

Глава 4. Заповедник "Брянский лес"

4.1. Объект и методика исследования

В качестве модельного объекта для решения поставленных задач выбран лесной покров Неруссо-Деснянского Полесья, в пределах которого расположен заповедник "Брянский лес". Географические координаты района: 52° 15' - 52° 50' северной широты и 33° 25' - 34° 35' восточной долготы. В ботанико-географическом плане район принадлежит зоне широколиственных лесов Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции (Растительность европейской части СССР, 1980). Он расположен в юго-восточной части Брянской области и находится в бассейне среднего течения р. Десны (левый приток Днепра). Район охватывает территорию между реками Десна и ее левыми притоками (Нерусса и Навля), а также простирается к югу от Неруссы до границы с Украиной. На востоке он ограничен отрогами Среднерусской возвышенности. Площадь района 220-250 тыс. га.

Район Брянского Полесья протянулся широкой полосой по левому берегу реки Десны, и в геоморфологическом отношении представляет собой перигляциальную зону Московского оледенения, а на самых высоких отметках - моренную поверхность Днепровского оледенения. Мощность песчаного плаща сильно варьирует - от 50 см до нескольких метров и более. Климат района умеренно континентальный.

Использовались следующие методы исследования.

1. *Геоботанические методы.* В лесных сообществах Неруссо-Деснянского Полесья было сделано 701 геоботаническое описание. При этом закладывались площадки по 100 м². На площадках составлялся полный флористический список, оценивалась ценотическая значимость каждого вида по шкале Браун-Бланке (Методические указания ..., 1989) во всех ярусах лесах. Названия сообществ даны по доминантному принципу (Работнов, 1983; Нешатаев, 1987). Используя видовые списки описаний, были оценены основные экологические режимы разных ландшафтов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с использованием специально разработанной компьютерной программы (Комаров и др., 1991). Для флористического анализа сообществ все сосудистые растения были разделены на 5 эколого-ценотических блоков: бореальный (растения еловых и сосновых лесов), неморальный (растения широколиственных лесов), черноольховый, лугово-опушечный с рудеральными видами и водно-болотный. При разделении видов на блоки мы учитывали местную специфику их ценотической приуроченности и ориентировались на литературу, посвященную флоре в сходных физико-географических условиях (Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983; Определитель растений Мещеры, 1986, 1987). Для оценки флористического сходства лесной растительности использовался коэффициент Жаккара (Нешатаев, 1987): $K = \frac{C}{(A+B-C)} \cdot 100$, где А и В - число видов в первом и втором описаниях соответственно, С - число общих видов для пары описаний. Оценка видового разнообразия сообществ проводилась с использованием индексов разнообразия, выровненности и доминирования (Одум, 1975).

2. *Популяционный анализ древесной и кустарниковой синузий.* Материал по онтогенетическому составу популяций деревьев и кустарников собран на 120 временных пробных площадях размером от 0.25 до 1 га, заложенных во всех ландшафтных подразделениях. Объектом изучения на этих площадях были все виды древесной и кустарниковой синузий.

3. *Картирование растительности.* В работе проводилось выборочное картирование демулационных парцелл. Съёмка осуществлялась маршрутным методом по ходовым линиям на площади 1 га. Расстояние между ходовыми линиями - 15 м. На карту наносили однородные контуры растительности. Для каждого контура составляли списки деревьев, кустарников по ярусам, а также кустарничков и трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее онтогенетическое состояние.

4. *Ландшафтные методы.* Исследование ландшафтов Неруссо-Деснянского Полесья проводилось по ранее разработанным методикам (Видина, 1963; Исаченко, 1976, 1980). Для выделения ландшафтных

подразделений использованы данные дешифрирования крупномасштабных аэрокосмоснимков, 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. Скважины и почвенные разрезы были равномерно заложены в разных ландшафтных подразделениях. При составлении ландшафтной карты района использовалась типология ландшафтов, предложенная ранее для Брянской области (Природное районирование ..., 1975). Для оценки сукцессионных смен растительности ландшафтов использовались пространственные ряды сообществ в границах конкретного ландшафта, и эти ряды рассматриваются как временные

5. *Орнитологические методы.* При изучении структуры птичьего населения использовался картографический метод (Williams, 1936; Pinowski, Williamson, 1974).

4.2. История природопользования на территории Неруссо-Деснянского полесья

4.2.1. Археологическое прошлое региона и перечень исторических источников

В самом полном виде на сегодняшний день сведения об археологическом прошлом края содержатся в фундаментальном издании Института археологии РАН "Археологическая карта России. Брянская область" (Археологическая карта России..., 1993), вышедшем в Москве в 1993 году. В этом издании не только перечисляются все известные на сегодняшний день археологические памятники, но и дается их краткое описание со ссылкой на архив Института Археологии.

На территории Брянской области широко представлены поселения человека со времен палеолита (в частности, на Десне находится одна из немногих известных на территории бывшего СССР стоянка среднепалеолитического времени Хотылево-1) и до времени монгольского нашествия (рис. 4.1).

Одна из основных проблем археологии вообще, а археологии каменного века особенно - это трудность обнаружения и малая сохранность стоянок, откуда следует невозможность каких-либо количественных оценок антропогенной нагрузки. Так и в нашем регионе отсутствие стоянок палеолитического времени не говорит об отсутствии человека в палеолите в Неруссо-Деснянском районе, тем более что выше по течению Десны палеолитические стоянки имеют место (уже упомянутое Хотылево 1). Каменный век на нашей территории продолжался, таким образом, от времени 35-70 тыс. лет назад до 7-4 тыс. до н.э. Предполагается, что население пришло в бассейн Десны из Центральной Европы, южных и юго-западных территорий Восточной Европы. Племена каменного века занимались охотой, рыболовством, собирательством, жили как в землянках и полужемлянках, так и в наземных жилищах.

Стоянки (см. рис. 4.1) каменного века - Смилиж, Денисовка, Жерино тяготеют к берегам рек либо другим водным источникам (Жеринские озера).

Начиная с бронзового века в Брянской области появляются первые земледельцы и скотоводы. В бассейне Десны последовательно сменяются Среднеднепровская, Сосницкая, Юхновская, Зарубенецкая, Киевская, Колочинская, Роменская культуры, охватывающие промежуток от 2-3 го тысячелетия до н.э. до 8-9-го веков н.э.

Роменская культура, по мнению археологов, является бесспорно славянской культурой. Основу хозяйства составляло пашенное земледелие, о чем свидетельствуют находки наральников, мотыг, серпов, жерновов, находки ям, в которых хранились остатки зерна.

Роменская культура связывается с племенным союзом северян, живших в рассматриваемом Неруссо-Деснянском районе. Северяне присоединились к Киевской Руси в 984 году в результате похода Святослава. Специфические черты Роменской культуры постепенно исчезают, на смену племенным приходит единая древнерусская культура. Начинают возникать города. В летописях под 1146 г. упомянут Дебрянск (Брянск), под 1185 годом - Трубецк (Трубчевск). Именно к древнерусскому времени относится большинство известных археологам поселений и могильников.

На рис. 4.1 видно, что поселения и городища от времени бронзы до древнерусского времени также тяготеют к берегам рек. Особенно много их на правом берегу Десны. Однако это не дает нам возможности говорить о том, что воздействие человека на природные комплексы песчаного левобережья Десны было небольшим. Во-первых, и на левом берегу имеется ряд поселений (Жерено, Грядки, Гуры, Денисовка и др.). Во-вторых, поскольку в настоящее время левый берег Десны представляет собой сплошной лесной массив, очень возможно, что на левом берегу многие археологические памятники пропущены. И, в третьих, жители правого берега р. Десны вполне могли использовать сопредельные участки левобережья как для охоты, так и для земледелия.

Как считают историки (Археологическая карта России..., 1993), монголо-татарское нашествие надолго затормозило социально-экономическое, политическое и культурное развитие края.

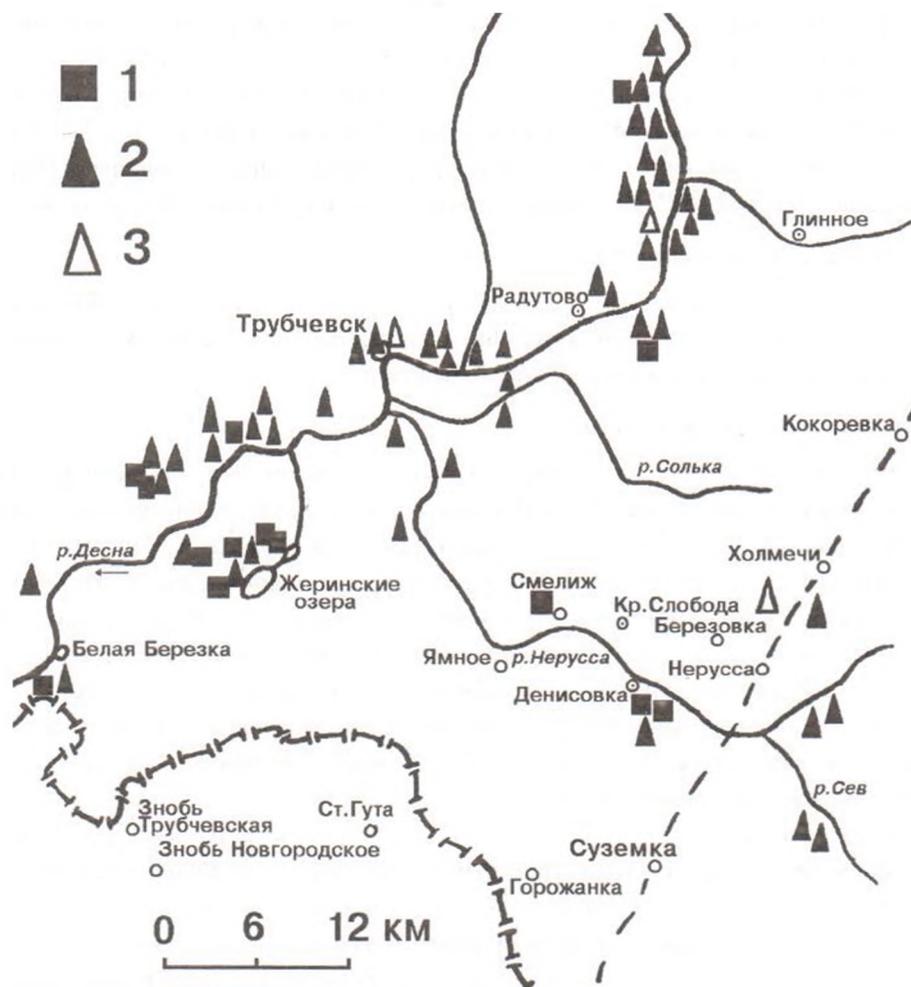


Рис. 4.1. Картограмма размещения археологических памятников на территории Неруссо-Деснянского района и сопредельном участке правобережья р.Десны. Условные обозначения: 1 - стоянки каменного века (7 - 4 тыс. лет назад), 2 - поселения и городища от времени бронзы до древнерусского времени (4 тыс. лет назад - середина XIII века), 3 - укрепленные поселения и городища послемонгольского времени (XV - XVII века).

Fig. 4.1. Map of archaeological monuments on territory of Nerusso-Desnjansk region. Legend: 1 - stations of Stone Ages (7 - 4 thousand years at present); 2 - settlements and towns of Bronze Ages and Antique Russian Ages (4 thousand years at present - middle XIII century); 3 - fortified settlements and towns of Postmongolian Ages (XV - XVII cent.).

После монголо-татарского ига Брянское княжество было захвачено Великим княжеством Литовским, затем - речью Посполитой. В 1500 г. в Брянск вступили войска Ивана III, а правившие в Трубчевске князья

Трубецкие в том же году приняли русское подданство, но в начале XVII века, в Смутное время, часть этих земель снова захватило Польско-Литовское государство. Окончательно край вошел в состав России в 1667 году.

Почти непрерывные войны с середины XIII до начала XVII века привели к тому, что на большинстве городищ и селищ отсутствуют послемонгольские слои, что можно трактовать как временное обезлюдение территории.

К послемонгольскому времени относятся лишь 3 поселения и городища: на правом берегу Десны - городище Арельск (XV - XVI вв., упомянуто в литовской метрике) и Трубчевск - XVI - XVIII вв., на левом берегу Десны - городище Холмечи (укрепление позднего средневековья, так называемый казацкий городок).

Первые сведения о крае уже в составе Русского государства содержатся в переписной оброчной книге от 1710 года, материалы которой, к сожалению, нами пока не проанализированы.

Следующие исторические сведения содержатся в документах Генерального межевания 1781-1816 гг. (Генеральные уездные планы..., Планы дач Генерального межевания..., Экономические примечания Трубчевского уезда Орловской губернии...), Специального межевания 2-й половины XIX - начала XX вв. (Планы дач Специального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии...) и в материалах Земского обследования 1886 г. (Сборник статистических сведений по Орловской губернии..., 1887). Отдельные сведения по географии региона можно найти еще в некоторых литературных источниках (Военно-статистическое описание Орловской губернии, 1852; Состояние лесов Орловской губернии, 1847; Материалы к составлению...)

4.2.2. Неруссо-Деснянское Полесье в XVIII - XIX веках

Рассмотрим по порядку изменения в хозяйстве и природопользовании жителей региона, происходившие с конца XVIII до рубежа XIX - XX веков. В отличие от археологических материалов, многие из этих сведений несут не только качественный, но и количественный характер.

4.2.2.1. Формы земельной собственности

К моменту окончательного вхождения в состав России вся территория Неруссо-Деснянского ландшафтного района (мы рассматривали левобережье бывшего Трубчевского уезда) площадью около 140.000 дес. принадлежала дворцовому ведомству, т.е. царской семье. На протяжении XVIII и XIX веков происходило постепенное дробление на отдельные земельные участки (дачи), принадлежащие частным владельцам. Так, к 1781 году в регионе было выделено всего 7 дач, причем из общих 140.000 дес. около 100.000 дес. входило в единую дачу "казенного леса", которая полностью имела название "лес казенный в дачах (ранее) небывалый", отсюда возник сохранившийся до наших дней топоним "лес небывалый". В процессе Генерального и далее Специального межевания количество дач резко увеличивается, единый массив делится на множество мелких участков, принадлежащих крестьянам разных деревень, после крестьянской реформы 1861 года отдельно разделялись крестьянские и помещичьи земли.

Первоначальная схема разбиения региона на дачи приведена на рис. 4.2. К моменту завершения Генерального межевания непосредственно территория современного заповедника входит в 3 дачи: "Ямное село и Буда Погост, что прежде был казенный лес", "Казенный лес, на котором в поселении состоят Буда Чернь и Мальцева гута" (эти дачи принадлежали царской семье) и дача с. Красная Слобода со слободой ст. Смилиж, Будой Чернь и дер. Чухраевкой, принадлежащая графу Н.П.Шереметеву. При Специальном межевании в 1866 и 1874 году на месте двух обширных дач казенного леса были отдельно вымежеваны участки Буды Чернь, Мальцевой гуты, Тарасовой гуты удельного ведомства и множество участков отхожих земель крестьян правобережья Десны, выделенных в прилегающей к Десне части лесного массива.

4.2.2.2. Размещение и численность населения

Относительно размещения населения из самого раннего из известных уездного плана следует, что к 1781 году, т.е. ко времени начала Генерального межевания, на исследуемой территории существовали практически все те же населенные пункты, что и сейчас, за исключением поселков при железнодорожных станциях,

появившихся в начале 20 века, и лесных поселков химвлесхозов, функционировавших с 20-30-х годов нашего века и к сегодняшнему дню почти полностью вымерших. Непосредственно в окрестностях и на территории заповедника существовали с. Ямное, с. Красная Слобода, д. Смелиж, д. Чухраевка, Мальцева гута и Буда Чернь, а также слободы при казенных винокуренных заводах на месте современного кордона Пролетарский - про заводы указано, что они "за ветхостью бездействуют", население же слобод при них не упоминают.

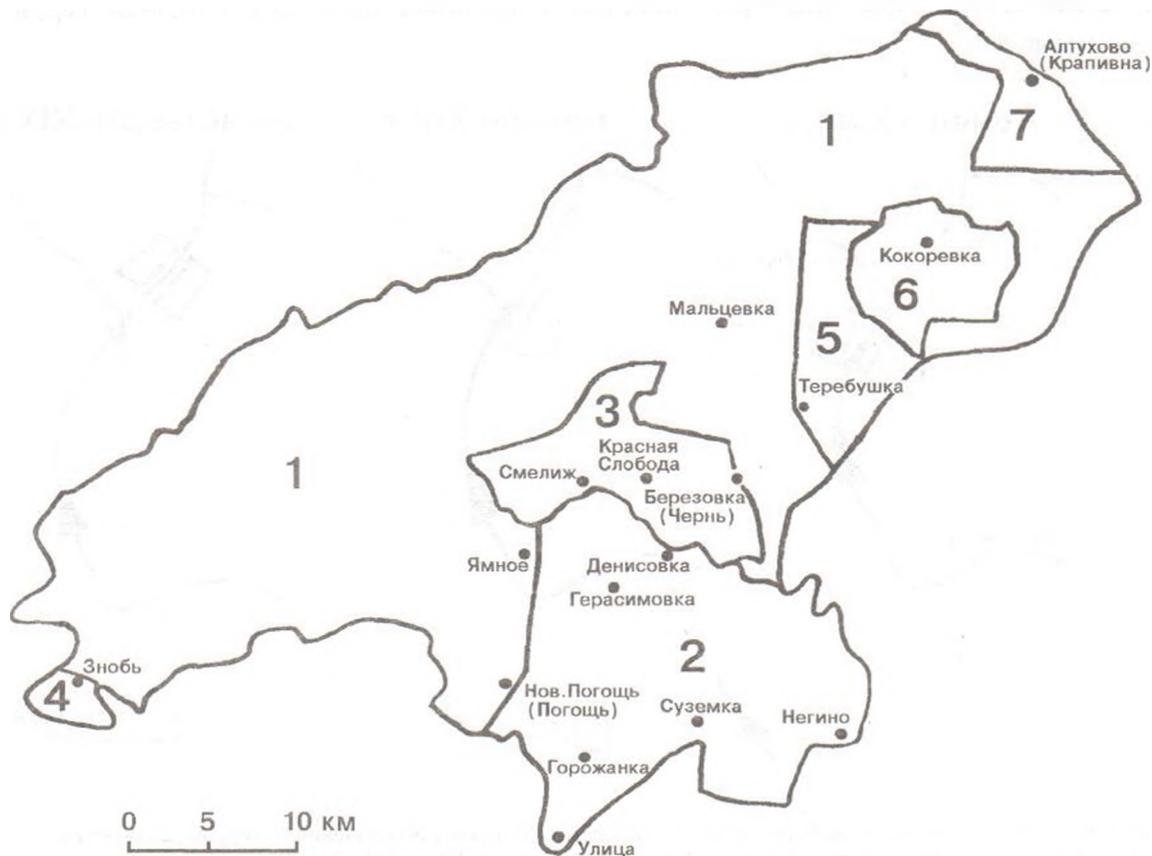


Рис. 4.2. Первоначальная схема разбнения Неруссо-Деснянского региона на дачи при Генеральном межевании в конце XVIII века. На схеме отмечены населенные пункты, существовавшие к началу Генерального межевания. Цифрами обозначены номера дач: 1 - Дача казенного леса, лес в камер-коллежском окладе, деревни в ведомстве Дворцовой Канцелярии; 2 - Дача с. Негино Дворцового ведомства, 3 - Дача с. Красная Слобода графа П.Б.Шереметева, 4 - Дача с. Знобь О.С.Судиенкова, 5 - Дача слободы Теребушки князя В.Б.Голицына; 6 - Дача с. Кокоревка князя В.Б.Голицына, 7 - Дача с. Крапивна Дворцового ведомства.

Fig. 4.2. The primary tenure scheme of Nerusso-Desnjansk region according to Maps of Generalnoje Mezshevanije (Land Owner Dividing of Russian Empire at turn of XVIII century). The villages of the time of Generalnoje Mezshevanije are only marked on the scheme. Numbers indicate land owners: 1 - dacha of State Forest of Kamer-Kollegsky Oklad, villages belong to the department of Palace Office; 2 - dacha of Negino village, property of Palace Department; 3 - dacha of Krasnaja Sloboda village, property of earl P.B. Scheremetev; 4 - dacha of Znob' village, property of O.S.Sudienkov; 5 - dacha of Terebuschka village, property of duke V.B.Golitsin; 6 - dacha of Kokorevka village, property of duke V.B.Golitsin; 7 - dacha of Krapivna village, property of Palace Department.

При взгляде на уездные планы очевидна малая освоенность левого берега Десны по сравнению с правым берегом - при том, что левый берег представляет собой почти сплошной лесной "океан", правый берег Десны в районе Трубчевска густо заселен и почти полностью распахан.

