушины – *v* состояния, а в популяциях рябины резко увеличивается численность *j* и *im* особей. В-третьих, в напочвенном покрове уменьшается покрытие синузны мхов (до 30–50%) и увеличивается покрытие синузны кустарничков и трав – до 60–80%. Среди кустарничков существенно увеличивается участие эндозоохорных видов – брусники и черники. Покров из ксероморфной брусники обычно развивается на вершинах песчаных гряд, а из мезоморфной черники – ближе к склоновым поверхностям.

Видовая насыщенность кустарничковой и травянистой синузны возрастает в 3 раза. Так, на 100-метровой площадке в среднем насчитывается 32 вида (см. табл. 6.5). Это происходит за счет расширения спектра сосудистых растений в опушечно-неморальной и сухолуговой свитах. Здесь появляются *Geranium sanguineum*, *Polygonatum odoratum*, *Koeleria grandis*, *Silene nutans*, *Veronica incana* и др. В травяном покрове можно также найти единичные растения неморальной свиты – *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans* и *Viola canina*.

К 60–120 годам начинается третий этап (3П-С) развития сообществ. Он знаменуется преобразованием сосняков ассоциации *Peucedano-Pinetum* в сообщества ассоциации *Quercus roboris-Pinetum* (см. рис. 6.4). Верхний ярус этих сообществ представлен в основном *g2* деревьями сосны и березы. Сомкнутость второго древесного яруса достигает 60–80%. У подростка дуба и ели максимум численности приходится на *v* и *g1* онтогенетические состояния. На этой стадии в составе подростка появляются *im* и *v* особи клена, липы, осины и яблони. Синузны кустарничков пополняется лещиной и бересклетом бородавчатым. Лещина на этом этапе успевает сформировать подлесок высокой сомкнутости, состоящий из *g* особей.

Увеличение сомкнутости верхних ярусов определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) практически полностью исчезают синузны мхов и кустарничков; 2) средняя видовая насыщенность напочвенного покрова снижается до 22 видов; 3) доминирование в синузны трав переходит к неморальным растениям. Однако еще сохраняется высокое проективное покрытие темнохвой-

таблица 6.5 (окончание)

3 этап: 60–100 лет			4 этап: 100 и более лет			Показатели
Вершина	Склон	Западина	Вершина	Склон	Западина	
22	21	7	23	28	22	Среднее число видов на 100 кв. м
14–28	13–28	5–9	18–30	20–35	19–26	Диапазон числа видов
9,7	9,1	3,3	6,4	6,4	6,2	Индекс разнообразия Симпсона
44	49	22	51	70	40	Число видов на 10 площадках
Проективное покрытие в % и число (в скобках) видов разных эколого-ценотических свит						
12 (7)	16 (5)	>1 (1)	>1 (1)	>1 (2)	>1 (1)	Боровая
22 (8)	18 (8)	>1 (1)	3 (6)	2 (11)	9 (6)	Темнохвойная
47 (15)	44 (22)	–	92 (36)	87 (39)	3 (2)	Неморальная
17 (6)	14 (2)	–	>1 (1)	1 (2)	2 (1)	Опушечно-неморальная
–	1 (2)	>1 (1)	5 (4)	10 (9)	18 (8)	Черноольховая
>1 (1)	>1 (1)	–	>1 (1)	>1 (2)	2 (3)	Опушечно-черноольховая
–	>1 (1)	56 (4)	–	–	2 (1)	Сфагновая
–	–	12 (1)	–	–	12 (1)	Прибрежно-водная
1 (2)	2 (1)	–	>1 (1)	>1 (2)	–	Влажнолуговая
>1 (2)	5 (5)	32 (14)	>1 (1)	>1 (2)	52 (16)	Болотно-травяная
1 (2)	>1 (2)	–	–	>1 (2)	–	Сухолуговая
–	–	–	–	–	>1 (1)	Водная

ных, опушечно-неморальных и боровых растений (см. табл.6.5). Среди неморальных видов максимальное развитие получают *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea* и *Viola mirabilis*.

При длительном отсутствии пожаров (120 и более лет) достигается *четвертый этап* (4П-С) восстановительных смен, которые представлены сообществами ассоциации *Tilio-Carpinetum*. В этих ценозах разреживается сосновый полог, а дуб, ель и березы выходят в верхний ярус. На месте гибели старых деревьев появляются "окна". В таких сообществах формируются полночленные ценопопуляции у древесных растений, которые первыми внедрились в послепожарные сосняки. Одновременно здесь появляется подрост ясени, ильма, черемухи и калины. В результате на месте монодоминантного соснового сообщества постепенно формируется полидоминантный хвойно-широколиственный ценоз (см. рис.6.4).

В травяном покрове абсолютное доминирование принадлежит неморальным растениям. Их сомкнутость увеличивается в 2 раза и достигает 90%. Средняя видовая насыщенность синузид трав остается на прежнем уровне (см. табл.6.5). Среди неморальных растений можно встретить *Dentaria bulbifera*, *Carex brizoides*, *Listera ovata*, *Lathraea squamaria*.

Растительность пологих склонов. Для этих урочищ свойственны бедные дерново-подзолистые глееватые песчаные почвы с переменным избыточным увлажнением. Иногда почвы перекрыты небольшим слоем торфа – до 10 см. В середине лета грунтовые воды не опускаются ниже 20–70 см. В демутиациях растительности выделяется 4 этапа.

Первый этап (1С) восстановительных смен (20–40 лет) на пологих склонах представлен сообществами ассоциации *Molinio-Pinetum* (см. рис.6.4). Ярус древостоя состоит из *v* и *g1* сосен. В подросте и подлеске встречаются единичные порослевые особи березы пушистой, ивы пепельной и крушины. В напочвенном покрове абсолютное доминирование принадлежит синузид мхов (покрытие 90–100%), в которой преобладает *Polytrichum commune*. Видовая насыщенность синузид трав и кустарничков небольшая (см. табл.6.5). Они представлены в основном боровыми и темнохвойными (*Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea* и др.) видами, к которым примешиваются сфагновые растения (*Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*).

Сообщества *второго этапа* (2С) демутиаций (40–60 лет) также относятся к ассоциации *Molinio-Pinetum* (см. рис.6.4). Древостой представлен *g1* и *g2*

соснами. В подросте появляется *v* ель и *im* дуб. В напочвенном покрове доминирование переходит от *Polytrichum commune* к *Molinia caerulea*. Последний вид формирует ценотически замкнутые группировки и затрудняет внедрение новых видов. В связи с этим видовая насыщенность кустарниковой и травянистой синузид отличается минимальными значениями и здесь по-прежнему представлены растения боровой и темнохвойной свит (см. табл.6.5).

Третий этап восстановления растительности (60–120 лет) связан с преобразованием сообществ ассоциации *Molinio-Pinetum* в сообщества ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*. Верхний ярус представлен *g2* соснами и березами, а также *g1* елями и дубами. В подросте появляются липа, клен остролистный, яблоня и осина, а в подлеске – лещина, бересклет бородавчатый и калина. Сомкнутость подроста и подлеска достигает 80%. Это определяет следующие изменения в напочвенном покрове: 1) синузиды мхов и кустарничков становятся фрагментарными; 2) разрушаются ценотически замкнутые группировки светлюбивой *Molinia caerulea*; 3) видовая насыщенность синузид трав возрастает в 2 раза и составляет 21 вид на 100 кв. м; 4) доминирование переходит от боровой и темнохвойной свит к неморальной и опушечно-неморальной (см. табл.6.5).

Сообщества повышенных и склоновых частей, начиная с третьего этапа, становятся похожими друг на друга. Об этом свидетельствует близкий видовой состав древесной и кустарниковой синузид, а также сходные соотношения в покрытии видов разных свит.

Четвертый этап развития растительности (120 и более лет) на склоновых участках знаменуется преобразованием сообществ ассоциации *Quercus roboris-Pinetum* в ценозы ассоциации *Tilio-Carpinetum*. Верхний ярус этих сообществ сформирован *g3* сосной и березой, *g2* елью и дубом, а также *g1* липой и кленом. В подросте и подлеске появляются ясень, вяз, клен полевой, свидина кроваво-красная.

В синузиде трав проективное покрытие неморальных растений возрастает с 44 до 87%. Покрытие остальных свит минимально. Однако видовая насыщенность синузид трав отличается наибольшими значениями (см. табл.6.5). Это определяется повышенной встречаемостью растений, которые относятся к категории редких в Неруссо-Деснянском полесье – *Botrychium virginianum*, *Huperzia selago*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris assimilis*, *Festuca altissima*, *Listera ovata*, *Platanthera chlorantha* и *Corallorhiza trifida*.

Растительность заболоченных понижений. Для западин (понижений) задровых местностей характерны болотистые торфянистые почвы с застойным увлажнением мягкими грунтовыми водами. Глубина торфа – до 50 см. Площадь большинства западин варьирует от 400 до 2500 кв. м. Известно, что Неруссо-Деснянское полесье относится к зоне неустойчивого увлажнения [Федотов, 1999]. При этих климатических условиях в таких небольших понижениях олиготрофный путь развития сообществ обычно не реализуется, и здесь формируется мезотрофная и эвтрофная растительность. На 100 га задровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений. Период восстановления растительности в западинах можно поделить на 4 этапа.

На *первом этапе* (13) развития растительности (20–40 лет) в западинах создаются условия для сосняков пушицево-сфагновых. Эти сообщества относятся к ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris* (см. рис. 6.4). Древесный ярус представлен *и г1* деревьями сосны, а ярус подроста – единичными особями березы пушистой порослевого происхождения. Кустарниковая сингузия отсутствует. В напочвенном покрове доминируют мезоолиготрофные виды мхов (*Sphagnum fallax*, *S. flexuosum* и др.) и травы, относящиеся к сфагновой свите – *Eriophorum vaginatum* и *Carex lasiocarpa*. Покров этих видов составляет 100%. Средняя насыщенность сингузии трав минимальна – 5 видов сосудистых растений на 100 кв. м (см. табл. 6.5).

На *втором этапе* (23) развития сообществ (40–60 лет) древостой сформирован *г1* и *г2* деревьями сосны. Береза пушистая формирует ярус подроста сомкнутостью до 20%. Он представлен *им-г1* особями. В этих сообществах увеличивается покрытие кустарничка *Oxycoccus palustris* и появляются кустарнички *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. По краям западин формируются единичные куртины *Calamagrostis canescens* и *Salix cinerea*.