Учитывая совокупность фактов - длительные междоусобные войны в регионе в XIII -XVI веках, забрасывание древнерусских поселений, частые топонимы "буда" и "гута" на левобережье, отметки "малороссияне" в экономических примечаниях, разумно предполагать, что поселения левобережья (Мальцева гута, буда Чернь, д. Смилиж и др.) возникали стихийно из беглых крестьян Украины, укрывавшихся в лесу от Литовских и Польских войск.

Нужно отметить, что некоторые населенные пункты переменили местоположение - это деревни Тарасова Гута, Герасимова гута, а также буда Чернь - последняя меняла положение несколько раз, схема перемещений ее показана на рис. 4.3.

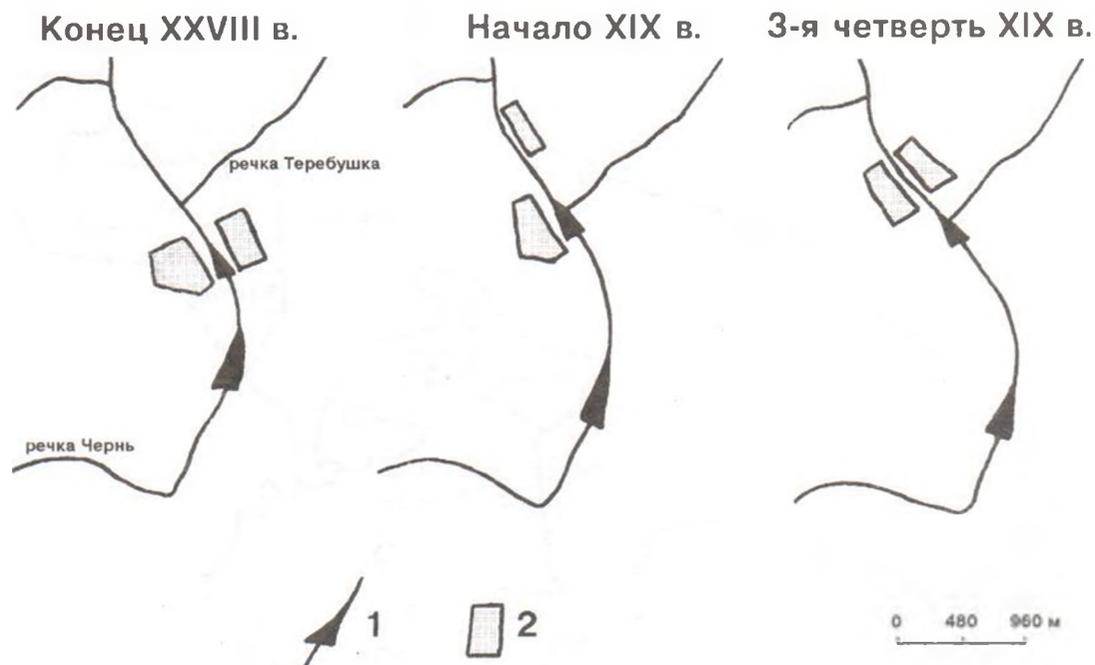


Рис. 4.3. Перемещения деревни Буда Чернь в XVIII - XIX веках. Условные обозначения: 1 - пруды, 2 - деревня.
Fig. 4.3. Translocations of Buda Chern' villiage in XVIII - XIX cent. Legend: 1 - ponds, 2 - villiage.

Численность населения всего района в 1781 году составляла всего 5565 чел., что соответствует плотности населения 5-6 человек на 1 кв. км., южная часть района, т.е. окраина лесного массива, уже к этому времени была наиболее заселенной. Относительно преобладали деревни с населением менее 200 чел. Интересно, что те населенные пункты, которые сегодня не имеют промышленных предприятий и остались деревнями, имеют примерно такую же численность населения, как и в конце XVIII века.

Следующие полные сведения о населении содержатся в переписи 1886 года (8). По всем населенным пунктам численность населения составила 12834 чел., при этом опережающими темпами росли именно маленькие деревни. Почти во всех деревнях проживало более 600, а часто и более 1000 человек.

4.2.2.3. Характер леса в XVIII-XIX веках

Чрезвычайно важными представляются исторические сведения о характере леса. Мы уже упоминали, что во время Генерального межевания местность представляла собой единый лесной массив, общая лесистость составляла около 94%, большая часть леса принадлежала государству и дворцовому ведомству, по существу между этими двумя формами владения не было разницы.

Как уже говорилось, до монгольского периода на территории региона имелись поселения, но в результате многолетних войн территория в течение нескольких столетий оставалась незаселенной. Об этом свидетельствует и отсутствие слова "пустошь" в названиях владений и урочищ, обозначающее заброшенное (пустующее) поселение - за единственным исключением Городецкой пустоши, расположенной в устье Неруссы на правом берегу и упомянутой в плане Специального межевания 1866 года.

Отметим, что лесом были сплошь покрыты и поймы рек, в том числе Неруссы и Десны. На межевых планах значки, обозначающие лес, сочетаются здесь со значками сенокоса, то есть заготовка сена, как и сегодня, была приурочена к поймам, но вполне сочеталась с пойменными лесами.

Наиболее подробные сведения о породном составе леса приводятся в самом раннем сборнике экономических примечаний 1781 года.

Про дачу казенного леса сказано: "Лес строевой дубовый, осиновый, еловый, сосновый, ильмовый и кленовый, березовый вышиной от 7 и до 10 сажен (от 15 и до 21 м), в отрубе от 8 и до 10 вершков (36-45 см), между которым довольно и дровяного, который порознь отделить невозможно, который как для жжения поташа, так и строения годный".

Для дач с. Крапивна (Алтухово), с. Кокоревка и слободы Теребушка отмечается: "Лес растет строевой еловый, сосновый и кленовый, вышиной от 8 и до 10 сажен (17-21 м), а в отрубе от 7 и до 10 вершков (31-45 см), который для жжения поташа способен и к строению годный, между которым довольно и дровяного, который порознь отделить невозможно".

Для дач с. Красная Слобода, с. Негино и с. Знобь приводятся сведения: "лес растет строевой дубовый, березовый, осиновый, еловый, сосновый, вышиной в нем до 8 сажен (17 м), а в отрубе от 7 и до 9 вершков (31-40 см), который для жжения поташа способен и к строению годный, между которым довольно и дровяного, который порознь отделить не можно".

Отметим, что определения "осиновый лес", "еловый лес" и т.д. в экономических примечаниях означают не ельник или осинник в нашем современном понимании, а просто осину, ель или др. породу в составе древостоя.

Даже из этих, в общем, коротких сведений очевидно, что при Генеральном межевании леса имели совсем другой облик, чем современные, и характеризовались:

- 1) значительно меньшим участием сосны - сосна ни разу не упомянута на первом месте в списке пород;
- 2) значительно большим участием ели;
- 3) широким распространением дуба;
- 4) преобладанием лиственных лесов над хвойными;
- 5) наличием лиственных лесов не только в поймах, но и на водоразделах;
- 6) гораздо большим разнообразием леса по породному составу;

В этом же сборнике экономических примечаний 1781 г. приведены сведения и о животном и птичьем населении леса. Для сравнения с современной фауной интересно отметить, что такая птица, как дрофа, упоминается в дачах села Крапивна, с. Кокоревка, слободы Теребушки - это гораздо севернее, чем в настоящее время.

На протяжении XIX века состояние леса непрерывно менялось, сведения о характере и направленности изменений можно найти как в документах Специального межевания, так и в некоторых других источниках.

Прежде всего, выделение крестьянам деревень правобережья Десны отдельных участков в даче Казенного леса в 1866 и 1874 годах свидетельствует об увеличении спроса на территорию со стороны населения, что связано как с возросшей потребностью собственно в лесе (рубки и т.д.), так и появившихся к этому времени сельхозугодьях (чистых сенокосах и пастбищах). При этом общая антропогенная нагрузка на прилегающую к Десне часть лесного массива становилась менее "размазанной" по площади и более приуроченной к конкретным участкам.

В XIX веке расширились пахотные площади, появились такие сельхозугодья, как собственно пастбища и сенокосы, что привело к сокращению общей лесистости, которая по состоянию на конец XVIII века приближалась к 100%. По отдельным дачам цифры сокращения лесистости различны. Пожалуй, наибольшее сокращение произошло на территории, прилегающей к р. Десне - 30% площади отхожих земель превратились в чистые сенокосы, в то время как в конце XVIII века пойма Десны была почти сплошь лесной.

В документах специального межевания нет словесной характеристики лесов, зато на планах дач для описания древостоя используется определенный набор определений и инструментально сняты отдельные выделы. Указывается дубовый, сосновый, лиственный, мешаный лес, лозняк; строевой, дровяной лес и кустарник, иногда с добавлением слов "мелкий" или "крупный" и т.п.

Мы попытались оценить степень участия сосновых и лиственных древостоев по отдельным группам дач Специального межевания.

Для участков отхожих земель, примыкающих к р. Десне, налицо преобладание сосновых лесов. Для дач дер. Буда Чернь, Малышева Гута, Тарасова Гута, 1-я и 2-я части казенной лесной засеки, то есть для дач, полностью располагающихся на задровых и моренно-задровых пространствах, сосновые леса абсолютно господствуют - их площадь составляет 95% от площади всех лесов.

Для дач с. Ямного с Будой Погощь и дер. Погощь, а также для дач с. Негино, большая часть территории которых располагается в пойме р. Неруссы, видно преобладание лиственных лесов.

Итак, к 60-70-м годам XIX в. на территории района, особенно на водораздельных пространствах, господствовали сосновые леса. Основное количество лиственных лесов располагалось в поймах Неруссы и Десны.

Некоторые сведения о лесах мы нашли в Лесном журнале N 24 за 1847 год. В одной из заметок охарактеризованы в целом леса Трубчевского уезда, как нашего района, так и правобережья Десны, отличающегося как по почвенно-геологическим условиям, так и по истории хозяйственного освоения:

"Господствующую породу в Трубчевском уезде составляет сосна, но всегда более или менее в смешении с лиственными породами, преимущественно же с березой. Ель встречается редко особыми рощами, а более поодиночке в смешении с сосною. Чисто лиственные насаждения составляют 1/20 всего лесного пространства, в них произрастают незначительного возраста дуб, вяз, ильм, клен, береза, ольха, липа, осина, ива, черемуха, рябина и лесная яблоня. Деревья крепких пород вообще же малочисленны и незначительного возраста.

Владельческие же леса в Трубчевском уезде сохраняются помещиками с тщанием и находятся большей частью в хорошем состоянии; в них можно найти строевой лес хвойных пород больших размеров. В некоторых владельческих лесах вводится правильное лесное хозяйство, как, например, в лесах Апраксиных, где произведено уже разделение лесного массива на кварталы просеками. Собственно же казенные леса и лесные нарезки казенных крестьян находятся от прежних нерасчетливых и самовольных порубок, превышавших значительно ежегодный прирост, и от прежних значительных лесных пожаров, в довольно расстроенном состоянии, и много надобно будет времени, чтобы при бдительном, неусыпном присмотре изгладить глубокие следы прежних истреблений.

Господствующий возраст строевых деревьев в лучших помещичьих дачах - от 60 до 100 лет, в казенных - от 40 до 60 лет.

Поделочный же лес, на разные изделия (колесные ободья, спицы, ступицы, на клепку для делания бочек и проч.) по совершенному истреблению в здешнем уезде лиственных крепких пород, промышленники приобретают покупкою из соседственного Брянского уезда."

Краткая характеристика леса содержится и в Военно-статистическом описании Орловской губернии 1852 года:

"Дача под названием Небывалый лес содержит около 100 тыс. дес. ...Лес преимущественно сосновый, еловый, осиновый, но частью дубовый, ольховый и березовый, толщиной: сосновый у корня от 6 до 18 вершков (27-81 см) высотой по сучья до 16 аршин (11 м); еловый: толщиной у корня от 6 до 15 вершков (27-81 см),

осиновый - от 6 до 12 (27-54) вершков, высотой по сучья до 14 аршин (8 м), дубовый, осиновый и березовый: толщиной у корня от 6 до 12 вершков (27-54 см), высотой по сучья до 10 аршин (7 м). Во многих местах внутри сей дачи находятся обширные поляны, которые состоят из выжженного и вырубленного леса, которые входят в исчисленные пространства лесных дач."

Этот материал, как и материалы Специального межевания, подтверждает, что к середине XIX века леса сильно изменились по сравнению с состоянием на конец XVIII века. Суть изменений заключается в резком уменьшении доли твердолиственных пород и абсолютном преобладании сосновых древостоев на большей части территории. Причиной этих изменений, очевидно, явились слишком большие рубки и опустошительные лесные пожары, имевшие место на рубеже XVIII и XIX веков.

По сведениям, приведенным в сборнике земского обследования за 1886 г., можно судить о дальнейшем сокращении лесопокрытых площадей и о дальнейшем ухудшении качества лесов, особенно о сокращении дубовых древостоев.

4.2.2.4. Крестьянское хозяйство в XVIII - XIX веках

Из документов Генерального межевания (конец XVIII века) следует, что именно лесопользование является основой жизни крестьян. Хозяйство в будах и гутах с момента их возникновения носило ярко выраженный товарный характер - производство древесного угля и плавильное дело. В наиболее подробных экономических примечаниях 1781 года упоминается, что крестьяне занимаются жжением поташа, деланием древесного угля, смолы и дегтя, бортничеством, продажей леса в Малороссию для рубки дров, деланием бочек, ведер, колес, саней и прочей "лесной поделки".

Хлебопашеством крестьяне либо вовсе не занимались, либо производили зерна в количестве, недостаточном даже для самообеспечения. Таким образом, лесные промыслы должны были давать крестьянам столько денег, чтобы уплатить оброк и вдобавок купить необходимое количество зерна для собственного потребления.

Лес использовался также как пастбищное угодье, и как сенокос - сенокосы и пастбища как отдельные угодья у крестьян отсутствовали. Документы Специального межевания середины XIX века свидетельствуют о некотором усилении роли земледелия, но по-прежнему о товарном характере земледелия не может быть и речи.

В конце XIX века из промыслов главная роль принадлежала пилке досок и дров, изготовлению и починке деревянной посуды (бочек, калушек), гонке дегтя, выделке обручей, тесанию клепок и выделке колес. Вместе с тем говорится, что почти все промыслы в данный момент (т.е. в 1886 году) находятся в упадке из-за ухудшения качества леса, особенно из-за сокращения дубовых лесов, поэтому многие промыслы стали отхожими. Как и раньше, леса продолжают использоваться как сенокосные и пастбищные угодья.

К сожалению, земское обследование 1886 года не сопровождалось составлением картографических материалов, трудно судить даже о площадях пашни, так как рассматриваются только крестьянские общинные земли. Тем не менее, можно судить, что в целом по району земледелие укрепило свои позиции - рост пахотных площадей превысил рост населения, пахотные угодья тех или иных размеров появились в каждом селении, за исключением Мальцевой Гуты и Чухраевки. В то же время место земледелия в хозяйственном укладе оставалось второстепенным. Так, для населенных пунктов окрестностей заповедника (Смилиж, Чернь, Красная Слобода, Ямное) на душу населения приходилось всего 0,16-0,63 и менее десятин пашни, что гораздо меньше площади, необходимой для самообеспечения зерном.

Для этих деревень почва описана как песчаная, унавоживание полей (кроме конопляников) отсутствует. Практикуется трехполье - озимая рожь-пар, либо сеют исключительно картофель "на год после двух лет пара", то есть севооборот используют крайне примитивный. В описании с. Денисовка и д. Смилиж говорится, что "среди пахотной земли расположены пространства, представляющие собой почти чистый песок". В дер. Чухрай и Мальцевке во время проведения земского обследования земледелие отсутствовало вообще.

Итак, в XVIII и XIX веках среди огромного лесного "океана" размещалось считанное количество пахотных полей. Упоминаний о ведении подсечного земледелия нет, судя по всему, крестьяне старались использовать поля на протяжении более или менее длительных промежутков времени. Существовавшие в XVIII и XIX веках пащни на территории и в окрестностях заповедника показаны на рис. 4.4.

Подведем итоги:

1) Территория заповедника была заселена людьми уже в каменном веке. Племена бронзового, железного веков и древнерусские племена занимались земледелием и скотоводством, однако степень их воздействия на природу и хозяйственные технологии, к сожалению, остаются неизвестными.

2) Во время от монголо-татарского нашествия до начала XVIII века край был ввергнут в постоянные войны, вероятно, имело место обезлюдение территории.

3) В начале XVIII века стихийно на левобережье Десны появляются поселения с хозяйством, изначально ориентированным на лесные промыслы, а не на земледелие и хлебопашество.

4) Эта же тенденция - крестьянское хозяйство, основанное на лесных промыслах, господствует и на протяжении XIX века. Тем не менее к концу XIX века земледелие несколько укрепляет свои позиции. Как отдельные сельскохозяйственные угодья появляются сенокосы и пастбища.

5) Еще в конце XVIII века сосна не являлась господствующей породой ни на водоразделах, ни в пониженных участках. К середине XIX века сосна получает абсолютное первенство на водоразделах, за счет сокращения лиственных лесов.

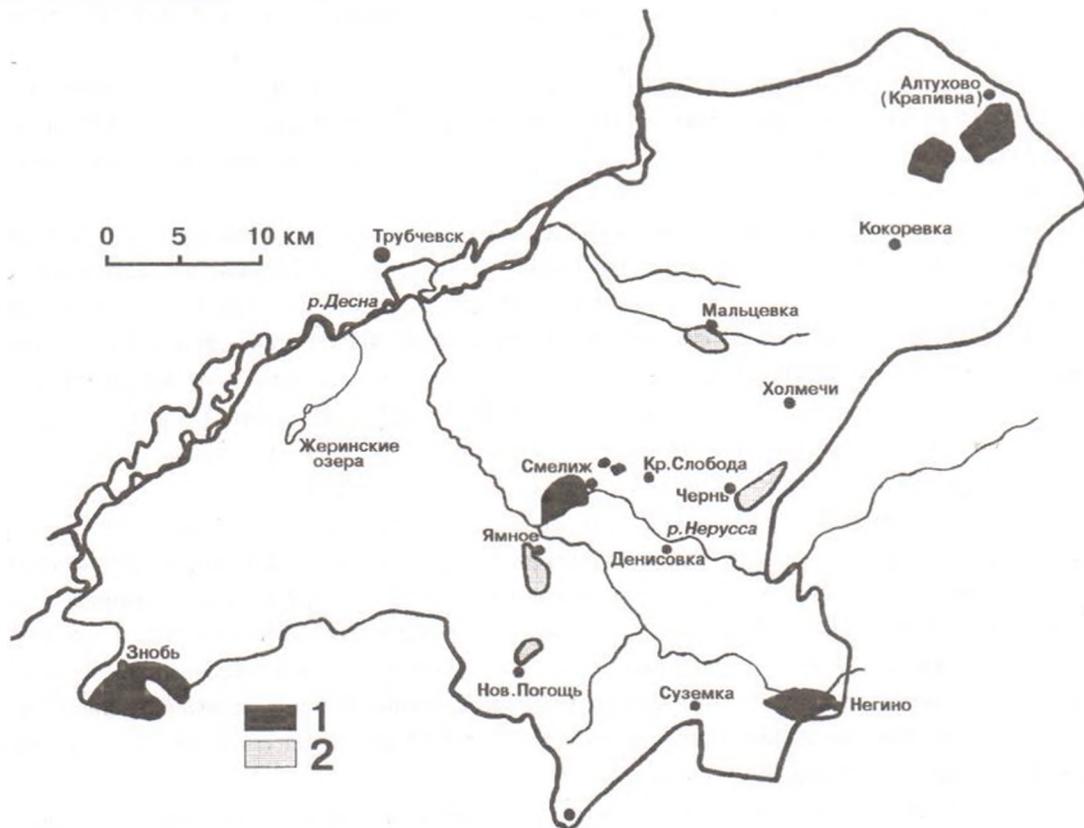


Рис. 4.4. Картограмма размещения пахотных полей на территории Неруссо-Деснянского ландшафтного района в конце XVIII - начале XIX века. Условные обозначения: 1 - пащни, отмеченные на уездных планах и геометрических планах дач, 2 - пащни, отмеченные только на уездном плане.

Fig. 4.4. Map of tillage fields on the territory of Nerusso-Desnjansk region at turn of XVIII - beginning of XIX cent. Legend: 1 - tillage fields that were depicted both on the district maps and on the geometrical plans of owners, 2 - tillage fields of the district maps only.