Третий этап (33) развития растительности (60–120 лет) в западинах связан с преобразованием сообществ ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris* в сообщества ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* (см. рис. 6.4). В этих ценозах береза пушистая достигает *г2* и *г3* состояния, а большая часть сосны выпадает. В сингузии деревьев появляется ольха черная. Ее подрост приживается на сосновом и березовом валежах. На этом этапе в кустарниковой сингузии *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* сменяются ивами (*Salix cinerea*, *S. aurita* и *S. lapponum*) и крушиной. Видовая насыщенность сингузии трав продолжает возрастать (см. табл. 6.5). Это происходит в основном за счет появления

видов болотно-травяной свиты – например, *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Juncus effusus*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Thyselium palustre* и др.

Четвертый этап (43) развития растительности (120 и более лет) знаменуется сменой сообществ ассоциации *Shagnetum betulo-caricosum* на сообщества ассоциации *Carici elongatae-Alnetum* (см. рис. 6.4). Сингузия деревьев представлена полнотелыми ценопопуляциями ольхи, березы пушистой и ели, а также фрагментарными ценопопуляциями дуба, ясеня и вяза, которые приживаются на ольховых кочках. В кустарниковой сингузии появляются многочисленные особи *Ribes nigrum* и *Padus avium*, а также единичные растения *Corylus avellana*, *Viburnum opulus* и *Sorbus aucuparia*. Среди кустарниковых ив сохраняется только *Salix cinerea*.

В сингузии трав резко возрастает видовая насыщенность (см. табл. 6.5). Это связано с особой пространственной структурой черноольшаников (см. раздел 6.5). В травяном покрове обычны *Filipendula ulmaria*, *Caltha palustris*, *Urtica dioica*, *Stachys palustris*, *Carex riparia*, *C. elongata*, *Cicuta virosa*, *Circaea alpina*, *Lysimachia vulgaris* и др.

Заключение

Анализ растительности на разных элементах волнисто-западного рельефа задровых местностей выявил некоторые закономерности в изменении ценоотического и видового разнообразия сообществ при демутиациях.

Исследование показало, что лесной тип растительности задровых местностей представлен сообществами, которые относятся к 7 эколого-флористическим ассоциациям. Эти сообщества формируют демутиационный веер ценозов, отдельные ветви которого развиваются в разных экологических условиях. На повышенных участках задровых местностей выделяется следующий демутиационный ряд: *Peucedano-Pinetum* – *Quercus roboris-Pinetum* – *Tilio-Carpinetum*; на склоновых частях рельефа: *Molinio-Pinetum* – *Quercus roboris-Pinetum* – *Tilio-Carpinetum*; а в западинах: *Pino-Ledetum sylvestris* – *Shagnetum betulo-caricosum* – *Carici elongatae-Alnetum*. Перечень этих рядов показывает, что для повышенных и склоновых участков задровых местностей характерен конвергентный путь развития сообществ, при котором из двух разных ценозов, принадлежащих ассоциациям *Peucedano-Pinetum* и *Molinio-Pinetum*, формируются сообщества, относящиеся к одной эколого-флористической ассоциации – *Tilio-*

Carpinetum. В западинах в ходе демутаций формируются независимый сукцессионный ряд сообществ, заключительные стадии которого относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*.

Изучение синузий напочвенного покрова показало, что в сообществах начальных этапов восстановительных смен доминирование принадлежит мхам. Эти виды, благодаря обильному спороношению, первыми осваивают местообитания, пройденные низовым пожаром. Так, на повышенных участках рельефа в синузии мхов получают развитие *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, на склонах – *Polytrichum commune*, а в заболоченных низинах – *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*. Кустарнички наибольшее развитие получают в сообществах промежуточных этапов восстановления. При этом ксероморфные кустарнички *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* тяготеют к повышенным частям ландшафтных местностей, мезоморфный кустарничек *Vaccinium myrtillus* – к склонам, а ксерогеломорфный кустарничек *Oxycoccus palustris* – к западинам. Максимум процветания синузии трав приходится на завершающие стадии развития сообществ.

В синузии трав и кустарничков в ходе демутации меняется соотношение покрытия видов разных эколого-ценотических свит. На повышенных элементах рельефа на первых этапах демутации преобладают виды боровой свиты, на промежуточных – опушечно-неморальные, а на завершающих – неморальные. На склоновых частях сначала получают развитие боровые и темнохвойные растения, на промежуточных этапах к этим свитам примешиваются опушечно-неморальные и неморальные растения, а затем в хвойно-широколиственных лесах абсолютное господство переходит к видам неморальной свиты. В западинах на первом этапе восстановления растительности синузия трав сформирована в основном видами сфагновой свиты, а на последующих стадиях – видами болотно-травяной и черноольховой свит.

Максимальная видовая насыщенность синузий трав на повышенных элементах рельефа характерна для 2 этапа сукцессионных смен. Здесь в большом количестве представлены виды сухолуговой, боровой и опушечно-неморальной свит. Это связано с тем, что на этом этапе еще не сформирован сомкнутый ярус подроста позднесукцессионных деревьев. На склонах и в западинах максимальная видовая насыщенность синузий трав выражена на заключительных этапах развития сообществ. На склонах такой высокий уровень видовой насыщенности определяется

повышенной встречаемостью ассектаторов, большая часть которых относится к категории редких растений Неруссо-Деснянского полесья, а в низинах – особой пространственной структурой черноольшаников (см. раздел 6.5).

В древесной и кустарниковой синузиях выделяются три группы видов по особенностям появления в демутационных рядах. К первой группе относятся дуб, ель, березы, крушина, рябина, багульник и голубика. Эти виды внедряются в сосняки на начальных этапах развития (20–60 лет). Представители этой группы благодаря низкой потребности в почвенном богатстве [Погребняк, 1968] способны первыми приживаться на бедном субстрате.