4.3. Классификация лесной растительности заповедника "Брянский лес"

Исходным материалом для классификации растительности заповедника "Брянский лес" послужили описания, выполненные в 1993-1995 гг. сотрудником заповедника О.И.Евстигнеевым (около 600 описаний) и в 1991 г. О.В.Морозовой (90 описаний). Обработка материала проводилась в соответствии с принципами флористической классификации и с использованием программы TWINSPAN. Все лесные сообщества заповедника относятся к трем классам растительности в системе единиц Браун-Бланке: *Vaccinio-Piceetea*, *Quercus-Fagetea* и *Alnetea glutinosae*.¹

4.3.1. Класс бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea*

На территории заповедника "Брянский лес" к классу хвойных лесов *Vaccinio-Piceetea* относятся сосновые сообщества. Иерархия выделенных единиц выглядит следующим образом:

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

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund 1967*

Союз *Dicrano-Pinion Libbert 1933*

Ассоциация *Molinio-Pinetum Mat. (1973) 1981*

Ассоциация *Peucedano-Pinetum Mat. (1962) 1973*

субассоциация *veronicetosum incanae Bulokhov 1991*

Ассоциация *Quercus roboris-Pinetum Mat. (1981) 1984*

Ассоциация *Serratulo-Pinetum Mat. (1981) 1984*

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* объединяет олиготрофные лишайниковые и моховые сосняки. Подобные сообщества широко распространены в южном Нечерноземье в долине р. Десны и ее притоков (Булохов, 1991б). Союз *Dicrano-Pinion* включает хвойные сообщества на песках, встречающиеся в восточной и континентальной частях Восточной и Северной Европы. Типичными сообществами союза являются сосняки ассоциации *Peucedano-Pinetum*. В заповеднике "Брянский лес" встречаются сообщества четырех ассоциаций союза, отличающихся по условиям увлажнения и богатства почв: сообщества более увлажненных и бедных почв *Molinio-Pinetum*, бедных и сухих почв - *Peucedano-Pinetum*, более богатых местообитаний - *Quercus-Pinetum* и *Serratulo-Pinetum*.

4.3.1.1. Ассоциация *Molinio-Pinetum*

Ассоциация объединяет сосняки-черничники, орляково-черничные, молиниевые, занимающие ровные или относительно пониженные участки на I-II речной террасе или задровой равнине. По доминантной схеме это ассоциации *Pinetum molinosum*, *Pinetum myrtillo-moliniosum*, *Betuletum molinosum*. Почвы дерново-средне- и слабо-подзолистые песчаные или легко-супесчаные, влажные (Булохов, 1991б). Ассоциацию дифференцируют *Molinia caerulea*, *Polytrichum commune* и *Rubus nessensis*.

Характеристика сообществ. Первый ярус составлен чаще всего сосной или сосной с примесью березы пушистой, хотя встречаются небольшие участки с доминированием березы в древостое. Сомкнутость крон в среднем составляет 0.6, высота - до 20-22 м (18 м). Иногда выражен II подъярус из *Quercus robur* высотой до 12-15 м, в первый подъярус дуб в таких сообществах не выходит.

В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.2) довольно обильны крушина, подрост дуба, постоянно встречается рябина, несколько реже подрост ели. Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 35-40%. Доминируют черника и молиния, постоянно присутствуют *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*. На наиболее влажных участках появляются болотные виды: *Ledum palustre*, *Carex nigra*, *Sphagnum girgensohnii*, в таких местах чаще встречается подрост березы пушистой, а обилие и встречаемость

¹ Полные синтаксономические таблицы будут опубликованы в специальном сборнике.

бореальных лесных видов (*Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*) резко уменьшаются. В этой ассоциации встречен редкий для заповедника вид *Goodyera repens* (11 кв.).

Моховой покров почти сплошной (до 90%, в среднем 70%) и состоит в основном из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum* с небольшой примесью *Polytrichum commune*.

География. Сообщества ассоциации широко распространены в южном Нечерноземье, в Полесье и далее на запад в Польше (Андриенко, 1986; Булохов, 1991б; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973). Сравнение описанной в заповеднике ассоциации с ассоциациями из других мест показало значительное сходство: коэффициент сходства с учетом видов с III и более высокими классами встречаемости (K_{spc}) с польскими сообществами равен 80.1%, с сообществами из Брянской области - 71%. Больше всего различий с ассоциацией из Украинского Полесья ($K_{spc} = 58\%$): украинские сообщества находятся на южной границе ареала ассоциации, они богаче видами и более разнородные.

4.3.1.2. Ассоциация *Peucedano-Pinetum*

Ассоциация объединяет сосняки зеленомошные с разреженным травяным покровом, формирующиеся на бедных сухих дерново-слабоподзолистых супесчаных и песчаных почвах и занимающие возвышенные участки на речных террасах и зандровой равнине (доминантные ассоциации *Pinetum pleuroziosum*, *Pinetum vaccinoso-pleurosiosum*, *Betuletum callunosum*). Ассоциацию характеризуют *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Koeleria grandis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*, *Geranium sanguineum*, *Silene nutans*. Подобные сообщества заповедника "Брянский лес" относятся к субассоциации *Peucedano-Pinetum veronicetosum incanae*, описанной ранее А.Д. Булоховым (Булохов, 1991б) и широко распространенной в Полесье.

Характеристика сообществ. Древостой образован сосной с примесью березы пушистой, второй подъярус в древостое выражен значительно реже, чем в сообществах ассоциации *Molinio-Pinetum*. Сомкнутость крон - 0.6, бонитет - I. Кустарниковый ярус не обилен, в основном составлен разреженными кустами *Frangula alnus*, подростом *Sorbus aucuparia*, *Betula pubescens*, *Quercus robur*; сомкнутость в среднем составляет 0.1. Травяной покров довольно богат видами (в среднем 21 вид), преобладают *Convallaria majalis*, *Calamagrostis epigeios*, *Pteridium aquilinum*, постоянно встречается *Festuca ovina*, *Peucedanum oreoselinum*, *Polygonatum odoratum*, *Koeleria grandis*, *Melampyrum pratense*. Характерно присутствие кустарничков *Genista tinctoria* и *Chamaecytisus ruthenicus*. Моховой покров не сплошной, хотя на отдельных участках достигает 80%, состоит в основном из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum*.

География. Сосновые леса с *Peucedanum oreoselinum* описаны в Польше (Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; $K_{spc}=70\%$), Украинском Полесье (Андриенко, 1986), Брянской области (Булохов, 1991б; $K_{spc}=67\%$). Сообщества ассоциации из Брянской области (включая заповедник) отличаются присутствием, а иногда и высоким постоянством, лесостепных видов: *Koeleria grandis*, *Genista tinctoria*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Veronica incana*, *Geranium sanguineum*, *Silene nutans*, что позволяет выделить их в отдельную субассоциацию. В польских сообществах этой ассоциации значительно больше участие ели и ряда видов, характерных для зеленомошных бореальных лесов (*Hylocomium splendens*, *Juniperus communis*, *Orthilia secunda*, *Ptilium crista-castrensis*). В отечественной литературе подобные сообщества относятся к группе подтаежных лесов - сосняков с разреженным моховым покровом травяным и кустарничково-травяным (Растительность Европейской части СССР, 1980). Они распространены в Полесье, Украинском и Белорусском, на левобережье Десны, на левобережных террасах широтно ориентированного отрезка Волги и в бассейне среднего и нижнего течения реки Оки.

4.3.1.3. Ассоциация *Quercus-Pinetum*

Объединяет сообщества дубово-сосновых лесов с более менее хорошо развитым кустарниковым ярусом, разреженным травяным покровом и небольшим покрытием зеленых мхов. Сообщества распространены в

основном на ровных элементах рельефа III надпойменной террасы и моренно-зандровой равнины. Почвы дерново-среднеподзолистые. Больших площадей сообщества этой ассоциации не занимают, в основном представлены небольшими по площади участками, как правило в соседстве с сосняками ассоциации *Molinio-Pinetum* или *Peucedano-Pinetum*.

Характеристика сообществ. Древостой чаще всего состоит из 2 подъярусов, первый образован сосной с примесью березы пушистой, второй - дубом. В первый ярус дуб выходит редко. Сомкнутость крон 1 подъяруса - 0.6, второго - 0.4-0.5. Кустарниковый ярус хорошо развит и составлен в основном *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Acer platanoides*. Травяной покров сильно разрежен из-за затенения древесным и кустарниковым ярусами. Характерно присутствие неморальных видов, хотя их обилие и участие невелико (*Stellaria holostea*, *Carex digitata*, *Aegopodium podagraria*, *Melica nutans*, *Lathyrus vernus*). Вместе с тем присутствуют виды борсальных лесов (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus saxatilis*). Моховой покров, как правило, не развит и представлен единичными куртинами *Pleurozium schreberi*.

На первый взгляд отнесение ассоциации *Quercu-Pinetum* к высшим синтаксонам вызывает определенные сомнения из-за присутствия в ней группы неморальных видов, и предпочтение следует отдать классу *Quercu-Fagetea*. Если же рассмотреть участие аффиных видов классов с учетом обилия, то большим весом будут обладать виды *Vaccinio-Piceetea* (60%), что позволило поместить дубово-сосновые леса в класс *Vaccinio-Piceetea*.

География. Ассоциация *Quercu-Pinetum* занимает переходное к классу широколиственных лесов положение и относится к группе смешанных дубово-сосновых лесов (Matuszkiewicz, 1981, 1984), а по доминантной классификации - к ассоциациям *Pinetum varioherbosum*, *Quercu-Pinetum varioherbosum*, *Quercu-Pinetum stellariosum*. Эти леса распространены достаточно широко в южной части таежной и в широколиственной областях (Растительность Европейской части СССР, 1980). От более западных польских сообществ *Quercu-Pinetum* дубово-сосновые леса заповедника отличаются большим участием неморальных видов.

4.3.1.4. Ассоциация *Serratulo-Pinetum*

В ассоциацию входят флористически богатые, довольно светлые сосново-дубовые и смешанные леса, встречающиеся в заповеднике в пределах III надпойменной террасы. Ассоциацию характеризуют *Potentilla erecta*, *Trifolium montanum*, *Cervaria rivinii*, *Laserpitium prutenicum*, *Orthilia secunda*, *Dracocephalum ruyschiana*. Для этих сообществ характерно высокое постоянство *Serratula tinctoria*, *Peucedanum oreoselinum*, *Clinopodium vulgare*, *Scorzonera humilis*.

География. Ассоциация впервые описана в Польше, однако центр ее ареала находится в более континентальных частях Восточной Европы. Казалось, на территории России *Serratulo-Pinetum* не имела синтаксономического аналога. При сравнении выяснилось, что ассоциация *Pteridio-Pinetum*, описанная в Брянской области и в Украинском Полесье как новая (Андриенко, 1986; Булохов, 1991б), по сути представляет собой ассоциацию *Serratulo-Pinetum*, куда относятся и сообщества сосново-дубовых лесов заповедника "Брянский лес". От более западных сообществ ассоциации брянские леса отличаются присутствием *Cervaria rivinii*, *Laserpitium prutenicum*, *Dracocephalum ruyschiana* и *Genista tinctoria*, выделяющими эти леса в восточноевропейскую расу ассоциации.

4.3.2. Неморальные леса класса *Quercu-Fagetea*

Широколиственные леса заповедника не отличаются очень большим разнообразием. Весь комплекс лесов равнинной и террасной частей заповедника укладывается в рамки одной ассоциации (включая небольшие участки богатых ельников) порядка *Fagetalia sylvaticae*, пойменные широколиственные леса и частично черноольшаники относятся к другому союзу этого же порядка. Сообщества дубрав на выходах меловых пород, редко встречающиеся на территории заповедника и описанные в основном в расположенном рядом с

заповедником заказнике “Княжна”, относятся к порядку термофильных дубрав *Quercetalia pubescentis*. Ниже представлена иерархия широколиственных лесов заповедника и его окрестностей.

Класс *Querc-Fagetia Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939*

Порядок *Fagetalia sylvaticae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallish. 1928*

Союз *Alno-Padion Knapp 1942*

Ассоциация *Ficario-Ulmetum Knapp 1942 em. J. Mat. 1976*

Ассоциация *Circaeo-Alnetum Oberd. 1953*

субассоциация *calthetosum palustris subass. nov.*

Союз *Carpinion betuli Issler 1931 em. Mayer 1937*

Ассоциация *Tilio-Carpinetum Tracz. 1962*

субассоциация *calamagrostietosum*

субассоциация *typicum*

Порядок *Quercetalia pubescentis Br.-Bl. 1931*

Союз *Quercio pubescenti-petraeae Br.-Bl. 1931*

Ассоциация *Potentillo albae-Quercetum Libbert 1933*

4.3.2.1. Ассоциация *Ficario-Ulmetum*

Ассоциация объединяет сообщества пойменных лесов, чаще всего ясеневых с примесью других широколиственных пород, иногда с *Alnus glutinosa*. Распространены в пойме р. Неруссы, на ровных участках центральной поймы и в прирусловой части поймы на песчаном аллювии. Ассоциацию дифференцируют *Swida sanguinea*, *Rubus caesius*, *Scrophularia nodosa*, *Allium ursinum* и *Ficaria verna*. В ассоциацию входят сообщества *Fraxino-Quercetum urticosum*, *Quercetum urticosum*, *Fraxinetum urticosum*, выделенные по доминантному принципу.

Характеристика сообществ. Древостой смешанный, I-II классов бонитета, состоит из ясеня, дуба и осины. Сомкнутость крон составляет 0.6. Обычно древостой двуярусный, второй подъярус образован вязом (*Ulmus scabra*) и липой. Изредка присутствует ольха черная. В хорошо развитом кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.3) преобладает *Corylus avellana*, постоянно встречаются *Swida sanguinea*, один из видов, характеризующих ассоциацию, подрост ясеня и черемухи; единичны *Ribes nigrum* и *Ulmus scabra*. В травяном покрове преобладают влаголюбивые виды и виды эвтрофных местообитаний. *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys palustris*. Наряду с этими видами в травяном покрове присутствуют *Aegopodium podagraria*, *Ranunculus repens*, *Matteuccia struthiopteris*, *Equisetum pratense*, *Symphytum officinale*. Весной в пойменных ясеневых лесах обильны *Ficaria verna* и *Allium ursinum*. Практически отсутствует наземный моховой покров, единичными куртинками встречается *Eurhynchium swartzii*, вид, характерный для широколиственных лесов. Зато значительно разнообразие эпифитов: *Pylaisia polyantha*, *Anomodon longifolius*, *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum*, *Homalia trichomanoides*, *Leskeella nervosa*.

Синтаксономическое положение пойменных ясеневых-дубовых лесов не вызывает затруднений. Внутри класса широколиственных лесов ассоциация относится к союзу *Alno-Padion* (широколиственные леса сырых местообитаний), на что указывают такие виды, как *Padus avium*, *Impatiens noli-tangere*, *Matteuccia struthiopteris*, *Festuca gigantea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea lutetiana*, *Ficaria verna*.

География. Наиболее близки к брянским сообществам оказались леса ассоциации *Ficario-Ulmetum* (Matuszkiewicz, 1976), хотя формальное сходство на первый взгляд небольшое: коэффициент сходства с польской ассоциацией равен 50%. Однако структура сообществ и положение брянских ясеневых лесов в ландшафте указывают на принадлежность скорее всего к этой ассоциации. Брянские сообщества более бедны по видовому составу и отличаются присутствием *Glechoma hirsuta* и большим постоянством таких видов, как *Equisetum pratense*, *Ranunculus repens*, *Allium ursinum*, *Symphytum officinale*. Тогда как для польских пойменных ясеневых-вязовых лесов характерно присутствие *Ulmus campestris*, *Acer campestre*, *Galium aparine* и значительное

участие видов более богатых местообитаний: *Anemone nemorosa*, *Geranium robertianum*, *Stachys sylvatica*. Вполне вероятно, что брянские сообщества ассоциации можно будет выделить в отдельную субассоциацию, свойственную более бедным поймам Полесья. Отличать эту субассоциацию могут: *Glechoma hirsuta*, *Equisetum pratense*, *Allium ursinum*, *Ranunculus repens*. Однако окончательно дифференцировать эти сообщества можно будет при добавлении материала из соседних районов.

4.3.2.2. Ассоциация *Circaeo-Alnetum*

В ассоциацию входят черноольховые и ясенев-черноольховые заболоченные леса, распространенные по долинам небольших речек. Помимо значительного обилия видов союза *Alno-Padion* (*Chrysosplenium alternifolium*, *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*) для них характерно присутствие видов заболоченных черноольшаников класса *Alnetea glutinosae*: *Lycopus europaeus*, *Alnus glutinosa*, *Cardamine amara*.

Характеристика сообществ. Древостой образован ольхой черной, изредка встречается ясень, который вместе с кленом и вязом лучше представлен в кустарниковом ярусе. В травяном покрове преобладают крапива двудомная и недотрога, постоянно присутствуют также *Athyrium filix-femina*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Rubus idaeus*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Phalaroides arundinacea*. Наземные мхи практически отсутствуют.

География. Сообщества ассоциации распространены в северо-восточной Польше (Matuszkiewicz, 1984), описаны в Литве (Страздайте-Балаявичене, 1988). В целом они характерны для Полесского региона и относятся к ассоциации *Alnetum urticosum* в доминантной классификации. Польские сообщества ассоциации отличаются более богатым флористическим составом, постоянным присутствием ясеня в древостое и большим участием видов широколиственных лесов. По присутствию *Angelica sylvestris*, *Caltha palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Naumburgia thyrsoflora* и *Phragmites australis* брянские сообщества выделяются в отдельную субассоциацию *Circaeo-Alnetum calthetosum palustris*.

4.3.2.3. Ассоциация *Tilio-Carpinetum*

Ассоциация объединяет комплекс широколиственных сообществ, включая дубравы, леса со смешанным древостоем (дуб, клен, липа, осина), осинники и липняки. Участки еловых и смешанных с елью богатых лесов также относятся к этой ассоциации. Сообщества широколиственных лесов распространены в основном на третьей террасе р. Неруссы и на части территории, относящейся к зандровой и моренно-зандровой равнине. На территории заповедника встречаются сообщества двух субассоциаций.

Субассоциация *Tilio-Carpinetum typicum*

Основной спектр широколиственных лесов относится к этой субассоциации, в доминантной схеме они описаны в рамках ассоциаций *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*, *Tilietum aegopodiosum*, *Quercetum stellariosum*, *Tilieto-Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum mercurialietosum*, *Tilietum stellariosum*, *Quercetum stellariosum* и ряда других.

Характеристика сообществ. Древесный полог образован 2 подъярусами. В первом подъярусе чаще всего преобладает дуб, иногда осина. Чистых дубрав на территории заповедника практически нет. Участки широколиственных лесов как правило небольшие и в древостое постоянна примесь сосны, иногда ели. Второй подъярус образован липой, кленом, первая никогда не выходит в верхний ярус. Липняки, отмечаемые на территории заповедника, практически представляют собой сильно разреженные дубравы со вторым подъярусом из липы. Кустарниковый ярус довольно обилен (сомкнутость 0.3), состоит в среднем из 6 видов, хотя иногда их число достигает 10. Наиболее обильна лещина, постоянно присутствует подрост клена, липы, рябина, реже - ель, бересклет бородавчатый и крушина.

Травяной покров не слишком густой (40%), отличается большим набором в основном неморальных видов. Преобладают *Stellaria holostea*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*. Присутствуют, но не столь обильны *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria*

obscura, *Polygonatum multiflorum*. Весной значительный аспект создает *Anemone ranunculoides*, а на участках ассоциации с преобладанием осины в древостое встречается *Lathraea squamaria*. В сообществах ассоциации отмечен довольно редкий для заповедника вид *Dentaria bulbifera*. Характерно, что виды распределены в травяном покрове более менее равномерно, не образуя синузальной мозаики, часто свойственной сообществам богатых неморальных лесов (Коротков, 1991). Напочвенные мхи практически отсутствуют. Единично встречается *Atrichum undulatum*, у основания стволов - *Plagiothecium denticulatum*. Зато разнообразны эпифиты, большей частью это виды, приуроченные к широколиственным породам деревьев: *Pyralisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *Leskeella nervosa*, *Homalia trichomanoides*, *Brachythecium velutinum*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Расположение ассоциации широколиственных лесов заповедника в иерархии синтаксономических единиц не встречает никаких затруднений. Доминирование *Carex pilosa* и *Stellaria holostea* указывает на принадлежность к союзу *Carpinion betuli*. Флористически брянские широколиственные леса ближе всего к сообществам ассоциации *Tilio-Carpinetum*: коэффициент сходства с сообществами из Подмоскovie равен 52%, а с польскими сообществами ассоциации - 51%. Помимо некоторых хронологических отличий, таких, как отсутствие в Брянской области *Carpinus betulus*, *Hepatica nobilis*, практическое отсутствие *Anemone nemorosa*, брянские сообщества отличаются еще и более бедными и сухими экотопами. В польских лесах значительно больше участие ели, *Asperula odorata*, *Dryopteris filix-mas*, *Sanicula europaea*, *Oxalis acetosella*. Подмосковные леса *Tilio-Carpinetum* отличаются *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus cassubicus*, *Galium intermedium*, *Melampyrum nemorosum*.

Субассоциация *Tilio-Carpinetum calamagrostietosum*

Сообщества этой субассоциации характерны для задровой равнины, они дифференцируются присутствием сосны, *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum*, *Trientalis europaea* и меньшим участием видов широколиственных лесов.

География. Широколиственные леса с *Carex pilosa* и *Stellaria holostea* широко распространены в восточной Европе (Польша, Белоруссия, Среднерусская и Приволжская возвышенности).