Вторую группу образуют мезотрофные виды: клен, липа, осина, яблоня, лещина, бересклет бородавчатый, калина и черемуха. Активное внедрение этих растений в демутационные сообщества происходит после того, как относительно олиготрофные виды (дуб, ель и береза) выйдут в первый ярус. В лесных сообществах это обычно случается на 60–120 год восстановления растительности.

Третью группу формируют мегатрофные виды – вяз, ясень, ольха, свидина и смородина черная. Они обычно появляются в сообществах на заключительных этапах восстановительных смен. Это, видимо, связано с чрезвычайно высокой требовательностью этих видов к богатству почвы [Погребняк, 1968].

6.5. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников

В заболоченных евтрофных местообитаниях Неруссо-Деснянского полесья выделяется особая группа сообществ – обводненные “кочкарные” черноольшаники. Для этих ценозов характерен нормальный оборот поколений ольхи, они представляют собой один из позднесукцессионных этапов формирования растительности в долинах малых водотоков, в межгрядных понижениях пойм средних рек и в эрозионных ложбинах стока на водоразделах. Позднесукцессионными стадиями развития сообществ на водоразделах являются елово-широколиственные леса. Сравнение геоботанических описаний “кочкарных” черноольшаников и елово-широколиственных лесов выявило следующие особенности.

Во-первых, в ольшаниках встречается в 2,5 раза больше сосудистых растений, нежели в елово-

широколиственных лесах. Во-вторых, если в елово-широколиственных лесах сингуля трав сложена видами 5–6 эколого-ценотических свит, то в черноольшаниках она представлена 9–12 свитами [Евстигнеев и др., 1999]. В-третьих, в черноольшаниках встречаются чрезвычайно контрастные по экологии виды – от гидроморфных (например, *Lemna minor*, *Sparganium minimum*) и геломорфных (*Carex elongata*) до мезоморфных (*Maianthemum bifolium*) и ксероморфных (*Calamagrostis epigeios*). Предварительные исследования показали, что высокое флористическое разнообразие “кочкарных” черноольшаников связано с их особой пространственной структурой [Сарычева, 1998].

Подавляющее большинство “кочкарных” черноольшаников по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Древесный ярус образован *Alnus glutinosa* с небольшой примесью *Betula pubescens*. Сомкнутость крон – 40%. Ярус подроста представлен в основном *Picea abies*. Подлесок развит слабо (сомкнутость 20%) и состоит преимущественно из *Padus avium* и *Frangula alnus*. Травяной покров мозаичен. Его характеристика дана в таблице 6.6. Наземных мхов мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium medium* (B. S. G.) Kop., *Climacium dendroides* Web. et Mohr., *Brachythecium rivulare* (Bruch.) Bryol. eur. Для простран-

ственной структуры этих черноольшаников характерен повторяющийся набор следующих микроместообитаний (microsites): 1) мелководья; 2) переувлажненные участки; 3) сплавинки; 4) валеж; 5) осоковые кочки; 6) черноольховые кочки (рис. 6.5, 6.6, 6.7). Первые два микросайта имеют абногенную природу происхождения, следующие четыре – биогенную. Абногенные микросайты – это фоновые элементы мозаики черноольшаников, на которые накладывается мозаика биогенного происхождения.

Абногенные микросайты

Мелководья – это пониженные местообитания с проточным увлажнением, обводненность которых поддерживается грунтовыми водами, а также поверхностными стоками с местных водоразделов. Они занимают обычно центральную часть стариц, эрозионных ложин и малых водотоков. Уровень затопления местообитаний колеблется по сезонам и зависит от атмосферных осадков. Так, в исследуемом сообществе во время июльских дождей 1998 года глубина затопления пониженных участков достигала 50–70 см, а в период между дождями – от 20 до 40 см.

Постоянная обводненность затрудняет доступ кислорода в почву, что приводит к нарушению дыхания и синтезирующей деятельности корней,

Таблица 6.6

Показатели разнообразия сосудистых растений на микросайтах в “кочкарном” черноольшанике. Заповедник – кв. 4, выд. 28

Показатели	Типы микросайтов					
	абногенные		биогенные			
	мелководья	переувлажненные участки	сплавинки	валеж	осоковые кочки	ольховые кочки
Число видов на 23 площадках	11	33	21	35	22	39
Среднее число видов на 1 площадке	2.0	9.3	6.0	10.5	8.7	11.7
Минимальное число видов на площадке	1	6	2	6	5	7
Максимальное число видов на площадке	4	14	10	15	12	15
Индекс разнообразия Симпсона	1.8	5.9	4.3	8.0	4.5	8.4
Соотношение суммарного покрытия эколого-ценотических свит в %						
Черноольховая	35	45	54	44	21	13
Болотно-травяная	30	31	24	36	28	29
Прибрежно-водная	34	5	22	1	47	23
Неморальная	–	16	–	7	4	20
Темнохвойная	–	2	–	10	–	12
Опушечно-черноольховая	–	1	–	1	–	1
Беровая	–	<1	–	<1	–	<1
Опушечно-неморальная	–	–	–	1	<1	1
Влажно-луговая	–	–	–	–	–	1
Гипиновая	–	–	<1	–	–	–
Сфагновая	–	<1	–	–	–	–
Водная	1	–	–	–	–	–

Размер площадки – 0.25 кв. м

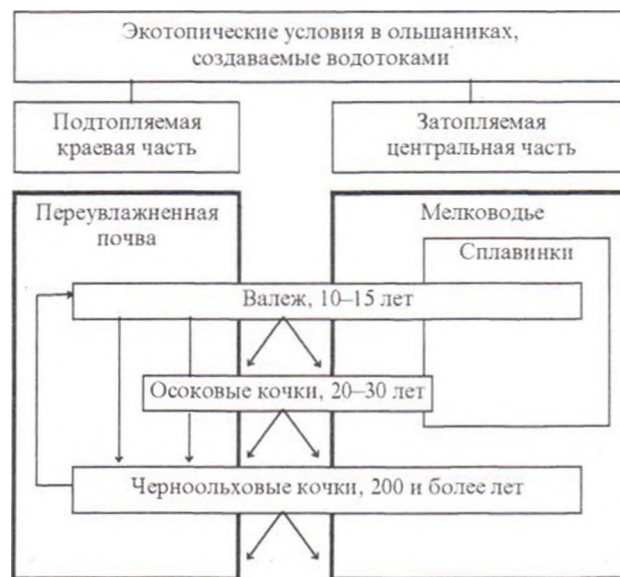


Рис. 6.7. Экоотопы и вложенная мозаика микростообитаний (microsites) черноольховых сообществ в Перуссо-Деснянском полесье. Жирными линиями выделены абигенные микросайты, тонкими – биогенные. Стрелками указаны направления преобразования биогенных микросайтов, а цифрами – длительность их существования

препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв. Это определяет чрезвычайно низкое флористическое разнообразие на мелководьях: 1) на площадках размером 0,25 кв. м в среднем встречаются 2 вида; 2) спектр жизненных форм растений ограничен 5 группами – плавающими (*Lemna minor*), длинно-, короткокорневищными, плотно- и рыхлодерновинными травами; 3) экоморфы растений на мелководьях представлены только гидроморфными и тремя вариантами геломорфных видов; 4) в проективном покрытии мелководий содоминируют виды 3 эколого-ценотических свит: черноольховой (*Carex elongata*, *C. pseudocyperus* и *Cicuta virosa*), прибрежно-водной (*Phragmites australis*) и болотно-травяной – *Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris* и *Naumburgia thyrsiflora* (см. табл. 6.6; табл. 6.7).

На мелководьях в основном встречаются виды, приспособленные к устойчивому затоплению и анаэробным условиям. Например, у *Carex pseudocyperus*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Phragmites australis* и *Naumburgia thyrsiflora* в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани, а у *Carex appropinquata* и *C. cespitosa* формируются кочки с тонкими "воздушными" корнями. "Воздушные" корни в отличие от почвенных не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию [Алексеев, 1996].

Переувлажненные участки почвы расположены по краю эрозионных ложин, ширина которых составляет от 2 до 5 м (см. рис. 6.5). Этим местообитаниям свойственно: близкое к поверхности стояние грунтовых вод, торфяно-глеевые почвы и периодическое затопление – во время паводков и продолжительных дождей. В связи с этим: 1) появляются растения пяти новых свит – неморальной (*Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Padus avium*), темнохвойной (*Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Sorbus aucuparia*), боровой (*Vaccinium vitis-idaea*), опушечно-черноольховой (*Rubus caesius*) и сфагновой (*Carex lasiocarpa*); 2) болотно-травяную свиту пополняют *Caltha palustris*, *Carex vaginata*, *Equisetum palustre* и *Lythrum salicaria*, в черноольховой появляется папоротник *Athyrium filix-femina*. В спектре жизненных форм появляются кустарнички, полукустарнички и кистекорневые травы и др., а в спектре экоморф – мезогеломорфные, геломезоморфные, гидроморфные, мезогидроморфные, ксеромезоморфные и ксероморфные растения (см. табл. 6.7).

Биогенные микросайты

Сплавинки – это местообитания на поверхности воды. Они формируются двумя способами: 1) при отрыве корненосного слоя грунта от дна водоема; 2) при скапливании детрита на поверх-

Таблица 6.7

Соотношение (в %) спелых растений разных жизненных форм и экобиоморф в растительности разных микросайтов

Показатели	Типы микросайтов					
	абиогенные		биоогенные			
	мелко- водья	переувлажненные участки почвы	сплавинки	валеж	осоковые кочки	ольховые кочки
Жизненные формы						
Плавающие	9	—	—	—	—	—
Длиннокорневищные	46	43	56	40	45	41
Плотнoderновинные	18	3	10	3	5	3
Рыхлoderновинные	18	12	14	11	9	3
Короткорневищные	9	15	10	11	18	13
Травянистые лианы	—	3	5	3	5	5
Деревья	—	3	5	14	5	15
Кустарники	—	9	—	6	9	13
Монокарпические малолетники	—	—	—	6	5	5
Кустарнички	—	3	—	3	—	3
Полукустарнички	—	6	—	—	—	—
Кистекорневые	—	3	—	—	—	—
Стержнекорневые	—	—	—	3	—	—
Экобиоморфы						
Гидроморфные	8	—	—	—	—	—
Геломорфные	67	31	48	26	41	18
Гигрогеломорфные	8	12	14	—	14	7
Мезогеломорфные	—	12	24	20	23	18
Ксерогеломорфные	17	9	9	6	4	5
Гелогигроморфные	—	—	5	11	—	3
Геломезоморфные	—	21	—	—	4	—
Гигроморфные	—	3	—	6	—	7
Мезогигроморфные	—	3	—	—	—	5
Гигромезоморфные	—	—	—	3	—	3
Мезоморфные	—	—	—	26	14	28
Ксеромезоморфные	—	3	—	—	—	3
Ксероморфные	—	6	—	3	—	3