4.3.2.4. Ассоциация *Potentilla albae-Quercetum*

В ассоциацию входят светлые дубовые и сосново-дубовые леса, приуроченные к пологим склонам холмов с выходами меловых отложений. Ассоциацию характеризуют *Potentilla alba*, *Primula veris*, *Lathyrus niger*, *Laserpitium latifolium*, *Carex montana*, *Trifolium alpestre*, *Digitalis grandiflora*.

Характеристика сообществ. Древесный ярус разрежен, преобладает дуб, часто встречается сосна, осина, береза повислая. Кустарниковый ярус не густой, состоит из подроста дуба, клена, липы с примесью лещины, бересклета бородавчатого, крушины. В травяном покрове хорошо представлены опушечные виды (класс *Trifolio-Geranietea*): *Clinopodium vulgare*, *Geranium sanguineum*, *Campanula bononiensis*, *Polygonatum odoratum*, *Trifolium alpestre*, *Laserpitium latifolium*, часто преобладают *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Melica nutans*, *Galium boreale*, *Calamagrostis arundinacea*, *Betonica officinalis*, *Trientalis europaea*.

География. Светлые термофильные дубравы распространены в Польше (Matuszkiewicz, 1984), далее в восточной Европе - в южном Нечерноземье (Булохов, 1991а), где они находятся на северной границе своего ареала. От польских сообществ брянские дубравы отличаются присутствием *Pyrola rotundifolia*, *Laserpitium latifolium*, *Agrimonia pilosa*, *Epipactis hebeborine*, *Campanula bononiensis*.

4.3.3. Заболоченные леса класса *Alnetea glutinosae*

С заболоченными биотопами в заповеднике "Брянский лес" связаны сообщества, в основном, трех классов: низинные черноольховые болота класса *Alnetea glutinosae*, переходные болота классов *Vaccinietea uliginosi* и *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. К этим классам относится большая часть болот заповедника, хотя не исключены единичные вкрапления верховых болот класса *Oxycocco-Sphagnetetea*.

Ниже рассмотрены только сообщества черноольшаников.

Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943 em. Müller et Görs 1958

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937 em. Müller et Görs 1958

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

Ассоциация *Carici elongatae-Alnetum* Koch 1926

Ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum* Sol.-Gorn. 1975

Класс *Alnetea glutinosae* включает богатыми видами черноольшаники на гидроморфных почвах, часто развивающиеся в поймах рек при условии довольно высокой проточности. Характерными видами класса являются *Salix myrsinifolia*, *Salix pentandra*, *Carex acutiformis*, *Mnium cinclidioides*, *Sphagnum squarrosum*, *Solanum dulcamara* (Kielland-Lund, 1981). К аффинным видам класса можно отнести также виды единственного порядка и центрального союза класса *Alnion glutinosae*: *Calamagrostis canescens*, *Alnus glutinosa*, *Ribes nigrum*, *Salix cinerea*, *Carex elongata*, *Lycopus europaeus*, *Thelypteris palustris*.

4.3.3.1. Ассоциация *Carici elongatae-Alnetum*

Объединяет сообщества пойменных черноольшаников. Они свойственны притеррасным частям и пониженным частям центральной поймы р. Неруссы, а также проточным впадинам небольших водотоков. Распространены на торфянисто-глеевых, торфянистых слабокислых почвах (Булохов, 1991в). По доминантной схеме к *Carici elongatae-Alnetum* относятся сообщества ассоциаций *Alnetum phragmitosum* и *Alnetum variocaricosum*.

Характеристика сообществ. Древесный ярус разрежен, составлен *Alnus glutinosa* с редкой примесью березы пушистой, сомкнутость крон - 0.4. Ольха как правило переплетена хмелем. Кустарниковый ярус развит не очень сильно (сомкнутость 0.2). Его составляют в среднем 3-4 вида, преобладают *Salix cinerea* и *Ribes nigrum*, единично встречаются крушина и черемуха.

Особенный облик сообществ создает густой травяной покров (покрытие - до 70% площади сообществ), в основном это *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Carex elongata*, *Caltha palustris*, *Phragmites australis*, *Lysimachia vulgaris*. Местами доминируют *Carex acuta*, *Carex caespitosa* и *Scirpus sylvaticus*. Практически во всех описаниях сообществ ассоциации встречается *Iris pseudacorus*, создающий весной желтый аспект. Наземных мхов крайне мало, в основном это влаголюбивые и водные виды: *Calliergon giganteum*, *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, *Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium undulatum*. Только в этих сообществах обнаружен *Pseudobryum cinclidioides*. Синузии эпифитных мхов развиты слабо и сосредоточены у основания стволов деревьев и на упавших ветках (*Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum*).

Фитосоциологическая структура ассоциации довольно проста и включает элементы в основном двух классов: *Alnetea glutinosae* и *Phragmitetea*, преобладание первых не вызывает сомнения. Ассоциацию характеризует довольно большой набор видов: *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Caltha palustris*, *Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Iris pseudacorus*, *Viola uliginosa*, *Stachys palustris*, *Ribes nigrum*, *Symphytum officinale*, *Padus avium*.

География. Ассоциация имеет крайне широкий ареал. Сравнительный анализ видового состава пойменных черноольшаников и приведенных в литературе материалов (Лайвиньш, 1985) показывает, что брянские черноольшаники относятся к ассоциации *Carici elongatae-Alnetum* (Kspc = 60%). Однако латвийские черноольшаники представляют собой северный вариант ассоциации и флористически отличаются от более южных брянских сообществ. В них больше *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*, что свойственно сообществам более бедных местообитаний и с более застойным режимом увлажнения. Для брянских черноольшаников характерно присутствие некоторых видов класса пойменных кустарников *Salicetea purpurea*: *Stachys palustris*, *Humulus lupulus*, *Symphytum officinale*..

4.3.3.2. Ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum*

К ассоциации *Sphagno squarrosi-Alnetum* относятся сообщества черно-ольшаников, занимающие западины на II-III террасах рек, междуречных пространствах, часто - заболоченные просеки. Почвы торфянисто- и торфяно-глеевые с застойным увлажнением.

Характеристика сообществ. Древостой сильно разрежен, сомкнутость 0,3, образован черной ольхой со значительной примесью березы пушистой. Кустарниковый ярус развит слабо, хотя часто включает до 6-7 видов (*Sorbus aucuparia*, подрост *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea*, изредка *Salix pentandra*).

Травяной покров не столь обилен, как в ассоциации пойменных черноольшаников *Carici elongatae-Alnetum*. Доминируют *Carex vesicaria* и *Carex elongata*, постоянно встречаются виды мезотрофных болот *Naumburgia thyrsoflora*, *Carex canescens*, *Comarum palustre*, часто - *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Phragmites australis*.

Мхи покрывают до 1/3 площади (от 10 до 80%), присутствует в среднем 4 вида (до 8 видов). Доминируют сфагновые мхи: *Sphagnum palustre*, *S. squarrosum*, постоянным компонентом мохового покрова является *Calliergon giganteum*, изредка встречается *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*. В этих сообществах наиболее разнообразно представлены сфагновые мхи (*Sphagnum amblyphyllum*, *S. obtusum*, *S. teres*, *S. fallax*). В синузиях эпифитов довольно много лишайников, а из мхов встречаются обычные лесные виды (*Tetraphis pellucida*, *Orthodicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum*).

В фитоценотической структуре ассоциации преобладают виды класса *Alnetea glutinosae*, хотя значительное участие составляют виды *Phragmitetea*. Видов бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* мало. Характеризуют ассоциацию в основном виды мезотрофных болот, присутствующие наряду с видами *Alnetea glutinosae*: *Carex vesicaria*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Carex canescens*, *Carex lasiocarpa*, *Calamagrostis canescens*, а также *Frangula alnus*, *Sphagnum palustre*, *S. squarrosum* и *S. girgensohnii*.

4.4. Ландшафтная структура и современная растительность Неруссо-Деснянского Полесья

Выяснение механизмов и направлений демулационных смен в разных экотопических условиях невозможно без анализа ландшафтной структуры и современной растительности. Решение этого вопроса позволит выделить сообщества со сходными динамическими тенденциями и дать прогнозы развития сообществ при антропогенном влиянии и при заповедании.

Особое внимание при характеристике ландшафтов уделено гидрологическому режиму, литологическому основанию и рельефу. Это связано с тем, что неоднородность территории района по этим абиотическим составляющим определяет расчленение растительного покрова на отдельные фитоценохоры. В качестве элементарной фитоценохоры можно рассматривать фитоценоз, занимающий однотипный экотоп, который характеризуется однородностью литологического состава почвообразующих пород, сходством условий увлажнения и положением в рельефе. Эту элементарную фитоценохору Л. Б. Заугольнова (Восточноевропейские..., 1994) предложила назвать "экотопической фитоценохорой". Можно ожидать, что каждая экотопическая фитоценохоры характеризуются своеобразным составом флоры. Одновременно в современном растительном покрове в пределах однородного экотопа часто формируются растительные сообщества, различающиеся набором доминантов. Это результат хозяйственной деятельности человека. Фитоценохоры в пределах однотипного экотопа выделяются на основе доминантного подхода к классификации растительности (Восточноевропейские..., 1994). Учитывая сказанное, при характеристике современной растительности Неруссо-Деснянского Полесья особое внимание уделялось эколого-ценотическому анализу флоры и ценотическому составу отдельных ландшафтов.

Ландшафты Неруссо-Деснянского Полесья представлены долинными, полесскими и предполесскими природно-территориальными комплексами (ПТК).

4.4.1. Долинный комплекс

В типологической структуре долинного комплекса выделяются пойменные и надпойменно-террасные ландшафты (рис. 4.5, 4.6; табл. 4.1).

4.4.1.1. Пойменный ландшафт

Пойменные ландшафты занимают около 15-20% территории района. В структуре пойменных ландшафтов выделяются 5 групп местностей: супесчаные прирусловые, суглинистые центрально-пойменные, супесчаные гривистые и торфяные пойменно-притеррасные, а также пойменные местности долин малых рек (рис. 4.5, 4.6).

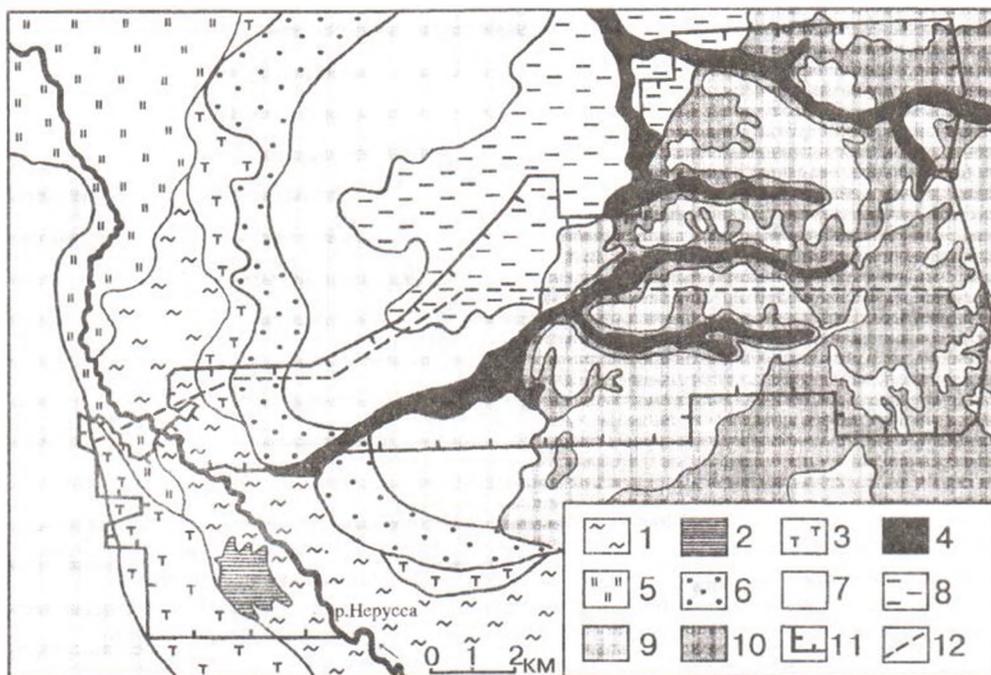


Рис. 4.5. Ландшафтная структура Неруссо-Деснянского Полесья (на примере заповедника "Брянский лес"). Пойменный ландшафт: 1 - супесчаные местности прирусловых валов и суглинистые центрально-пойменные местности с широколиственными лесами; 2 - супесчаные гривистые местности с хвойно-широколиственными лесами и их производными вариантами; 3 - торфяные пойменно-притеррасные местности с черноольховыми лесами; 4 - поймы малых рек с черноольховыми лесами; 5 - иловатая низкая пойма с лугами и высокотравными болотами. Надпойменно-террасный ландшафт: 6 - песчаные местности первой террасы с сосновыми лесами; 7 - песчаные местности второй террасы с сосновыми лесами; 8 - супесчаные местности третьей террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами. Зандровый ландшафт: 9 - песчаные зандровые местности с сосновыми лесами. Моренно-зандровый ландшафт: 10 - супесчано-суглинистые моренно-зандровые местности с хвойно-широколиственными лесами. 11 - границы заповедника. 12 - геоботанический профиль.

Fig. 4.5. Landscape structure of Nerusso-Desnjansk Polesje ("Bryansky Les" Reserve as an example). Legend: Flood plain landscape: 1 - sandy loam localities of bank and loam localities of central parts of flood plain with broad-leaved forests; 2 - sandy loam mane localities with coniferous-broad-leaved forests or their derivative variants; 3 - peat flood plain-terrace localities with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 4 - small river flood plains with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 5 - silt lower parts of flood plain with meadows and herb bogs. Upper flood plain-terrace landscape: 6 - sand localities on first terrace with pine forests; 7 - sand localities on second terrace with pine forests; 8 - sandy loam localities on third terrace with oak-pine and broad-lived forests; Zandr lanscape: 9 - sand zandr localities with pine forests; Moraine-zandr landscape: 10 - sandy loam moraine-zandr localities with coniferous-broad-leaved forests. 11 - nature reserve borders, 12 - geobotanical profile.

Супесчаные прирусловые местности подняты в среднем на 2-2,5 метра над меженным уровнем рек и отличаются короткопосмным режимом. Местности покрыты лесными формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*. Экоотоп характеризуется повышенным богатством почв (табл. 4.2). Во флористическом составе сообществ доминируют виды неморальной группы (табл. 4.3, 4.4). В связи с этим, в формации *Querceta* преобладают асс.

Quercetum stellariosum, *Acereto-Quercetum aegopodiosum*, *Fraxineto-Quercetum mercurialiosum*, в формации *Tilieta* - асс. *Querceto-Tilietum aegopodiosum*, *Tremuleto-Tilietum aegopodiosum*, в формации *Tremuleta* - *Tremuletum aegopodiosum*, *Querceto-Tremuletum aegopodiosum*, а в формации *Betuleta* - асс. *Betuletum aegopodiosostellariosum*.

Суглинистые центрально-пойменные местности имеют плоские или полого-волнистые поверхности и подняты до 2 м над меженным уровнем рек (табл. 4.1). ПТК суглинистой поймы представлены среднепойменными урочищами. Экоотоп характеризуется высокими баллами переменной увлажненности, почвенного богатства и увлажненности почв (табл. 4.2). Здесь преобладают лесные формации *Querceta*, *Fraxineta* и *Tremuleta*. Флористический состав этой группы местностей представлен в основном видами черноольховой, неморальной и лугово-опушечной групп (табл. 4.3, 4.4). Среди дубрав доминируют асс. *Fraxineto-Quercetum urticosum* и *Quercetum urticosum*, среди ясеневых лесов - асс. *Fraxinetum urticosum*, а среди осинников - асс. *Tremuletum urticosum*.

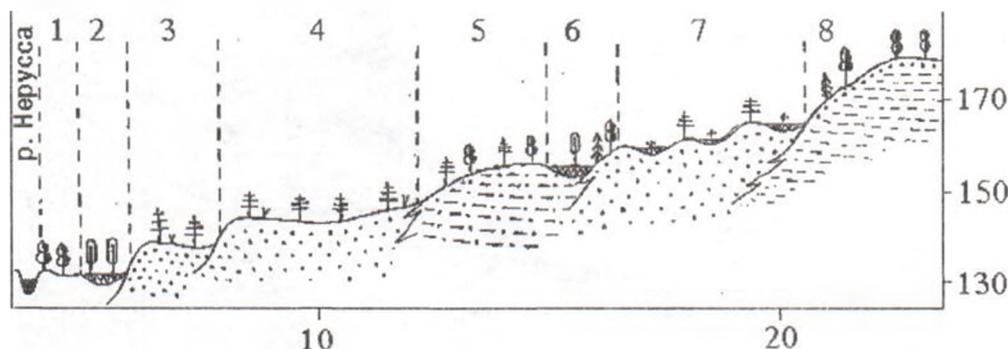


Рис. 4.6. Геоботанический профиль заповедника "Брянский лес". Природно-территориальные комплексы: 1 - супесчаные местности прирусловых валов и суглинистые центрально-пойменные местности с широколиственными лесами; 2 - торфяные пойменно-притеррасные местности с черноольховыми лесами; 3 - песчаные местности первой террасы с сосновыми лесами; 4 - песчаные местности второй террасы с сосновыми лесами; 5 - супесчаные местности третьей террасы с дубово-сосновыми и широколиственными лесами; 6 - местности долины малой реки с ольховыми и хвойно-широколиственными лесами; 7 - песчаные зандровые местности с сосновыми лесами; 8 - супесчано-суглинистые моренно-зандровые местности с хвойно-широколиственными лесами. По горизонтали - протяженность геоботанического профиля в км, по вертикали - высота над уровнем моря в м

Fig. 4.6. Geobotanical profile of "Bryansky Les" Reserve. Environmental-territorial complexes: 1 - sandy loam localities of bank and loam localities of central parts of flood plain with broad-leaved forests; 2 - peat flood plain-terrace localities with alder (*Alnus glutinosa*) forests; 3 - sand localities on first terrace with pine forests; 4 - sand localities on second terrace with pine forests; 5 - sandy loam localities on third terrace with oak-pine and broad-lived forests; 6 - small river flood plains with alder (*Alnus glutinosa*) forests and coniferous-broad-leaved forests; 7 - sand zandr localities with pine forests; 8 - sandy loam moraine-zandr localities with coniferous-broad-leaved forests. Horizontal axis - length of geobotanic profile (km); vertical axis - elevation above sea level (m).

Гривистые супесчаные местности в основном представлены в пойме Неруссы. Это серия высоких грив и межгривных понижений (рис. 4.5). Вершины и склоны грив подняты над меженным уровнем на 4-5 м и фактически находятся вне пойменного режима. Они характеризуются умеренным увлажнением и относительно невысоким богатством почв (табл. 4.2). В растительном покрове грив представлены формации *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе преобладают растения бореальной (25%), неморальной (34%) и лугово-опушечной (29%) групп (табл. 4.3, 4.4). Формация сосняков представлена асс. *Querceto-Pinetum varioherbosum*, *Pinetum pteridioso-convallariosum* и *Pinetum stellariosum*. Иногда встречается асс. *Pinetum pleuroziosum*. Среди березняков доминирует асс. *Tremuleto-Betuletum varioherbosum* и *Betuletum varioherbosum*.

Торфяные пойменно-притеррасные местности незначительно подняты над меженным уровнем (табл. 4.1) и характеризуются длительным пойменным режимом. Местности сильно заторфованы. Ширина заболоченных притеррасных понижений в поймах Десны, Неруссы и Навли достигает 1-2 км (рис. 4.5). Экоотоп местности

отличается относительно высоким почвенным богатством и застойным увлажнением (табл. 4.2). Абсолютное господство в лесном покрове этих местностей принадлежит формации *Alneta glutinosae*. Ее флористическое ядро - черноольховая, лугово-опушечная и водно-болотная группы растений (табл. 4.3, 4.4). Среди ольшаников преобладают асс. *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*.

Иловатая низкая пойма (рис. 4.5) поднята над меженным уровнем реки до 1,5 м. Это обуславливает длительный поемный режим. Здесь доминируют травяные болота формации *Phragmiteta australis*, *Glycerieta maxima*, *Cariceta acuta*, а также широко представлены кустарниковые сообщества (*Salix triandra*, *S cinerea*). Лесные сообщества отсутствуют. Во флористическом составе сообществ низкой иловатой поймы преобладают водно-болотные растения.

Поймы малых рек (Сольки, Коломины, Теребушки, Княжны, Бетчи, Злимли, Дяблика, Скютянки, Колодезя и др.) имеют ширину в пределах 100-300 м. Их протяженность - 10-30 км. Долины малых рек пересекают большую часть ландшафтов. (рис. 4.5). Экологические условия пойм малых рек близки по своим характеристикам к притеррасным понижениям (табл. 4.2). Растительный покров представлен в основном формациями черноольшаников (*Alneta glutinosae*). Во флористическом составе доминируют лугово-опушечные и черноольховые виды, а также в значительном количестве представлены водно-болотные растения (табл. 4.3, 4.4). В формации черноольшаников преобладают *Alnetum phragmitosum*, *Alnetum variocaricosum* и *Alnetum urticosum*. Таким образом, поймы малых рек и притеррасные понижения близки также по ценотической и флористической структуре. О близости флор свидетельствует также расчет парных коэффициентов Жаккара (табл. 4.5).

4.4.1.2. Надпойменно-террасный ландшафт

Надпойменно-террасный ландшафты занимают около 30% территории района (рис. 4.5, 4.6). Долина Десны имеет террасы шириной 10-15 км, а ее притоки (реки Нерусса и Навля) - 2-3 км. В надпойменно-террасном ландшафте выделяется 3 группы местностей - песчаные местности I террасы, песчаные местности II террасы и супесчаные местности III террасы.

Местности первой аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой на 2-5 м. В литологическом разрезе господствуют пески, мощностью более 15 м. (табл. 4.1). Глубина уровня поверхности грунтовых вод (УПГВ) - 1,0-2,5 м. Экологические условия отличаются низким почвенным богатством и повышенной кислотностью (табл. 4.2). Лесная растительность террасы представлены сообществами формаций *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе господствуют бореальные (25%) и лугово-опушечные (36%) виды (табл. 4.3, 4.4). В связи с этим на первой террасе преобладают асс. *Pinetum molinosum*, *Pineto-Quercetum arundinaciosum*, *Betuletum variohebosum* и *Betuletum molinosum*.

Местности второй аллювиальной террасы позднечетвертичного возраста подняты над поймой в среднем на 6-10 м. В геологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 15-20 м (табл. 4.1).

Для террасы характерны пологие плохо дренируемые участки с УПГВ 1-2 м. Экологические условия террасы характеризуются низким почвенным богатством и повышенной кислотностью (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Pineta* и *Betuleta*. Во флористическом составе этих формаций преобладают бореальные и лугово-опушечные виды (табл. 4.3, 4.4). В составе сосновых лесов господствуют асс. *Pinetum pleuroziosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-molinosum* и *Pinetum molinoso-sphagnosum*, а в составе березняков - асс. *Betuletum molinosum*.

Местности третьей надпойменной террасы среднечетвертичного возраста подняты над поймой на 10-15 м. Терраса не имеет достаточно четких геоморфологических границ и очерчивается изогипсами 145-155 м. (рис. 4.5; табл. 4.1). Литологический состав террасы имеет супесчаный характер, что отличает ее от позднечетвертичных террас. Преобладают повышенные хорошо дренируемые поверхности с УПГВ более 4 м. На отдельных участках террасы близко залегают суглинистые отложения, которые непосредственно являются почвообразующими породами. Терраса отличается повышенным почвенным богатством (табл. 4.2). В

растительности преобладают формации *Querceta*, *Pineta*, *Tilieta* и *Tremuleta*. Для флористического состава растительности характерны лугово-опушечная (46%) и неморальная (25%) группы видов (табл. 4.3, 4.4). Сообщества дубрав представлены асс. *Quercetum stellariosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum* и *Pineto-Quercetum stellariosum*. Среди сосняков преобладают ассоциации *Pinetum varioherbosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*. Липняки представлены в основном сообществами *Querceto-Tilietum caricosum pilosae*. Осинники объединяют асс. *Tremuletum caricosum pilosae*, *Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum stellariosum*.

4.4.2. Полесский комплекс

В типологической структуре Полесского комплекса выделяются зандровые и моренно-зандровые ландшафты. Они расположены в центральной части района и занимают около 40 % территории (рис. 4.5, 4.6).

4.4.2.1. Зандровый ландшафт

Зандровый ландшафт объединяет песчаные волнисто-западинные приводораздельные местности с абсолютными высотами 155-175 м (рис. 4.5; табл. 4.1). Относительные превышения рельефа обычно составляют 1-3 м, реже встречаются гривы с превышением 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. Экотопы зандровых местностей отличаются минимальным почвенным богатством и высокой кислотностью почв (табл. 4.2). Растительный покров образуют формации *Pineta* и *Betuleta*. В их флористическом составе доминируют бореальные виды - 36% (табл. 4.3, 4.4). Сосняки представлены асс. *Pinetum pleurosiosum*, *Pinetum vaccinoso-pleurosiosum*, *Pinetum myrtilloso-pleurosiosum*, *Pinetum molinosum*, *Pinetum molinoso-sphagnosum* и *Pinetum sphagnosum*.

Среди березняков преобладают асс. *Betuletum callunosum*, *Betuletum calamagrostiosum*, *Betuletum varioherbosum*, *Betuletum molinosum* и *Betuletum sphagnosum*.

По литологическому составу, флористической и ценотической структуре зандровые местности сходны с ПТК аллювиальных позднечетвертичных террас. На это указывают также высокие коэффициенты их флористического сходства (табл. 4.5). Однако они отличаются характером рельефа, кислотностью почвы и солевым режимом территории (табл. 4.2).

4.4.2.2. Моренно-зандровый ландшафт

Моренно-зандровый ландшафт представлен супесчаными и суглинистыми местностями (рис. 4.5, табл. 4.1). Они занимают в рельефе водораздельное и приводораздельное положение с абсолютными высотами 175-190 м. Рельеф местностей повышенный, пологоволнистый и полого-склоновый. Литологический состав ландшафта представлен маломощными песками на моренных суглинках. На водоразделах УПГВ расположен ниже 6-8 м. Склоновые и присклоновые участки отличаются более близким залеганием грунтовых вод. Экотопы моренно-зандрового ландшафта характеризуются повышенным богатством и слабокислыми почвами (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе всех формаций преобладает неморальная группа видов (42%) (табл. 4.3, 4.4). Дубравы представлены асс. *Quercetum stellariosum*, *Pineto-Quercetum stellariosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum-stellariosum*, *Quercetum stellarioso-caricosum pilosae*, *Tilieto-Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum aegopodiosum*, *Quercetum mercurialiosum*, липняки - асс. *Tilietum stellariosum*, *Acereto-Tilietum stellariosum*, *Tremuleto-Tilietum stellariosum*, *Tilietum caricosum pilosae*, *Tremuleto-Tilietum caricosum pilosae* и *Acereto-Tilietum aegopodiosum*, осинники - асс. *Betuleto-Tremuletum stellarioso-caricosum*, *Tremuletum stellariosum*, *Tilieto-Tremuletum stellariosum*, *Tremuletum caricosum*, *Betuleto-Tremuletum aegopodiosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки - асс. *Betuletum stellarioso-caricosum pilosae*,

Таблица 4.1. Характеристика основных ландшафтов Неруссо-Деснянского района (по профилю Трубчевск-Локоть)

Basic landscape characteristic of Nerusso-Desnjansk region (by profile Trubchevsk - Lokot')

Характеристики	Пойменный ландшафт					Надпойменно-террасный ландшафт			Моренно-зандровый ландшафт -		Предполесский ландшафт
	Прирус- ловые	Централь-но- поймен-ные	Гривис- тая пойма	Пойменно- притеррас- ные	Долины малых рек	Первая терраса	Вторая терраса	Третья терраса	Зандро- вые	Морено- зандро- вые	
Номера ландшафтных подразделений	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Абсолютные высоты над у.м., м	132-133				133-175	135-140	140-145	145-155	155-175	175-190	185-210
Относительные превышения рельефа, м	2-2,5	1-2	4-5	0,5	0,5	1-3	2-3	1-3	1-5	5-20	10-20
Глубина залегания дочетвертичных пород, м	25-30				1-20	15-20		10-15		1-5	
УПГВ*, м	1-2	0,5-1,5	2,5-3,5	0-0,5	0-0,5	1,0-2,5		более 4	1,0-3,5	1,5-8,0	1,0-8,0
Заболоченность, %	-	5-10	0-5	100	40-60	15-20	15-25	0-5	15-25	0-5	0-5
Преобладающая почвообразующая порода	супеси	суглинки	супеси	торф	пески, су- песи, суг- линки, торф	пески		супеси	пески	супеси и пески на суглин- ках	супеси на карбонатных породах
Формации растительности	<i>Querceta,</i> <i>Tilieta,</i> <i>Betuleta,</i> <i>Tremuleta</i>	<i>Querceta,</i> <i>Fraxineta,</i> <i>Tremuleta</i>	<i>Pineta,</i> <i>Betuleta</i>	<i>Alneta gluti- nosae</i>	<i>Alneta glutinosae</i>	<i>Pineta, Betuleta</i>		<i>Pineta,</i> <i>Querceta,</i> <i>Tremuleta,</i> <i>Tilieta</i>	<i>Pineta,</i> <i>Betuleta</i>	<i>Querceta, Tilieta, Tremuleta,</i> <i>Betuleta, Pineta</i>	

Примечание * УПГВ - уровень поверхности грунтовых вод.

Tilieto-Betuletum aegopodioso-stellariosum, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum*, *Pinetum stellariosum*, *Querceto-Pinetum stellariosum*.

По флористической и ценотической структуре моренно-зандровые местности сходны с супесчаной среднечетвертичной террасой. На это указывают также высокие коэффициенты их флористического сходства (табл. 4.5). Однако они отличаются характером почвообразующих пород (табл. 4.1).

4.4.3. Предполесский комплекс

Предполесский комплекс представлен местностями с близким залеганием дочетвертичных карбонатных пород. Они занимают не более 10% территории. Предполесья расположены на восточных окраинах района и их ПТК не представлены в заповеднике. В рельефе это склоновые и полого-выпуклые водораздельные поверхности с абсолютными высотами 185-210 м. Литологической основой местностей являются породы верхнего мела, перекрытые маломощными четвертичными чехлом. УПГВ водоразделов местностей находится на глубине 8 м (табл. 4.1). В подошвах склонов встречаются восходящие родники. Экотопы местностей отличаются почвенным богатством (табл. 4.2). Лесная растительность представлена формациями *Querceta*, *Tilieta*, *Tremuleta*, *Betuleta* и *Pineta*. Во флористическом составе преобладают лугово-опушечные (56%) и неморальные виды (21%) (табл. 4.3, 4.4). Дубравы представлены асс. *Quercetum varioherbosum*, *Pineto-Quercetum varioherbosum*, *Betuleto-Quercetum varioherbosum*, *Quercetum aegopodiosum*, *Tilieto-Quercetum aegopodiosum*, липняки - асс. *Tilietum varioherbosum* и *Tilietum aegopodiosum*, осинники - асс. *Tremuletum varioherbosum* и *Tremuletum aegopodiosum*, березняки - асс. *Betuletum varioherbosum* и *Querceto-Betuletum varioherbosum*, сосновые леса - асс. *Pinetum varioherbosum* и *Querceto-Pinetum vaioherbosum*.

4.4.4. Заключение

Таким образом, в ландшафтной структуре Неруссо-Деснянского Полесья выделяется 11 групп местностей (см. табл. 4.1), которые отличаются гидрологическим режимом, особенностями рельефа и почвообразующих пород, а также уникальным флористическим и ценотическим составом. Экологическое и биотическое своеобразие, выделенных групп местностей, отражается на особенностях их демулационных смен. Рассмотрим эти особенности.

Таблица 4.2. Диапазоны экологических факторов в основных ландшафтах Неруссо-Деснянского Полесья (расчеты проведены по шкалам Д. Н. Цыганова, 1983)

Diapasons of ecological factors in landscapes of Nerusso-Desnjansk Polesje (scored by D.N.Tsyganov's (1983) ecological scale)

Номера ландшафтных подразделений даны по табл. 4.1	Баллы экологических режимов по шкалам				
	Переменности увлажнения почв (fH)	Увлажнения почв (Hd)	Богатства почвы азотом (Ni)	Солевого режима почв (Tr)	Кислотности почв (Rc)
1.	5.0-6.2	11.8-13.1	6.3-7.2	6.6-7.8	6.5-7.7
2.	5.2-6.4	12.1-14.6	5.9-7.1	6.4-7.7	6.4-7.9
3.	4.4-5.5	12.2-13.1	4.8-6.3	4.9-6.3	5.9-6.9
4.	4.4-5.8	14.0-16.5	5.4-6.9	5.5-6.9	5.8-7.0
5.	4.6-6.2	14.2-17.9	5.8-7.1	6.0-7.1	6.2-7.4
6.	3.3-4.8	11.8-14.4	4.0-5.1	4.9-5.7	4.9-6.4
7.	4.4-6.0	11.7-13.2	4.7-6.5	5.1-6.5	5.6-6.8
8.	4.4-5.4	11.8-12.7	5.0-6.8	5.2-6.5	6.2-7.1
9.	3.0-4.6	12.0-15.0	3.3-5.2	4.8-5.4	3.7-5.6
10.	4.5-5.7	11.8-12.8	5.6-7.1	5.8-7.4	6.4-7.2
11.	4.7-5.7	11.8-12.7	5.6-6.2	5.4-6.5	6.2-6.9

Таблица 4.3. Флористический состав и встречаемость видов (в баллах) в лесных сообществах Неруссо-Деснянского Полесья

Floristic composition and occurrence of plant frequency (ranged by score *) in forest communities of Nerusso-Desnjansk Polesje

Названия растений**	Ландшафтные подразделения***										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЯРУС А											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2	1	1	3	1	2	3	2	2	2	1
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	1	1	1	.	1	1	1	2	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	5	1	.	3	5	3	5	2	3
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer platanoides</i> L.	3	2	1	1	1	.	.	2	.	3	1
<i>Betula pendula</i> Roth	2	2	2	1	1	1	2	3	2	3	2
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	1	.
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	.
<i>Populus tremula</i> L.	3	4	2	1	1	1	2	3	1	4	2
<i>Quercus robur</i> L.	4	4	1	1	1	1	1	3	1	4	3
<i>Salix caprea</i> L.	1	1
<i>Tilia cordata</i> Mill.	2	1	.	1	1	1	1	2	.	3	2
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	1	1	.	.	1	.	.	1	.	2	1
<i>U. laevis</i> Pall.	.	.	.	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	.	2	1	4	3	.	.	1	.	1	.
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix pentandra</i> L.	.	.	.	1
ЯРУС В											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	1	1	2	3	2	2	3	2	5	1	2
<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	1	4	3	2	4	5	2	5	2	2
<i>Juniperus communis</i> L.	1	.	.
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	1	1	1	1	1	1	3	2	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	1	1	.	1	1	1	2	1	1
<i>Sambucus racemosa</i> L.	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer campestre</i> L.	.	1	1	.
<i>A. platanoides</i> L.	5	4	4	1	1	3	2	4	1	5	3
<i>Betula pendula</i> Roth	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2
<i>Corylus avellana</i> L.	5	4	4	2	1	3	1	4	1	4	2
<i>Euonymus europaea</i> L.	1	1	1	1	.	1	.
<i>E. verrucosa</i> Scop.	1	1	2	.	.	3	1	2	.	2	2
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3	4	2	1	1	1	.
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	1	1	.	.	1	.	1	1	1	2
<i>Padus avium</i> Mill.	4	5	1	2	1	1	.	1	.	1	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Populus tremula</i> L.	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Pyrus communis</i> L.	1	.	.	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	1	2	4	2	1	4	5	3	4	2	3
<i>Salix caprea</i> L.	1	.	.	1	1	1	.	1	.	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	.	1	3	1	1	4	4	3	4	2	3
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz.	2	3	1	.	1	1	.
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz.	2	3	1	.	1	1	.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	5	2	3	1	2	3	1	4	.	5	3
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	3	1
<i>U. laevis</i> Pall.	1	2	.	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	1	.	4	3	1	1	1	.	.	1
<i>Ribes nigrum</i> L.	1	1	.	1	1	1	.
<i>Viburnum opulus</i> L.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	1	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix alba</i> L.	.	.	.	1
<i>S. aurita</i> L.	1	.	1	.	1	.	.
<i>S. lapponum</i> L.	1	.	.
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	1
<i>S. pentandra</i> L.	.	.	.	1	1
<i>S. phylicifolia</i> L.	1
<i>S. triandra</i> L.	.	1	.	.	1	.	.	.	1	.	.
<i>S. viminalis</i> L.	1
<i>S. vinogradovii</i> A. Skvorts.	1
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ											
<i>Salix cinerea</i> L.	.	1	.	3	2	1	1	1	2	.	1
Я Р У С С											
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	1	1	1	.
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	.	1	1	2	2	2	3	1	3	1	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1	1	4	1	1	4	4	3	2	2	3
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	.	.	1	.	.	1	3	1	3	.	.
<i>Carex digitata</i> L.	1	1	4	1	1	2	1	3	1	3	3
<i>C. ericetorum</i> Poll.	1	.	1	.	.
<i>C. globularis</i> L.	.	.	.	(1)	.	.	2	1	2	.	.
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	1
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	.	.	1	.	.	1	2	2	2	.	1
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	1	1	1	.	1
<i>Circaea alpina</i> L.	1	1	.	1	1	1
<i>Diphysastrum complanatum</i> (L.) Holub	1	.	.
<i>Dryopteris assimilis</i> S. Walker	1	.
<i>D. carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	2	2	3	4	3	3	3	3	2	3	5
<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	.	.	1	1	1	.	.	1	.	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Festuca ovina</i> L.	.	.	1	.	.	1	3	1	2	1	1
<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	1	3	3	2	4	4	2	4	2	3
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	2	1	2	1	2	2	.	2	.	2	4
<i>Genista germanica</i> L.	1	.	.	1
<i>G. tinctoria</i> L.	1	1	.	1
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	1	.	1	.	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	1	1	1	1	1
<i>Hyperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.	1	1
<i>Hylotelephium maximum</i> (L.) Holub	1	.	1	.	.	1
<i>H. triphyllum</i> (Haw.) Holub	.	1	1	.	.	.	1	1	.	.	1
<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz	1	1	.	.	1
<i>Ledum palustre</i> L.	.	1	.	.	1	.	2	.	3	1	.
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	1	1	3	1	1	3	4	2	3	1	3
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	1	.	1	1	1	.	1
<i>L. clavatum</i> L.	.	.	.	1	.	1	.	.	1	.	.
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	3	2	5	2	1	4	2	4	3	5	4
<i>Melampyrum pratense</i> L.	.	.	2	1	1	3	4	2	4	1	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	1	1	3	1	1	3	4	2	4	1	1
<i>Nardus stricta</i> L.	1	1	1	.	.
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	.	.	1	.	.	2	1	2	1	1	3
<i>Oxalis acetosella</i> L.	1	.
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench	1	1	1	2	.	1	3	2	1	1	2
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	.	2	1	1	1	2	1	3	1	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	.	.	1	1	1	1	2	1	3	.	1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1	.	4	1	1	2	2	2	3	2	2
<i>Pyrola media</i> Sw.	2
<i>P. minor</i> L.	1	1	1	1
<i>P. rotundifolia</i> L.	1	.	1	.	.	3
<i>Rubus caesius</i> L.	3	3	1	1	.	2	.	.	1	1	.
<i>R. idaeus</i> L.	1	2	4	3	3	2	1	1	1	2	4
<i>R. nessesensis</i> W. Hall	1	.	1	1	1	1	3	1	2	1	2
<i>R. saxatilis</i> L.	2	2	4	1	1	4	2	5	1	4	5
<i>Sambucus racemosa</i> L.	1
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	.	3	1	1	4	2	2	2	2	3
<i>Trientalis europaea</i> L.	.	.	4	1	2	3	4	3	4	2	4
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	.	.	2	2	1	4	5	2	5	1	1
<i>V. uliginosum</i> L.	1	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.
<i>V. vitis-idaea</i> L.	.	.	3	1	1	2	5	2	5	1	1
<i>Veronica officinalis</i> L.	.	.	1	.	.	3	1	2	1	1	2
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ											
<i>Acer campestre</i> L.	.	1
<i>A. platanoides</i> L.	5	4	5	2	2	4	2	4	1	5	5
<i>A. tataricum</i> L.	1	.	.
<i>Actaea spicata</i> L.	1	.	2	1	1	2