ности затонувших стволов и ветвей. Их существование поддерживается благодаря скрепляющему действию разрастающихся корней и корневищ растений, поселившихся на плавающем грунте. Сплавинки в исследуемом ценозе невелики — от 1 до 10 кв. м (см. рис. 6.5). Однако в ольшаниках Неруссо-Деснянского полесья иногда встречаются сплавинки площадью до 100 кв. м.

Улучшение условий аэрации субстрата определяет резкое повышение флористического разнообразия микрогруппировок растительности на сплавинках по сравнению с мелководьем. Так, среднее число видов на учетных площадках возрастает в 3 раза, а индекс разнообразия Симпсона в 2,4 раза (см. табл. 6.6). В спектре жизненных форм исчезают плавающие травы (*Lemna minor*) и появляются травянистые лианы (*Solanum dulcamara*) и древесные формы — сеянцы ольхи. Однако развитие сеянцев ольхи из-за переувлажненности субстрата завершается в ризостояниях. Состав экобиоморф на сплавинках отличается появлением мезогеломорфных и гелогигроморфных растений (см. табл. 6.7). Максимальное покрытие на сплавинках по-прежнему имеют растения черноольховой, болотно-травяной и прибрежно-водной свит. При

этом покрытие черноольховых растений в 2–2,5 раза выше, чем у растений остальных свит. Черноольховые растения, помимо *Alnus glutinosa* и *Solanum dulcamara* представлены *Lycopus europaeus*, *Scirpus sylvaticus*, и *Thelypteris palustris*. Болотно-травяная свита дополняется новыми видами — *Calamagrostis canescens*, *Carex cinerea*, *C. riparia*, *Epilobium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Thyselium palustre*. Прибрежно-водная свита представлена только одним видом — *Phragmites australis*. Следует отметить появление на сплавинках вида гипновой свиты *Cardamine pratensis*.

Валеж. В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев содержат меньше влаги, чем окружающая почва, поэтому субстрат колод защищает корневую систему от чрезмерного вымокания. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных, плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах на мелководье и в торфяно-глеевых почвах на переувлажненных участках. Органический субстрат валежа обладает плохой теплопроводностью, поэтому растения не выжимаются морозами [Скворцова и др., 1983]. Имеются данные, показывающие большую роль

Таблица 6.8

Сходство видового состава растительности микросайтов в черноольшанике (%)

Микросайты	Мелководья	Сплавинки	Осоковые кочки	Переувлажненная почва	Валеж	Ольховые кочки
Мелководья		30	20	10	20	10
Сплавинки	50		40	40	40	30
Осоковые кочки	40	60		40	30	30
Переувлажненная почва	20	50	50		30	40
Валеж	20	50	50	50		50
Ольховые кочки	30	60	50	50	70	

Жирный шрифт – коэффициенты Жаккара без учета обилия, курсив – коэффициенты Сьеренсена.

аминокислот в питании самосева на колодах [Медехов, 1980]. Время существования валежа в условиях повышенного увлажнения составляет 10–15 лет. Число валежин разной степени разложения в исследуемом сообществе составляет около 100 экз. на 1 га (см. рис.6.5).

Благоприятные условия, создаваемые валежом для приживания растений, поддерживают высокое разнообразие видов, эколого-ценотических свит, жизненных форм и экобиоморф (см. табл.6.6, 6.7). При этом сходство видового разнообразия растительных микрогруппировок на валеже с растительностью на сплавниках составляет всего 40%, на переувлажненных участках – 30%, а на мелководьях – только 20% (табл.6.8). В составе темнохвойной свиты появляются *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, в боровой – *Pinus sylvestris*, в неморальной – *Populus tremula*, в черноольховой – *Impatiens noli-tangere* и *Salix cinerea*, в опушечно-черноольховой – *Angelica sylvestris* и *Sonchus asper*, в болотно-травяной – *Dryopteris cristata* и в опушечно-неморальной – *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*. Если в структуре описанных выше растительных микрогруппировок преобладали в основном геломорфные растения, то на валеже преобладают мезоморфные виды. В спектре жизненных форм появляются стержнекорневые травы и монокарпические малолетники, а также существенно увеличивается доля деревьев (см. табл.6.7).

Валеж – это благоприятный субстрат для приживания ольхи. Об этом свидетельствуют относительно большая плотность и высокая встречаемость семян ольхи на колодах. Кроме того, семена кочкообразующих осок приурочены исключительно к валежу. Это свидетельствует о том, что перегнивающие стволы деревьев являются основой для формирования черноольховых и осоковых кочек в переувлажненных местообитаниях.