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	5	4	2	1	2	1	.	3	.	5	4
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	1	1	1	.	1	.	.	1	.	1	1
<i>Allium ursinum</i> L.	2	2
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	1	.
<i>A. ranunculoides</i> (L.) Holub	1	.	2	1
<i>Asarum europaeum</i> L.	4	2	1	.	1	.	1	3	.	5	2
<i>Berberis vulgaris</i> L.	1
<i>Betula pendula</i> Roth	.	.	.	1	1	1	.	1	1	1	1
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	1	.
<i>B. matricariifolium</i> A. Br. ex Koch	1
<i>B. multifidum</i> (S. G. Gmel.) Rupr.	1	.	.
<i>B. virginianum</i> (L.) Sw.	1	.
<i>Campanula latifolia</i> L.	1	1
<i>C. trachelium</i> L.	1	1
<i>Bromopsis benekenii</i> (Lange) Holub	1
<i>Carex brizoides</i> L.	1	1
<i>C. montana</i> L.	2
<i>C. pilosa</i> Scop.	3	1	2	1	1	1	.	3	.	5	1
<i>C. tomentosa</i> L.	1	.	.
<i>Chorophyllum bulbosum</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>Circaea lutetiana</i> L.	1	1	.
<i>Convallaria majalis</i> L.	4	3	5	1	1	4	3	5	2	5	5
<i>Corydalis bulbosa</i> (L.) DC.	1	.	1	.
<i>C. cava</i> (L.) Schweigg. & Koerte	1	.
<i>Corylus avellana</i> L.	4	2	5	2	1	3	1	4	1	4	4
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	1
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	1	.
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	2	2	1	1	1	.	.	1	.	1	2
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	1	1	.	1	1	1
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	.	1	1	.	1	3
<i>Equisetum hyemale</i> L.	1	1	1
<i>E. pratense</i> Ehrh.	2	3	1	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>Euonymus europaea</i> L.	1	1	.	.	1	1	.
<i>E. verrucosa</i> Scop.	3	1	4	1	1	3	1	4	.	5	4
<i>Festuca altissima</i> All.	1	.	.	1	.	.	.
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	1	1	.	1	1	2	3
<i>Ficaria verna</i> Huds.	1	.	1	.
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	4	4	3	1	1	1	.	1	.	2	.
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.	1	.
<i>G. minima</i> (L.) Ker-Gawl.	1	.
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	1	2	.
<i>Galium intermedium</i> Schult.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	1	1
<i>G. odoratum</i> (L.) Scop.	3	1	1	.	1	.	1	1	.	4	2
<i>G. rubioides</i> L.	1	1	.	.	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Geranium robertianum</i> L.	2	2	2	1	1	1	2
<i>G. sylvaticum</i> L.	1	.	.	2	.	.	1
<i>Glechoma hederacea</i> L.	5	4	1	1	1	1	.	2	.	4	1
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	1	2	.	.	1	.	.	1	.	1	.
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	3
<i>L. prutenicum</i> L.	.	.	1	1	.	.	1
<i>Lathraea squamaria</i> L.	1	1	1	.
<i>Lathyrus niger</i> (L.) Bernh.	2
<i>L. vernus</i> (L.) Bernh.	4	2	3	.	1	1	1	3	.	4	4
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	1	.
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	1
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy & Wilmott	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	1	1	.	.	1	1	1	1	1	2	3
<i>Melica nutans</i> L.	2	1	5	1	1	3	1	4	1	2	4
<i>Mercurialis perennis</i> L.	2	2	2	1	1	.	.	2	.	3	1
<i>Milium effusum</i> L.	3	2	2	1	1	2	1	1	.	3	2
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	2	2	2	1	1	2	.	1	1	2	4
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	1	.	1	1
<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	1
<i>Padus avium</i> Mill.	4	3	2	1	2	1	.	1	.	2	2
<i>Paris quadrifolia</i> L.	2	2	1	1	1	1	.	1	.	2	2
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	1	.	1	1	.	1	1
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	1	.	.	1	1	1	1
<i>Poa nemoralis</i> L.	1	1	1	.	1	2	.	1	1	1	1
<i>P. subcaerulea</i> Smith	1	.	.
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	5	3	2	.	1	1	.	3	.	5	1
<i>Populus tremula</i> L.	3	2	2	1	1	4	3	3	2	4	3
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	1	.	.	.
<i>P. obscura</i> Dumort.	5	3	1	1	1	1	.	2	.	4	2
<i>Pyrus communis</i> L.	1	.	.	1	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	1	2	3	1	2	5	5	3	4	3	5
<i>Ribes spicatum</i> Robson	.	1	1	.	1	1	1
<i>Salix caprea</i> L.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	1	1
<i>Sanicula europaea</i> L.	1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2	3	2	.	1	1	.	1	.	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1	1	4	1	1	4	5	3	4	2	3
<i>Stachys sylvatica</i> L.	2	2	1	1	2	.	.	1	.	1	1
<i>Stellaria holostea</i> L.	3	1	2	.	1	1	1	4	1	5	2
<i>S. nemorum</i> L.	.	1	.	.	2	1	.
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	2	3	1	1	.	1	.
<i>Tilia cordata</i> Mill.	3	1	2	1	1	2	1	3	.	4	3
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	3	3	1	1	1	.	.	1	.	2	1
<i>U. laevis</i> Pall.	2	1	.	1	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1	.	1	.	1	2	1	3	.	1	5
<i>Viola mirabilis</i> L.	2	1	1	1	1	.	.	4	.	3	2
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ											
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	1	.	2	2	1	.
<i>Angelica sylvestris</i> L.	.	.	1	1	2	2	1	2	1	1	2
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	1	2	1	3	2	.	.	1	.	1	1
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	.	.	.	1	1	2	.	1	.	.	.
<i>Cardamine amara</i> L.	1	.	.	1	2	1	.
<i>C. impatiens</i> L.	.	1	1	1	1
<i>Carduus crispus</i> L.	1
<i>Carex cinerea</i> Poll.	.	.	.	1	2	.	1	1	1	.	1
<i>C. echinata</i> Murr.	1	.	.
<i>C. elongata</i> L.	1	2	.	4	3	.	1	1	.	.	.
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	1
<i>C. omskiana</i> Meinsh.	.	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.
<i>C. remota</i> L.	1
<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey.	.	1	.	1
<i>Chelidonium majus</i> L.	1	1	1	.	1	2	.	1	.	1	1
<i>Chenopodium album</i> L.	1	.	.	1	.	.	.
<i>C. polyspermum</i> L.	1
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	.	1	.	1	1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	.	.	.	1	2	1	1
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	2
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	1	1
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	1	.
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	1
<i>Cucubalus baccifer</i> L.	2
<i>Cuscuta europaea</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	1	1	1	1	2	2	1	1	.	1	2
<i>Epilobium ciliatum</i> Rafin.	1	.	.	1	2	.	.	1	.	.	1
<i>E. hirsutum</i> L.	1
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	1	1	.	2	1	.	1	1	1	1	1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	4	1	4	2	1	.
<i>Galium aparine</i> L.	1	1	.	1	1	1	1
<i>G. palustre</i> L.	1	2	.	4	4	.	.	1	.	.	.
<i>Geum rivale</i> L.	.	1	.	1	2	1	1
<i>Glyceria notata</i> Ghevall	.	.	.	1
<i>Humulus lupulus</i> L.	.	1	1	2	2	1	.	.	.	1	1
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	2	3	1	3	3	2	.	1	.	2	1
<i>Iris pseudacorus</i> L.	.	2	1	3	3
<i>Lycopus europaeus</i> L.	.	1	.	4	3
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	1	2	.	1	1	1
<i>L. vulgaris</i> L.	2	3	2	4	4	2	1	1	1	1	1
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	1	1	.	1	1	1	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	.	1	.	1	2	1
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	2	1	1
<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach.	1	1	.	2	2
<i>Ranunculus repens</i> L.	1	2	.	2	3	1	.	1	.	.	1
<i>Ribes nigrum</i> L.	1	1	.	2	2	1	.	.	.	1	1
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	1	1	.	3	4	1	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1	1	1	4	3	1	.	1	.	1	1
<i>Stachys palustris</i> L.	1	2	.	4	2
<i>Stellaria graminea</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>S. media</i> (L.) Vill.	1
<i>S. palustris</i> Retz.	.	.	.	1	2
<i>Symphytum officinale</i> L.	1	2	.	3	1
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	.	.	.	2	1
<i>Thyselimum palustre</i> (L.) Rafin.	.	.	.	1	2	.	.	1	1	1	1
<i>Urtica dioica</i> L.	4	5	2	4	3	2	.	1	.	2	4
<i>Valeriana officinalis</i> L.	.	1	.	.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Viburnum opulus</i> L.	2	2	3	1	2	3	1	2	1	1	3
<i>Viola palustris</i> L.	1
<i>V. riviniana</i> Reichenb.	.	.	1	1	.
<i>V. uliginosa</i> Bess.	1	.	.	1	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ											
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	2	1	1	.	1	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>A. pilosa</i> Ledeb.	1	.	.	3
<i>Agrostis canina</i> L.	1
<i>A. tenuis</i> Sibth.	1	1	1	1	.	.	1
<i>A. vinealis</i> Schreb.	1
<i>Ajuga reptans</i> L.	1
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. ampliss.	1
<i>Allium angulosum</i> L.	1
<i>A. oleraceum</i> L.	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	2
<i>A. geniculatus</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl	1
<i>A. montana</i> (L.) Sojak	1	.	.	1
<i>A. repens</i> (L.) C. Presl	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	1	.	1	1	1	1	1
<i>A. pratensis</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	1	.	.	.	1	2
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	1	.	.	.
<i>Arctium lappa</i> L.	1
<i>A. minus</i> (Hill) Bernh.	1
<i>A. nemorosum</i> Lej.	1
<i>Artemisia absinthium</i> L.	1	.	.	1	.	1	.

Таблица 4 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>A. campestris</i> L.	1	.	1	.	.	1
<i>A. vulgaris</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Atriplex patula</i> L.	1
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	1
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	1
<i>Bidens cernua</i> L.	.	.	.	1	2
<i>B. tripartita</i> L.	.	.	.	1	2
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	1	1	.	1	.	.	1
<i>B. sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.	2	2	1	1	1
<i>Briza media</i> L.	1	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	1	1	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	.	1	1	2	.	2	1	2	1	1
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaerth.	.	.	.	1	1	.	.
<i>Campanula bononiensis</i> L.	1
<i>C. cervicaria</i> L.	.	.	1
<i>C. glomerata</i> L.	.	.	1
<i>C. patula</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>C. persicifolia</i> L.	.	.	1	1	.	1	.	2	.	1	2
<i>C. rapunculoides</i> L.	1
<i>C. rotundifolia</i> L.	1	1	1	1	.	.	2
<i>Carduus acanthoides</i> L.	1
<i>Carex contigua</i> Hoppe	1	1
<i>C. flava</i> L.	1	.	.	.	1	.	.
<i>C. hirta</i> L.	1	1
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	1	1	.	1	.	.	1
<i>C. muricata</i> L.	.	1	1
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	.	1	.	1	1	.	1	.	1	.	1
<i>C. pallescens</i> L.	.	1	.	.	1	1	.	1	1	.	.
<i>C. vaginata</i> Tausch	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>C. vulpina</i> L.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	.	.
<i>Carlina vulgaris</i> L.	1
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	1
<i>Centaurea jacea</i> L.	.	.	1	.	1	1
<i>Centaurea phrygia</i> L.	1
<i>Centaurea pseudophrygia</i> C. A. Mey.	1
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	.	.	.	1
<i>Cervaria rivinii</i> Garthn.	1	.	.	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Greene	1
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>C. rivulare</i> (Jacq.) All.	1
<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	1	.	.	1	.	.	1
<i>Clematis recta</i> L.	1
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	.	.	1	.	1	.	.	2	1	.	3

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Conium maculatum</i> L.	.	.	.	1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1	.	.	1
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	.	1	.	1	1	1	.	1	.	.	1
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	.	1	.	1	.	1	1
<i>Crepis tectorum</i> L.	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	.	.	1	.	1	2
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	1	1	.
<i>Dianthus arenarius</i> L.	1	.	.	.	1
<i>D. deltoides</i> L.	1	1
<i>D. fischeri</i> Spreng.	1
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.	1
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	1	.	1	.	.	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	.	.	.	1	1	1	.	1	.	1	1
<i>Epilobium collinum</i> C. C. Gmel.	1	.	.	1
<i>E. montanum</i> L.	1
<i>E. palustre</i> L.	1	.	.	2	1	1	.
<i>E. roseum</i> Schreb.	1
<i>Equisetum arvense</i> L.	.	1	.	.	1	1
<i>Eremogone longifolia</i> (Bieb.) Fenzl	1
<i>Erigeron acris</i> L.	1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	.	1	.	1	1	1
<i>Euphorbia villosa</i> Waldst. & Kit.	1
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. & Kit.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	1	1	1	.	1	1
<i>Fallopia dumetorum</i> (L.) Holub	1	1	2	1	.
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	1	1
<i>F. rubra</i> L.	.	1	1	.	1	.	.	1	1	.	2
<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	1	.	.	1
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	1
<i>Fragaria moschata</i> (Duch.) Weston	1	.	1	1	.	.	.	1	.	1	1
<i>F. vesca</i> L.	.	1	3	1	1	3	2	3	1	1	4
<i>F. viridis</i> (Duch.) Weston	1
<i>Fumaria officinalis</i> L.	.	.	.	1	.	.	1
<i>Galium boreale</i> L.	.	1	.	.	.	1	1	1	.	.	2
<i>G. mollugo</i> L.	.	.	1	.	1	2	1	2	.	1	2
<i>G. tinctorium</i> (L.) Scop.	1
<i>G. tricornutum</i> Dandy	1
<i>G. verum</i> L.	.	1	1	1	.	.
<i>Geranium pratense</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	3
<i>G. sanguineum</i> L.	.	.	1	.	.	2	2	2	.	.	1
<i>Geum urbanum</i> L.	4	3	2	1	1	2	1	2	.	3	5
<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.	1
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	1
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Hieracium pilosella</i> L.	.	1	.	1	.	1	1	1	.	.	1
<i>H. umbellatum</i> L.	.	.	2	1	1	2	3	2	1	1	2
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	1	1	.	1	1	1	2
<i>H. perforatum</i> L.	1	2	1	1	.	1	2
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	.	.	1	.	1
<i>Inula helenium</i> L.	.	.	.	1
<i>I. salicina</i> L.	1	.	.	1
<i>Iris sibirica</i> L.	.	1
<i>Jasione montana</i> L.	1
<i>Juncus ambiguus</i> Guss.	.	.	.	1
<i>J. articulatus</i> L.	1	1
<i>J. bufonius</i> L.	1
<i>J. conglomeratus</i> L.	.	.	.	1	1	1
<i>J. effusus</i> L.	.	.	.	1	2	.	.	.	1	.	1
<i>J. filiformis</i> L.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	.	.
<i>J. tenuis</i> Willd.	1
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	1	.	.
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V. Tichomirov	.	.	.	1
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	1	2
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	1	.	.	1
<i>K. delavignei</i> Czern. ex Domin	.	1	1	1	1	.	.
<i>K. glauca</i> (Spreng.) DC.	1
<i>Lactuca serriola</i> L.	1
<i>Lamium purpureum</i> L.	1
<i>Lapsana communis</i> L.	1
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	1	.	.	.	1
<i>L. sylvestris</i> L.	1	1
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	1
<i>L. hispidus</i> L.	1	1	.	.	.
<i>Lepidium ruderae</i> L.	1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	1
<i>Lilium martagon</i> L.	1	.	1	.	.	3
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	1	1	1	1	1	.	1
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	1
<i>L. pallescens</i> Sw.	1	.	.	1	.	1
<i>Lythrum virgatum</i> L.	2
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	.	1	1	.	1	1	1	2	1	1	2
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	.	.	.	1	1
<i>Mentha arvensis</i> L.	1	3	.	3	2	1
<i>Myosotis micrantha</i> Pall. ex Lehm.	1
<i>Oenothera biennis</i> L.	.	.	.	1	1	1	1
<i>Omalothea sylvatica</i> (L.) Seb. Bib. & F. Schultz	1
<i>Origanum vulgare</i> L.	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>aria maculata</i> Rafin.) A. & D. Love	1
<i>aria minor</i> (Huds.) Opiz	1
<i>acroloma annuum</i> (L.) Dumort.	1
<i>ides arundinacea</i> (L.) Rauschert	.	1	.	1	3
<i>pratense</i> L.	.	.	.	1	1	1	.	1	.	.	1
<i>hieracioides</i> L.	1
<i>ella saxifraga</i> L.	.	.	1	1	.	.	1
<i>ago lanceolata</i> L.	1	1	.	1	.	.	1
<i>por</i> L.	1
<i>angustifolia</i> L.	1	.	.	1	1	.	1
<i>ana</i> L.	1
<i>stris</i> L.	1	1	1	1	2	1	.	1	1	.	1
<i>ensis</i> L.	.	.	1	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>alis</i> L.	2	.	.	1	.	.	.
<i>anium caeruleum</i> L.	1	1
<i>atum odoratum</i> (Mill.) Druce	.	.	1	.	.	2	2	3	.	1	3
<i>atum aviculare</i> L.	1	1
<i>ella alba</i> L.	1	.	.	.	1
<i>aria Borkh.</i>	1	.	.	.
<i>panica</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>ansa</i> (L.) Raesch.	.	.	1	1	1	2	2	2	2	1	1
<i>bachit</i> Rupr.	1	.	.	.
<i>phylla</i> L.	1	.	.	1
<i>media</i> L.	1
<i>egica</i> L.	1
<i>veris</i> L.	1	.	.	2
<i>ella grandiflora</i> (L.) Scholl.	1	.	.	.
<i>paris</i> L.	1	1	1	1	.	.	1
<i>ca cartilaginea</i> (Ledeb. ex Reicheb.)	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.	.
<i>ella patens</i> (L.) Mill.	.	1	.	1	.	.	1	1	.	.	.
<i>ulus acris</i> L.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>arc omus</i> L.	1	.	.	1	.	.	.
<i>anula</i> L.	.	.	.	1	1
<i>anthemos</i> L.	1	.	.	.
<i>opa palustris</i> (L.) Bess.	1	1	.	1	1
<i>maialis</i> Herrm.	.	.	1	1	.	.	1
<i>ex acetosa</i> L.	.	.	1	.	1	1	.	1	.	.	.
<i>cosella</i> L.	.	1	1	1	1	1	.	1	.	1	1
<i>fertus</i> Willd.	1	1
<i>nsifolius</i> L.	1	.	.	1	.	.	1
<i>ionatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	1
<i>risflorus</i> Fingerh.	1	1
<i>alba</i> L.	1
<i>ava</i> L.	.	.	.	1	1	.	1	.	1	.	1

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. fragilis</i> L.	.	.	.	1	1
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	1
<i>S. pentandra</i> L.	1
<i>S. phlyicifolia</i> L.	1	.	1	.	.	.
<i>S. triandra</i> L.	1
<i>S. viminalis</i> L.	1
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.
<i>Saponaria officinalis</i> L.	.	.	1	1	.	.
<i>Scorzonera humilis</i> L.	1	1	.
<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	1
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.
<i>Serratula tinctoria</i> L.	1	.	.
<i>Silene nutans</i> L.	1	1	.	.
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	1
<i>Solanum nigrum</i> L.	.	1
<i>Sonchus arvensis</i> L.	1
<i>S. asper</i> (L.) Hill	1
<i>Spergula arvensis</i> L.
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.	2	1	2	1	.
<i>Stellaria alsine</i> Grinn	1
<i>Steris viscaria</i> (L. Rafin.	1	1	1	1	.	.	1	1	.	.
<i>Succisa pratensis</i> Moench	.	.	.	1	.	2	.	1	.	.
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1	1	1	1	.	.	1	1	.	1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	1	1	.	1	.	1
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb.	1
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	1	.	.	1	.	1
<i>T. flavum</i> L.	1
<i>T. lucidum</i> L.	1	.	.	1	.	.
<i>Thymus serpyllum</i> L.	1	1	1	.
<i>Tragopogon orientalis</i> L.
<i>Trifolium alpestre</i> L.	1	.	.
<i>T. arvense</i> L.
<i>T. medium</i> L.	.	.	1	.	1	.	1	1	.	.
<i>T. pratense</i> L.	1	.	1	1	.	.
<i>Trollius europaeus</i> L.	1	.	.
<i>Trommsdorfia maculata</i> (L.) Bernh.
<i>Turritis glabra</i> L.	.	1	1	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	1
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.
<i>Verbascum lychnitis</i> L.
<i>V. nigrum</i> L.
<i>V. thapsus</i> L.	1
<i>Veronica incana</i> L.	1	1	.	.
<i>V. longifolia</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.