Осоковые кочки. Среди геломорфных осок Неруссо-Деснянского полесья кочки формируют

Carex appropinquata, *C. cespitosa*, *C. juncella*, *C. omskiana* и *C. paniculata*. У этих видов выражены две морфологические особенности, позволяющие создать кочки: отсутствие удлиненных междоузлий в зоне кушения и “связующее действие” придаточных корней, что исключает полегание побегов. Биологический смысл формирования кочки – вынести почки возобновления выше уровня затопления. Так, “тело кочек” имеет форму усеченного конуса высотой от 30 до 50 см, обращенного основанием вверх. Поперечник их внизу – около 20 см, а сверху – 30–35 см. Длительность жизни кочкообразующих осок может превышать 50–100 лет [Алексеев, 1996]. В исследуемом сообществе кочки приурочены к освещенным участкам, где плотность их размещения достигает 80 экз. на 100 кв. м (см. рис.6.5). Здесь продолжительность существования кочек определяется временем, которое необходимо ольхе для формирования сомкнутого полога. Это обычно случается на 20–30-год после поселения ольхи на освещенных участках.

Основная масса кочки состоит преимущественно из отмерших частей побегов и минеральных веществ почвы, заносимых сюда водой и роющими насекомыми (главным образом муравьями). Верхняя часть кочек, постоянно нарастающих в высоту, не подвержена длительному переувлажнению и представляет собой благоприятный субстрат для приживания растений. Осоковые кочки по общему и среднему числу обнаруженных на них сосудистых растений, по значению индекса разнообразия Симпсона, а также по набору доминирующих свит близки к сплавникам (см. табл.6.8). Однако черноольховая свита пополняется *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria*, а среди болотно-травяных растений появляется *Bidens cernua*. Одновременно на кочках приживаются неморальные (*Frangula alnus*, *Dryopteris carthusiana*) и опушечно-неморальные (*Rubus idaeus*) виды. Нетрудно заметить, что эти растения обогащают спектры экобиоморф и жизненных форм в растительных микрогруппировках

на кочках: здесь приживаются геломезоморфные и мезоморфные виды, а также кустарники и монокарпические матолетники (см. табл.6.7).

В условиях избыточного увлажнения осоковые кочки, как и валеж, являются подходящим местом для возобновления древесных растений. На этих кочках были обнаружены не только *p* и *j* особи ольхи, но и более взрослые растения. Таким образом, древесные кочки (см. ниже) способны возникать также на основе осоковых кочек и представляют собой как бы вторую фазу их развития.

Ольховые кочки – это многоствольное образование, в основании которого из базальной части стволов и придаточных корней формируется мощный “пьедестал”, который выносит основания стволов и часть корневой системы выше уровня застаивающихся вод и предотвращает их вымокание. Одновременно между корнями и основаниями стволов накапливается опад, который со временем перерабатывается в перегной. Благодаря этому субстрат ольховых кочек активно используется другими растениями для приживания. Живой ольховый “пьедестал” постоянно нарастает. Это стабилизирует экологическую ситуацию на кочках. Над поверхностью избыточно увлажненных низин кочки выступают в виде бугров около 1 м высоты при диаметре 1,5–3 м (см. рис.6.6). На 1 га сообщества насчитывается от 150 до 200 кочек. Длительность существования черноольховых кочек довольно велика, если учесть, что у ольхи порослеобразование, в результате которого образуются “пьедесталы”, отмечается даже в 200-летнем возрасте [Капустинский, 1959].

Специфичность субстрата ольховых кочек – отсутствие переувлажнения (особенно в верхней части) и развитый перегнойный слой – определяет следующие изменения в растительных микрогруппировках. Во-первых, сходство их видового состава с микрогруппировками на валеже составляет 50%, на переувлажненных участках – 40%, на осоковых кочках и сплавинках – 30%, а на мелководьях – 10% (см. табл.6.8). Во-вторых, если на ранее описанных микросайтах господствовали в основном разные варианты геломорфных растений, то на ольховых кочках их участие значительно сокращается, а преобладание переходит к мезоморфным видам. В-третьих, в спектре жизненных форм увеличивается доля кустарников. В-четвертых, если в остальных микрогруппировках растительности черноольшаников по проективному покрытию доминировали или черноольховые, или болотно-травяные, или прибрежно-водные виды, то на ольховых кочках содоминируют неморальные, прибрежно-водные и болотно-

травяные виды, а ценотическое значение черноольховых резко снижается. Из неморальных растений на ольховых кочках появляются *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Galeopsis bifida*, *Quercus robur* и *Viburnum opulus*, из темнохвойных – *Gymnocarpium dryopteris*, из влажнотравяных – *Poa trivialis*, а из черноольховых – травяная лиана *Humulus lupulus*. Следует также отметить повышенную встречаемость на ольховых кочках, как и на валеже, подроста *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и *Picea abies* (см. рис.6.6). Это свидетельствует о том, что ольховые кочки и валеж необходимы для поддержания возобновления древесных растений в сообществах с избыточным увлажнением.

В ряду микросайтов от мелководий к ольховым кочкам в составе растительности возрастает число эколого-ценотических свит. Если на мелководье и на сплавинках представлено всего 4 свиты, на осоковых кочках – 5, на переувлажненных участках и на валеже – по 8, то на ольховых кочках – 9 свит. Это увеличение разнообразия связано с повышением гетерогенности экологических условий в пределах “пьедестала”. Ранее было показано, что разные части ольховых кочек отличаются увлажнением [Сарычева, 1998]. Так, к верхним частям кочек с влажно-лесотравным увлажнением (по шкале Д.Н.Цыганова [1983]) тяготеют темнохвойные, неморальные и боровые растения, к средним частям с сыро-лесотравным увлажнением – влажнотравяные и черноольховые растения, а к нижним частям с болотно-лесотравным увлажнением – болотно-травяные и прибрежно-водные растения.