Таблица 4.3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>peryllifolia</i> L.	1
<i>perata</i> L.	1	.	.	.	1
<i>peracca</i> L.	.	1	.	1	1	.	.	1	.	1	1
<i>perum</i> L.	2	1	1	1	1	.	.	2	.	1	4
<i>peratica</i> L.	.	1	1	1	.	1	.
<i>peroxicum hirsutaria</i> Medik.	1	.	.	1
<i>percanina</i> L.	1	1	.	1	.	2	2	2	1	1	3
<i>perlina</i> Bess.	.	.	1	1	.	.	.	1	.	.	1
<i>perlaria</i> L.	1	1	2	.	.	1	.	1	.	1	2
<i>perpestris</i> F. W. Schmidt	1	1	.	.	1
ОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ											
<i>perstis stolonifera</i> L.	.	.	.	1	2	.	1	.	.	.	1
<i>perstis plantago-aquatica</i> L.	.	1	.	2	2
<i>perstis meda polifolia</i> L.	1	.	.
<i>perstis umbellatus</i> L.	.	.	.	1
<i>perstis agrostis canescens</i> (Web.) Roth	.	1	.	3	2	.	1	1	1	.	.
<i>perstis palustris</i> L.	.	.	.	1	1
<i>perstis varicosa palustris</i> L.	.	.	.	1	1
<i>perstis palustris</i> L.	.	1	.	2	2
<i>perstis acuta</i> L.	.	2	.	3	2
<i>perstis latifolia</i> Ehrh.	.	.	.	1	2
<i>perstis propinqua</i> Schum.	1
<i>perstis pilosa</i> L.	.	.	.	1	1	.	1
<i>perstis andra</i> Schrank	1
<i>perstis socarpa</i> Ehrh.	.	1	.	1	1	.	.	.	1	.	.
<i>perstis docyperus</i> L.	.	1	.	2	3
<i>perstis varia</i> Curt.	.	.	.	1	2
<i>perstis serrata</i> Stokes	.	.	.	1	2
<i>perstis scirpifolia</i> L.	.	1	.	1	2	.	1
<i>perstis virosa</i> L.	.	1	.	2	2
<i>perstis stramonium palustre</i> L.	1	1	1	2	2	.	.	1	.	.	.
<i>perstis stramonium fluviatile</i> L.	.	.	.	2	2
<i>perstis stramonium palustre</i> L.	1	.
<i>perstis stramonium polystachyon</i> L.	1	.	.
<i>perstis stramonium striatum</i> L.	.	.	.	1	1	.	2	1	2	.	.
<i>perstis stramonium fluitans</i> (L.) R. Br.	.	.	.	1	2	1
<i>perstis stramonium scirpifolia</i> (C. Hartm.) Holmb.	1	1	.	2	1
<i>perstis stramonium palustris</i> L.	.	.	.	1	2
<i>perstis stramonium charis morsus-ranae</i> L.	2
<i>perstis stramonium minor</i> L.	2
<i>perstis stramonium scirpifolia</i> L.	2
<i>perstis stramonium salicaria</i> L.	.	.	.	1	3
<i>perstis stramonium aquatica</i> L.	1
<i>perstis stramonium stramonium trifoliata</i> L.	.	.	.	1	1

Таблица 4 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.	.	1	.	3	2
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	.	.	.	1	1
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	.	.	.	2	2
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	1	1	.	1	.
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	.	1	.	5	4	.	1	1	1	1
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	1
<i>P. natans</i> L.	1
<i>P. pectinatus</i> L.	1
<i>P. trichoides</i> Cham. & Schlecht.	1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	.	1	.	.	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	1
<i>Rumex aquaticus</i> L.	1
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	.	.	.	1	2
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	1
<i>Salix cinerea</i> L.	.	1	.	1	2	.	1	1	1	.
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	1	.	.
<i>Scirpus lacustris</i> L.	.	1	.	1
<i>S. sylvaticus</i> L.	.	1	.	1	3	.	.	1	.	.
<i>Sium latifolium</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	1
<i>S. erectum</i> L.	.	.	.	1	2
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	1	1	.	1	2
<i>Typha latifolia</i> L.	.	.	.	1	1
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	1
<i>Veronica beccabunga</i> L.	1
<i>V. scutellata</i> L.	1
ЯРУС D										
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.B.	2	1	1	1	.	1	.	1	.	1
<i>Aulacomnium palustre</i> (Web. et Mohr) Schwaegr.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>Calliergon</i> (Sull.) Kindb.	.	.	.	1
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grount	2	1	1	2	.	1	1	1	.	1
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.	1	.
<i>C. rangiferina</i> (L.) Web. emend. Vain.	.	1	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>C. sylvatica</i> (L.) Hoffm.	1	.	1	.
<i>Climacium dendroides</i> Web. et Mohr	.	1	.	1	.	.	1	.	.	.
<i>Dicranum</i> sp.	.	.	2	1	.	1	3	1	4	1
<i>Fissidens</i> sp.	.	.	.	1	1
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bryol. eur.	1	.
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	.	1	.	1
<i>Mnium undulatum</i> Hedw.	1	.	1	1	.	.	.	1	1	1
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brit.) Mitt.	.	.	2	1	.	1	4	2	4	1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	1	.	.	1	.	1	2	1	3	1
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1

Таблица 4.3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>piliferum</i> Hedw.	.	.	1	.	.	.	1	.	1	.	1
<i>strictum</i> Sm.	1	.	1	1	1
<i>radium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	1	.	.
<i>chagnum</i> sp.	.	.	.	2	1	.	2	1	3	1	.

Замечания: * Баллы встречаемости видов: 1 - 1-20%, 2 - 21-40%, 3 - в 41-60%, 4 - в 61-80%, 5 - в 81-100%; ** Названия сосудистых растений даны по С.К. Черпанову (1995), листовых мхов - по В.М. Мельничук (1970), лишайников по П.А. Самарницкому, М.П. Топину, Н.А. Красильникову (1960) *** Номера ландшафтных подразделений даны по таблице 4.1

Таблица 4.4. Эколого-ценотический спектр флоры сосудистых растений в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского Полесья, в %.

Ecological-coenotic spectrum of vascular plants flora in different landscape units of Nerusso-Desnjansk Polesje, %

Номера ландшафтных подразделений по табл. 4.1	Эколого-ценотическая группа					Всего видов
	Водно-болотная	Лугово-опушечная	Черноольховая	Неморальная	Борсальная	
1	2	16	21	42	19	120
2	11	25	21	31	12	155
3	1	29	11	34	25	123
4	18	30	22	16	14	202
5	17	40	18	17	8	301
6	2	36	13	24	25	121
7	7	38	8	17	30	115
8	3	46	9	25	17	223
9	8	30	7	19	36	106
10	1	21	15	42	21	160
11	2	56	9	21	12	312
Общее число видов	55	94	61	59	56	325

Таблица 4.5. Парные коэффициенты Жаккара (в %) флористического сходства ландшафтных подразделений Неруссо-Деснянского Полесья (номера ландшафтов см. в табл. 4.1)

Paired Jaccare coefficient (%) of floristic similarity of landscape units for Nerusso-Desnjansk Polesje (numbers indicate the landscape units, the names see in table 4.1)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	50	40	30	20	30	20	30	10	40	20
2		40	40	30	30	20	30	10	40	20
3			30	20	40	30	40	20	50	30
4				40	30	20	30	20	30	30
5					20	20	30	10	30	30
6						30	40	30	40	30
7							30	40	30	20
8								30	40	50
9									30	20
10										30

4.5. Механизмы и направления демутационных смен лесной растительности Неруссо-Деснянского Полесья

Лесные сообщества водоразделов и долин малых рек отличаются по характеру антропогенного влияния. Судя по архивным изысканиям в Брянском областном архиве (фонд 554) и в Российском государственном архиве древних актов (фонд 1356), по лесоустроительным материалам разного времени (1960, 1989 гг.), а также по литературным источникам (Военно-статистическое..., 1852; Рудзский, 1899), на водоразделах Неруссо-Деснянского Полесья с давних времен проводились различные виды рубок, а также проходили пожары, провоцируемые человеком. При рубках в первую очередь истребляли дуб черешчатый. Кроме того, на песчаных почвах при проведении лесокультурных работ широко использовалась сосна обыкновенная (Рудзский, 1937; Цветков, 1957). В результате на всем пространстве современного Неруссо-Деснянского Полесья стали преобладать сосновые сообщества.

Антропогенное воздействие на лесную растительность малых рек в основном связано с сильным истреблением бобров (*Castor fiber L.*) - основных средопроброобразователей пойменных сообществ. При этом в долинах малых рек существенно сокращаются водно-болотные и луговые сообщества зоогенного происхождения. О нарушенности лесных сообществ свидетельствует также отсутствие нормального оборота поколений в популяциях эдификаторов (табл. 4.7, 4.11, 4.12, 4.17, 4.19).

На территории заповедника "Брянский лес", который был организован в 1987 году, начались восстановительные процессы. Механизмы и направления демутационных смен рассмотрим на примере заандровых и моренно-заандровых местностей, а также долин малых рек, которые доминируют по площади в Неруссо-Деснянском Полесье (рис. 4.5)

4.5.1. Демутационные смены лесной растительности заандровых местностей

На территории заандровых местностей господствуют сосновые леса. Их объединяет бедность песчаного субстрата и преобладание во флористическом составе бореальной группы видов (см. разд. 4.2). Абсолютное господство сосны на заандровых местностях определено двумя обстоятельствами. Во-первых, частые пожары, провоцируемые человеком, в сочетании с рубками практически полностью уничтожили перегнойно-аккумулятивный горизонт. Оставшийся песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом стал недоступен для поселения видов с высокой требовательностью к богатству почвы. Во-вторых, в лесопосадках на песках, начиная с первых циркуляров Лесного департамента середины прошлого века, активно вводится сосна (Цветков, 1957). Олиготрофные свойства сосны (Санников, 1992) оказались полезными в современную эпоху при ее разведении на больших песчаных площадях.

Напомним, что заандровые местности отличаются волнисто-западинным рельефом, который существенно сказывается на структуре лесной растительности. Относительные превышения положительных и отрицательных форм рельефа составляют 1-5 м. (табл. 4.1). Средняя площадь понижений колеблется от 400 до 2500 м². Они выстланы торфянистыми почвами с мощностью торфа не более 0,3-0,5 м. На 100 га заандровых местностей насчитывается от 10 до 25 таких понижений.

4.5.1.1. Восстановление мозаично-ярусной структуры

На первом этапе развития сосняков, представленных культурами (35 лет) на месте пожаров и неоднократных рубок в напочвенном покрове абсолютное доминирование принадлежит мхам. Эти мхи благодаря обильному спороношению первыми осваивают нарушенный покров. В результате на первом этапе развития сосняков формируются сообщества одного класса ассоциаций - *Pineta bryophytosa*. Волнисто-западинный характер заандровой местности вносит в сообщества экотопически обусловленную мозаику парцелл. При этом границы между парцеллами отражают границы между экотопами. На повышенных участках рельефа преобладают сосняки зеленомошники со сплошным покровом *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*, на склоновых частях - сосняки долгомошники (*Polytrichum commune*), а в заболоченных низинах - сосняки

пушицево-сфагновые (*Sphagnum falax*, *S. flexuosum*) (рис. 4.7). Каждая выделенная парцелла соответствует экотопу с точки зрения доминантного подхода к классификации сообществ (Работнов, 1983). Таким образом, на первом этапе развития сообществ после сильного антропогенного воздействия (пожары в сочетании с неоднократными сплошными рубками) ведущая роль в парцеллярной организации ценозов принадлежит экотопу.

Второй этап развития сосняков (65 лет) связан с появлением в их составе видов, семена которых разносятся животными и ветром. В напочвенном покрове содоминантами сообществ класса ассоциаций *Pineta myrphylosa* становятся эндозоохорные виды - брусника, черника и клюква. В результате от повышенных участков и до заболоченных низин формируется континуум ассоциаций: сосняк бруснично-зеленомошный, сосняк чернично-зеленомошный, сосняк чернично-долгомошный и сосняк пушицево-сфагновый с клюквой (рис. 4.7). Одновременно формируется второй ярус из анемохорных (ель, березы) и зоохорных видов (дуб, рябина, крушина). Дуб, береза бородавчатая, рябина чаще приживаются на относительно сухом и бедном субстрате зеленомошников, ель, крушина - на влажном и более богатом субстрате долгомошников, а береза пушистая - среди сфагновых мхов низин. На этом этапе развития сообщества проявляется существенная роль животных в организации видового состава парцелл.

Однако, на территории Неруссо-Деснянского Полесья нередки случаи, когда развитие сообществ может задержаться на первых двух стадиях на неопределенно долгое время. Это происходит при периодически повторяющихся низовых пожарах, которые провоцируются человеком при весенних палах прошлогодней травы в внутрилесных сенокосных полянах. Огонь нередко упускается и полностью уничтожает в лесу мохово-брусничниковый покров, а также подрост ели и других древесных растений.

При длительном отсутствии пожаров в развитии сообществ достигается третий этап, который связан с интенсивным разреживанием соснового полога и с выходом дуба, ели и березы в верхний ярус. На территории исследователя эта стадия отмечается в 125-летних сообществах. С этого момента ведущая роль в парцеллярной организации сообществ переходит от экотопа к древесным эдификаторам. Это связано с тем, что в сообществе формируется мозаика "окон" возобновления, возникновение которой связано с формированием прорывов ("gaps") в верхнем пологе леса на месте гибели старых деревьев. Появляющиеся прогалины зарастают молодыми деревьями и кустарниками. Асинхронность появления "окон" приводит к тому, что в вертикальной структуре сообщества становится трудно выделить четкие ярусы.

В результате на месте однородного монодоминантного соснового сообщества в ходе демутиаций постепенно формируется полидоминантный ценоз с множеством мозаик (парцелл). Так, если на начальном этапе восстановления растительности выделяется всего три варианта парцелл, то на последующих - более 20 (рис. 4.7). В первом случае количество парцелл и их размеры определяются экотопом, во втором - экологической жизнью дерева. Площадь большей части парцелл на третьем этапе развития растительности соответствуют размерам прогалин в верхнем ярусе. Таким образом, на повышенных элементах рельефа экологические границы парцелл практически полностью исчезают и сменяются на фитогенные. Экологические границы сохраняются только между сообществами заболоченных низин и повышенными элементами рельефа. В этом восстановительные процессы, видимо, приведут к существенным преобразованиям растительности. На повышенных элементах рельефа сосновые леса постепенно сменяются на хвойно-широколиственные ценозы, которые будут представлены классом ассоциаций *Piceeto-Querceta herbosa*, а в небольших заторфованных участках сосняки сфагновые преобразуются в ольшаники, относящиеся к классу ассоциаций *Alneta herbosa* (рис. 4.7).

4.5.1.2. Восстановление структуры почвенного покрова

По мере начала формирования популяционного потока древесных растений создается два типа мозаичности почвенного покрова: поверхностная мозаика ветровально-почвенных комплексов (ВПК) и глубинная мозаика почвенного профиля.

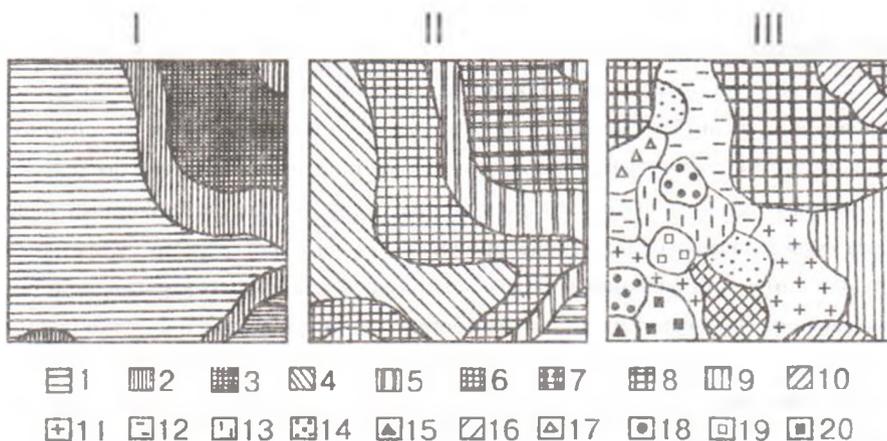


Рис. 4.7. Парцеллярная структура сосняков задровской местности на трех этапах восстановительной смены. Этапы: I - 35-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 2), II - 65-летние сосновые культуры (кв. 76, выд. 1), III - 120-летний елово-широколиственный лес (кв. 95, выд. 9). Парцеллы: 1 - *Pinus sylvestris* - *Pleurozium schreberi*, 2 - *Pinus sylvestris* - *Polytrichum commune*, 3 - *Pinus sylvestris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 4 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*, 5 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Polytrichum commune*, 7 - *Pinus sylvestris* - *Oxycoccus palustris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 8 - *Alnus glutinosa* - *Carex acuta*, 9 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* - *Tilia cordata* - *Convallaria* + *Vaccinium myrtillus*, 10 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Acer platanoides* - *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*, 11 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 12 - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 13 - *Quercus robur* - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Stellaria holostea*, 14 - *Quercus robur* + *Tilia cordata* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 15 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 16 - *Pinus sylvestris* - *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* - *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*, 17 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*, 18 - "окно" с подростом *Quercus robur* + *Picea abies*, 19 - "окно" с подростом *Tilia cordata* + *Picea abies*, 20 - "окно" с подростом *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Площадь - 1 га

Fig. 4.7. Parcel structure of pine forests from zandr landscape in accordance with 3 steps reforestation succession. Legend: I - 35-yr pine plantation (compartment 76, unit 2), II - 65-yr pine plantation (compartment 76, unit 1), III - 120-yr coniferous-leaved forest (compartment 95, unit 9). Parcels: 1 - *Pinus sylvestris* - *Pleurozium schreberi*, 2 - *Pinus sylvestris* - *Polytrichum commune*, 3 - *Pinus sylvestris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 4 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*, 5 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pinus sylvestris* - *Vaccinium myrtillus* - *Polytrichum commune*, 7 - *Pinus sylvestris* - *Oxycoccus palustris* - *Sphagnum falax* + *S. flexuosum*, 8 - *Alnus glutinosa* - *Carex acuta*, 9 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Tilia cordata* - *Convallaria* + *Vaccinium myrtillus*, 10 - *Pinus sylvestris* + *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Acer platanoides* - *Convallaria majalis* + *Stellaria holostea*, 11 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 12 - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 13 - *Quercus robur* - *Quercus robur* + *Acer platanoides* - *Stellaria holostea*, 14 - *Quercus robur* + *Tilia cordata* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Carex pilosa*, 15 - *Quercus robur* + *Picea abies* - *Picea abies* + *Corylus avellana* - *Stellaria holostea*, 16 - *Pinus sylvestris* - *Quercus robur* + *Picea abies* + *Betula pendula* - *Carex pilosa* + *Stellaria holostea*, 17 - gap with seedling of *Quercus robur* + *Picea abies* + *Fraxinus excelsior*, 18 - gap with seedling of *Quercus robur* + *Picea abies*, 19 - gap with seedling of *Tilia cordata* + *Picea abies*, 20 - gap with seedling of *Picea abies* + *Betula pendula* + *Corylus avellana*. Square - 1 ha.

ВПК формирует внутрипарцеллярную мозаику. Она возникает в том случае, если смерть деревьев сопровождается пертурбацией почвы и созданием специфических структур в виде западин, комлей и валежа.

временем почвенный покров лесного ценоза полностью покрывается ВПК. При этом создаются многообразные ниши возобновления для видов с разными экологическими потребностями.

После прохождения каждого участка лесной поверхности через вывалы в почвенном профиле формируется рисунок со следами разновозрастных вывалов и системой корневых ходов (ризотектоникой). Особенно ярко ризотектоника прослеживается в том месте, где вместо вывала был ветролом. Вывальная мозаика и ризотектоника, сформированные после отмирания предшествующего поколения леса, используется корнями молодых деревьев для глубинного разрастания. При этом каждое последующее поколение расширяет, углубляет и разветвляет корневые ходы, а также усложняет узор почвенного профиля.

Исследования Е.В. Пономаренко (см. Смирнова и др., 1990) показали, что подобный узор с вывальной мозаикой и ризотектоникой увеличивает емкость каналов миграции растворенных веществ, способствует увеличению почвенной органики, сохраняет более длительное время влагу и усиливает вертикальное перераспределение веществ мезофауной.

Однако при рубках, раскорчевках, распашках и при пожарах утрачивается вывальная мозаика, а корневые ходы предшествующего поколения заплывают песком и уплотняются. На этих субстратах могут существовать только относительно олиготрофные виды со значительной механической силой роста корней - например, дуб и березы среди растений древесной синузии (Погребняк, 1968).

Экспериментальные данные (Коротаев, 1992) показывают, что корневые системы сеянцев дуба и березы отличаются значительной толерантностью к повышенной плотности почвы по сравнению с липой и елью.

Таким образом, популяционный поток древесных растений - это необходимое условие для поддержания почвенного плодородия лесных сообществ.

4.5.1.3. Восстановление экологического режима

Структурные преобразования растительного и почвенного покрова приводят к изменению экологического режима сообществ. Как показывают результаты обработки геоботанических описаний по шкалам Д.Н.Цыганова (табл. 4.6), при демулационных преобразованиях песчаные почвы становятся менее кислыми и гидроморфными, а также обогащаются азотом и солями. Одновременно с появлением в верхнем ярусе лиственных деревьев повышается балл затенения. Таким образом, при восстановлении лесной среды создаются благоприятные условия для внедрения тенелюбивых и более требовательных к почвенному богатству видов.

4.5.1.4. Восстановление флористического состава

По мере формирования популяционного потока древесных растений увеличивается видовое богатство ценоза. Это проявляется в возрастании значений индексов видового разнообразия, а также в количестве видов встречаемых на учетных площадках (табл. 4.6). Так, на площадке размером 100 м² в сосняках начального периода развития насчитывается от 14 до 24 видов, а в сообществах на последующих этапах развития - от 18 до 33 видов. Одновременно при демулационных процессах происходит выравнивание ценотической значимости видов. Об этом свидетельствует уменьшение коэффициента доминирования и возрастание коэффициента выровненности.

В ходе сукцессии с увеличением почвенного плодородия меняется соотношение эколого-ценотических групп. В составе молодых сосняков доминируют виды бореальной группы. С появлением в ценозах ВПК постепенно господствующее положение в сообществе приобретают виды неморальной группы с более высокой чувствительностью к субстрату (табл. 4.6).