Заключение

Разнообразие микросайтов обуславливает возможность совместного существования в черноольшаниках большого числа растений, различающихся по экологии и жизненным формам.

Так, мелководья, сплавинки и переувлажненные участки поддерживают в сообществе гидроморфные и геломорфные виды, а валеж, осоковые и черноольховые кочки – еще и ксероморфные виды растений. Если мелководья и сплавинки создают благоприятные условия только для прибрежно-водных, болотно-травяных и черноольховых растений, то валеж, осоковые и черноольховые кочки благоприятны для широкого спектра эколого-ценотических свит – от болотно-травяных и черноольховых растений до темнохвойных и неморальных видов. Следует отметить, что в спектрах жизненных форм всех микросайтов господствуют

длиннокорневищные растения. Однако мелководья поддерживают в сообществе популяции плавающих растений, переувлажненные участки создают относительно благоприятные условия для полкустарничков, а валеж, осоковые и черноольховые кочки – для подроста древесных растений и для монокарпических травянистых малолетников.

Микросайты могут существовать как изолированно друг от друга, так и находиться в пределах других микросайтов. Например, осоковые и черноольховые кочки могут существовать на мелководье и на переувлажненных участках почвы. Кроме того, осоковые кочки часто размещаются на валеже и на “пьедесталах” ольхи. Перегнивающие стволы деревьев могут располагаться как на мелководье, так и на ольховых кочках. Иными словами, микросайты черноольховых сообществ образуют вложенные мозаики.

Все микросайты можно разделить на две группы. К первой относятся микросайты абигенного происхождения – мелководья, переувлажненные участки почвы. Однако исследования показывают, что в ненарушенном биогеоценотическом покрове мелководья и переувлажненные участки почвы эрозионных ложбин стока и малых водотоков находятся под постоянным контролем бобров [Евстигнеев, Беляков, 1997]. Во вторую группу объединяются сплавинки, валеж, осоковые и черноольховые кочки, возникающие биогенно. Микросайты биогенного происхождения генетически связаны между собой. Так, валеж является основой для формирования сплавинок, осоковых и черноольховых кочек, в свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а стареющие и выпадающие стволы ольхи – это следующая генерация валежа. Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях ольхи – это одно из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия черноольховых лесов.

Заключение

Исследование Неруссо-Деснянского полесья на ландшафтном, ценотическом и внутриценотическом уровнях организации растительного покрова позволило выявить некоторые механизмы поддержания биологического разнообразия.

На ландшафтном уровне биологическое разнообразие поддерживается за счет чередования в пространстве разных местностей, которые, отличаясь друг от друга гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород, ха-

рактеризуются разными ценотическими и флористическими комплексами. Детальное изучение сообществ разных местностей показывает, что растительность Неруссо-Деснянского полесья, в которой на площади в 250 тыс. га чередуются темнохвойные, неморальные, степные и другие флоро-ценотические комплексы видов, в сущности своей полизональна.

Изучение послепожарных сосняков задровых местностей выявило некоторые закономерности в изменении ценотического и флористического разнообразия при демутиациях.

1. Для задровых местностей характерны две группы сукцессионно независимых сообществ. Первая группа приурочена к небольшим заторфованным понижениям с застойным режимом увлажнения. Здесь демутиационный ряд начинается сообществами ассоциации *Pino-Ledetum sylvestris*, затем они сменяются ценозами ассоциации *Shag-netum betulo-caricosum*, а далее – сообществами ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. Вторая группа приурочена к положительным формам рельефа с песчаными дерново-подзолистыми почвами. Здесь первые этапы демутиационных смен представлены сообществами двух эколого-флористических ассоциаций: на повышенных и сухих участках эти ценозы относятся к ассоциации *Peucedano-Pinetum*, на пологих склонах с переменным избыточным увлажнением – к ассоциации *Molinio-Pinetum*. Однако к 60 годам оба варианта сообществ сменяются ценозами, которые относятся к одной ассоциации *Quercus roboris-Pinetum*, а к 120 годам они преобразуются в сообщества ассоциации *Tilio-Carinetum*.

2. Изменение флористического состава сообществ определяется сменой эдификаторов в древесном ярусе. На первых этапах восстановительных смен, когда верхний ярус представлен только сосной, в напочвенном покрове понижений господствуют виды сфагновой свиты, а на положительных формах рельефа – виды боровой и темнохвойной свит. На последующих этапах, с выходом лиственных деревьев в верхний ярус, в напочвенном покрове понижений преобладание постепенно переходит к растениям болотно-травяной и черноольховой свит, а на положительных формах рельефа – к видам неморальной свиты.

3. На внутриценотическом уровне организации растительного покрова флористическое разнообразие поддерживается благодаря непрерывному новообразованию микроместообитаний (микросайтов). Например, в ценозах с застойным увлажнением (черноольшаники) встречаются микросайты в виде осоковых и черноольховых кочек,

валежа, сплавинок, мелководья и переувлажненных участков почвы. Эти микросайты, отличаясь экологическими режимами, создают условия для существования в сообществе контрастных по экологии видов – от гидроморфных до ксероморфных растений. Большая часть микросайтов генетически связана между собой. Так, валеж является основой для формирования осоковых и

черноольховых кочек, в свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а стареющие и выпадающие стволы ольхи – это следующая генерация валежа. Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях ольхи – это одно из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия черноольховых лесов.