4.5.1.5. Восстановление популяционной структуры древесных растений

В древесной и кустарниковой синузиях выделяются две группы видов по характеру поведения популяций. К первой относятся дуб, ель, березы, крушина и рябина. Популяции этих видов внедряются в сосняки на начальных этапах развития (20-40 лет). Представители этой группы, благодаря низкой потребности к почвенному плодородию (Погребняк, 1968) и значительной толерантности к высокой плотности почвы

(Коротаев 1992), способны первыми приживаться на бедном субстрате нарушенных сообществ и их существование в рассматриваемых ценозах относительно слабо зависит от популяционной жизни древесного эдификатора (сосны). С течением времени онтогенетическая структура популяций дуба, ели, березы и крушины меняется от инвазионной до полночленной (табл. 4.7).

Таблица 4.6. Основные показатели флористического разнообразия сосняков и их экологических режимов на разных этапах развития.

Basic indexes of floristic diversity of pine forests and environmental regimes of succession stages.

Параметры	Возраст сосняков, годы		
	20-40	50-70	80-130
количество площадок	41	13	10
Видовое разнообразие			
число видов на площадках 100 м ²	13-24	18-27	24-33
индекс Симпсона	1,3	2,5	4,0
концентрация доминирования (индекс Симпсона)	0,8	0,5	0,4
выровненность (индекс Пielу)	0,3	0,7	0,6
Соотношение эколого-ценотических групп в %			
бореальная	65	45	21
неморальная	17	35	55
черноольховая	9	7	15
лугово-опушечная	9	13	9
Диапазоны экологических режимов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)			
шкала увлажнения почвы (Hd)	14,1-12,8	13,7-12,4	13,3-12,8
шкала солевого режима почвы (Tr)	4,7-5,5	4,5-5,9	5,9-6,2
шкала богатства почвы азотом (Nt)	4,2-4,9	4,5-5,4	5,2-5,8
шкала кислотности почвы (Rc)	4,9-5,7	4,9-6,3	6,4-7,3
шкала затенения (Lc)	4,4-4,5	4,5-5,5	5,1-5,3

Вторую группу образуют мезо- и мегатрофные виды (лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый, калина обыкновенная, черемуха обыкновенная, клен остролистный, липа сердцелистная, осина, ольха черная, яблоня лесная, вяз шершавый и ясень обыкновенный). Их активное внедрение в демулационные сообщества происходит после того как деревья дуба, ели, и березы, которые первыми внедряются в культуры сосны, сформируют устойчивый популяционный поток и создадут благоприятные условия для их приживания (табл. 4.7). В лесных сообществах это обычно случается на 100-140 год восстановления растительности.

Таблица 4.7. Изменение онтогенетической структуры популяций древесных растений (особей на 1 га) в ходе демулационных смен на задровых местностях.

Change of ontogenetic structure of tree populations (stems/ha) during secondary succession on zandr localities.

Виды	Онтогенетические состояния						Всего особей на 1 га
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
Первый этап демулации (35 лет) - кв. 76, выд. 2.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	133	1556	666	-	2355
<i>Betula pubescens</i>	-	267	89	-	-	-	356
<i>Betula pendula</i>	-	622	222	-	-	-	844
<i>Picea abies</i>	-	178	-	-	-	-	178
<i>Quercus robur</i>	44	2133	133	-	-	-	2310

Таблица 4.7. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Frangula alnus</i>	-	178	-	89	-	-	267
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	89	-	-	-	-	89
Второй этап демутации (65 лет) - кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	222	533	-	755
<i>Betula pubescens</i>	-	756	178	89	-	-	1023
<i>Betula pendula</i>	-	89	44	267	-	-	400
<i>Picea abies</i>	-	311	222	-	-	-	533
<i>Quercus robur</i>	44	667	222	89	-	-	1022
<i>Frangula alnus</i>	267	2000	978	1378	533	-	5156
<i>Sorbus aucuparia</i>	489	2444	-	-	-	-	2933
Третий этап демутации (125 лет) - кв. 95, выд. 9.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	6	-	-	11	28	45
<i>Betula pubescens</i>	203	113	25	10	20	20	391
<i>B. pendula</i>	-	-	-	-	-	-	
<i>Picea abies</i>	25	266	311	74	20	10	706
<i>Quercus robur</i>	74	25	49	24	35	15	223
<i>Alnus glutinosa</i>	244	790	89	-	2	133	1258
<i>Acer platanoides</i>	42953	4489	10	10	10	-	47472
<i>Tilia cordata</i>	30	269	103	5	-	-	407
<i>Malus sylvestris</i>	250	412	6	-	12	-	680
<i>Populus tremula</i>	200	74	-	-	7	-	281
<i>Fraxinus excelsior</i>	15	89	-	-	-	-	104
<i>Euonymus verrucosa</i>	84	859	183	69	548	35	1779
<i>Corylus avellana</i>	119	286	123	99	262	128	1017
<i>Frangula alnus</i>	272	123	79	20	-	-	494
<i>Sorbus aucuparia</i>	242	247	-	-	10	-	499
<i>Viburnum opulus</i>	153	168	-	-	-	-	321
<i>Padus avium</i>	-	74	-	-	-	-	74

4.5.1.6. Восстановление структуры птичьего населения

Структура птичьего населения. В 65-летнем сосняке с выровненной структурой всех ярусов общая плотность населения гнездящихся птиц составила 35,4 пары на 10 га. Всего за период учетов на пробной площадке отмечено 24 вида птиц, принадлежащих к 13 семействам и 4 отрядам. Однако лишь 13 видов имели на площадке гнездовые территории. Птичье население этой площадки отличается олигодоминантной структурой - доминируют всего 3 вида (зяблик - *Fringilla coelebs* L., пеночка-трещётка - *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) и конек лесной - *Anthus trivialis* (L.)). На их долю приходится 84 % пар от всего гнездящегося населения птиц.

На второй площадке в зрелом 125-летнем сообществе с развитой горизонтально-ярусной мозаичностью общая плотность населения гнездящихся птиц составила 68,9 пар на 10 га. На этой площадке отмечено 36 видов из 5 отрядов и 18 семейств, причем 21 вид - гнездящиеся. Птичье население старовозрастного леса характеризуется полидоминантной структурой - доминируют 6 видов (зяблик, пеночка-трещётка, зарянка - *Erithacus rubecula* (L.), теньковка - *Phylloscopus collybita* (Vieill.), славка черноголовая - *Sylvia atricapilla* (L.) и поползень - *Sitta europaea* L. На их долю приходится 73 % от общего числа пар, гнездящихся на площадке.

Таким образом, по мере формирования оборота поколений древесных растений и "оконной" структуры сообщества общая плотность населения гнездящихся птиц возрастает в 2 раза, а количество видов в 1,5 раза. На

возрастание видовой насыщенности сообщества птицами в ходе демутационных процессов указывают также основные индексы видового богатства и разнообразия (табл. 4.8). Одновременно уменьшается индекс доминирования и увеличивается индекс выровненности, что свидетельствует о выравнивании ценотической значимости видов.

Приведенные факты показывают, что на изменение структуры населения птиц в ходе демутационных процессов существенное влияние оказывает возрастание мозаичности ценоза, при котором увеличивается количество ресурсов. Так, многочисленные "окна", заросшие молодыми деревьями и кустарниками, дупла на старых деревьях и вывалы служат в качестве дополнительных мест для укрытия и гнездования птиц. Одновременно с появлением перегнивающих колод и плодоносящих кустарников (лещины, калины и др.) расширяется спектр пищевых ресурсов для птиц.

Таблица 4.8. Основные параметры структуры орнитокомплексов на разных этапах развития сосняков.

Basic indexes of bird communities structure for different stages of pine forest development.

Параметры	Возраст сосняков	
	65 лет	125 лет
Квартал (выдел)	76 (1)	95 (9)
Общая плотность населения		
гнездящихся птиц (пар на 10 га)	35,4	68,9
Видовое богатство:		
общее количество видов	24	36
число гнездящихся видов	13	22
индекс Маргалефа	2,68	4,48
Видовое разнообразие:		
индекс Шеннона-Уивера	1,61	2,39
Концентрация доминирования:		
индекс Симпсона	0,30	0,16
Выровненность:		
индекс Пиелу	0,63	0,76
Экологические группы гнездящихся		
птиц: гнезда открытого типа, %	72,2	58,2
гнезда закрытого типа, %	20,4	16,5
дуплогнездники, %	7,4	25,3

4.5.1.7. Заключение

Анализ сообществ зандровых местностей показал, что в ходе восстановительных смен ведущая роль в организации ценоза постепенно переходит от экотопа к популяционной жизни дерева-эдификатора. Специфика демутационных смен зандровых местностей проявляется в следующем: 1) на начальных этапах восстановительных смен из-за бедности песчаного субстрата доминирующие позиции принадлежат бореальным растениям, особенно мхам и кустарничкам; 2) периодически провоцируемые человеком пожары способны полностью уничтожить мохово-кустарничковый покров, а также перегнойно-аккумулятивный горизонт, и задержать восстановительные процессы на неопределенно долгое время на начальных этапах сукцессии; 3) при отсутствии пожаров и по мере восстановления устойчивого оборота поколений в популяциях ели, дуба и других лиственных видов, сосновые сообщества зандровых местностей способны постепенно преобразоваться в полидоминантные елово-широколиственные леса с вкраплениями ольшаников в пониженных частях рельефа. При этом ведущая роль в напочвенном покрове переходит от моховой и кустарниковой синузий к травянистой.

4.5.2. Демутационные смены лесной растительности моренно-зандровых местностей

Эта группа местностей характеризуется более богатым суглинистым субстратом, повышенным полого-склоновым рельефом, в котором отсутствуют западины, характерные для зандровых местностей (см. раздел 4.2). В современном растительном покрове моренно-зандровых местностей также широко представлены сосновые леса, сформированные из культур на месте неоднократных рубок. В их подросте на всем пространстве моренно-зандровых местностей присутствуют дуб и ель (рис. 4.9). В последовательном развитии сосняков выделяется несколько этапов.

На первом этапе демутации (35 лет), в отличие от зандровых местностей, развиваются сосняки разнотравные (*Pinetum varioherbosum*). Во флористическом составе которых преобладают бореальные и неморальные виды (табл. 4.9). Верхний ярус - А - сформирован в основном молодыми генеративными особями сосны и березы, ярус В - инвазионными популяциями дуба и ели. С начальных этапов развития в составе древесной синузии появляется клен остролистный. Его популяции представлены j подростом. Кустарниковая синузия, помимо типичных видов зандровых местностей (крушины и рябины), включает лещину. Однако ее популяции характеризуются низкой численностью и инвазионной онтогенетической структурой (табл. 4.10).

На втором этапе (55 лет) развития разнотравных сосняков отмечаются следующие изменения. Во-первых, во флористическом составе доля неморальных видов возрастает с 27% до 35%, а доля бореальных уменьшается до с 59 до 49%. (табл. 4.9). Во-вторых, спектр деревьев расширяется до 8 видов, кустарников - до 4. Появляются липа, осина, яблоня и бересклет бородавчатый. В-третьих, происходит существенное увеличение численности подроста деревьев. Так, по сравнению с первым этапом, плотность популяций клена остролистного возрастает в 23 раза. В этих условиях от полночленных и многочисленных популяций крушины остается только небольшое число j и in особей. Однако мощный полог подроста не мешает теневыносливому бересклету сформировать популяции с устойчивым оборотом поколений (табл. 4.10).

Третий этап демутации (135 лет) знаменуется преобразованием ассоциации *Pinetum varioherbosum* в *Querceto-Pinetum convallarioso-stellariosum*. Во флористическом составе ассоциации абсолютное доминирование переходит от бореальной к неморальной группе видов (табл. 4.8). Состав древесных растений сохранился на прежнем уровне. При этом популяции сосны представлены только старыми генеративными деревьями. Их плотность отличается низкими значениями и составляет всего 111 экз./га. В онтогенетической структуре дуба появляются средневозрастные и старые генеративные деревья. К этому времени существенно сокращается численность березы. В ярусе подроста сохраняется высокая численность популяций клена и липы, а также представлены в небольшом количестве особи ели. У части кустарников отмечаются полночленные популяции, в которой представлены все молодые онтогенетические группы и отдельные генеративные особи (табл. 4.9).

Таким образом, судя по набору видов, участвующих в сукцессионных преобразованиях, и по временному ряду развития популяций древесных растений, сосновые леса моренно-зандровых местностей заповедника способны со временем преобразоваться в климаксовые елово-широколиственные сообщества (рис. 4.9).

Однако до заповедания развитие сосновых сообществ часто прерывались сплошными рубками. В результате на их месте в настоящее время сформировались березово-осиновые сообщества (рис. 4.9). Особенности демутационные преобразования послерубочных сообществ рассмотрим на примере ассоциации *Betuleto-Tremuleto caricoso-stellariosum* (табл. 4.8).

В первые шесть десятилетий в относительно светлых березово-осиновых лесах в составе древесной и кустарниковой синузии представлен видовой спектр основных ценообразователей.

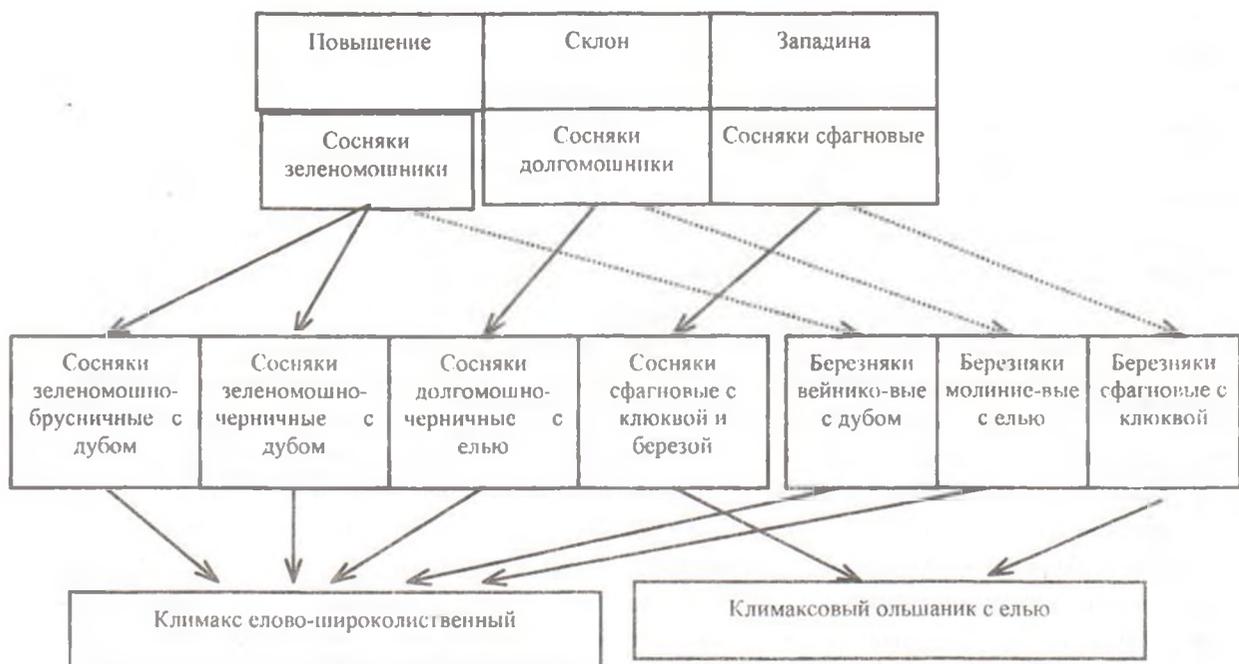


Рис. 4.8. Основные направления развития лесных сообществ в разных элементах мезорельефа зандровых местностей Неруссо-Деснянского Полесья. Сплошными стрелками показано направление естественного развития сообществ, пунктирными - развития при рубках.

Fig. 4.8. Basic trends of forest succession on mesorelief elements in zandr localities of Nerusso-Desnjansk Polesje. Solid line - natural successional trends, dotted line - trends modified by cuttings.

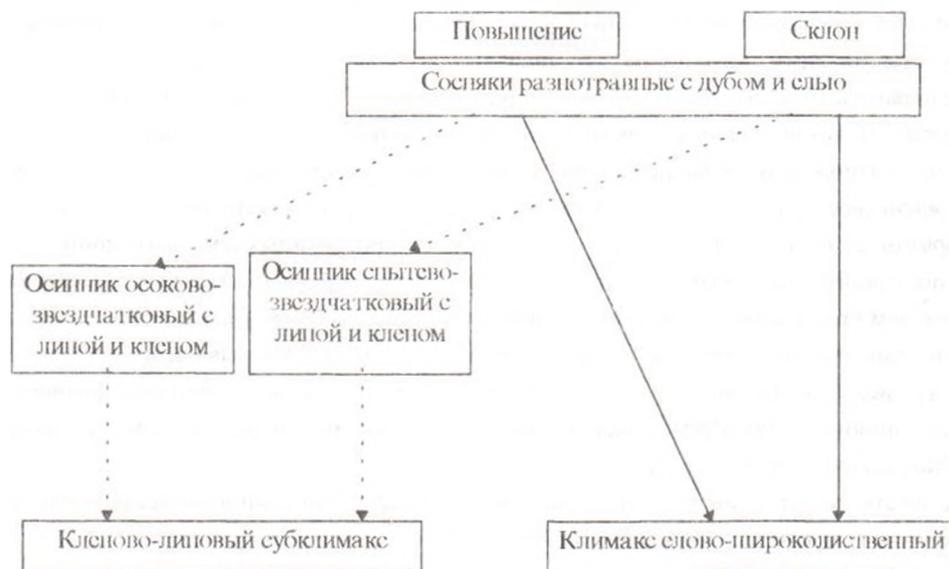


Рис. 4.9. Основные направления развития сосняков в разных элементах мезорельефа моренно-зандровых местностей Неруссо-Деснянского Полесья. Сплошными стрелками показано направление естественного развития сообществ, пунктирными - при рубках.

Fig. 4.9. Basic trends of pine forest succession on mesorelief elements in moraine-zandr localities of Nerusso-Desnjansk Polesje. Solid line - natural successional trends, dotted line - trends modified by cuttings.

Таблица 4.9. Эколого-ценотический спектр флоры сосудистых растений в сообществах моренно-зандровых местностей на разных этапах восстановительных смен.

Ecological-coenotic spectrum of vascular plants flora of communities in moraine-zandr localities on various stages of secondary successions.

Стадии восстановления	Соотношение эколого-ценотических групп, %			
	Неморальная	Бореальная	Лугово-опушечная	Черно-ольховая
Светлохвойные ценозы:				
1 этап	27	59	14	-
2 этап	35	49	11	5
3 этап	60	33	2	5
Лиственные ценозы:				
1 этап	57	29	5	9
2 этап	54	23	11	12
3 этап	69	20	11	-

Верхний ярус этих сообществ сформирован быстрорастущими березами и осинкой, а также генеративными особями дуба порослевого происхождения. В подросте, помимо липы и клена, в небольших количествах присутствуют инвазионные популяции ясеня, вяза и ели. Их присутствие поддерживается постоянным заносом зачатков из сообществ долин малых рек, где сохранились плодоносящие особи этих видов. Однако под влиянием рубки с начальных этапов восстановительных смен существенная роль принадлежит конкурентам дуба - вегетативно-подвижной липе и теневыносливому клену остролистному. Подрост дуба не способен противостоять затеняющему влиянию этих видов и отличается низкой численностью. Плотность семенного подростка дуба составляет всего 100-180 экз./га (табл. 4.11).

В 80-летнем сообществе липа и клен выходят в верхний ярус. К этому времени березы и осина практически полностью выпадают из сообщества, а часть ослабленного порослевого дуба переходит в G_3 онтогенетическое состояние. Под темным пологом липы и клена резко сокращается численность подростка дуба. Он представлен единичными особями. Полностью исчезают ясень и ель. В кустарниковой синузиде полночленные и инвазионные популяции преобразуются в фрагментарные с низкой численностью (табл. 4.11).

Изучение восстановительных смен в послерубочных сообществах на суглинистом субстрате моренно-зандровых местностей показывает, что рубки существенно ослабляют позиции светолюбивых деревьев (дуб, ясень) и растений со семенным возобновлением (ель), а также усиливают позиции теневыносливых (клен) и вегетативно-подвижных видов (липа). Эти преобразования древесной синузиды со временем приведут к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ субклимаксового типа (рис. 4.9).

Вывод. Таким образом, присутствие глинистых частиц в поверхностных отложениях моренно-зандровых местностей определяет своеобразие восстановительных смен растительности. Во-первых, относительно богатый субстрат способствовал сохранению в сообществах видов с высокой чувствительностью к богатству почвы, поэтому во флористическом составе сообществ господствующее положение с начальных этапов демулационных смен принадлежит видам неморальной группы (табл. 4.9). Во-вторых, по своим динамическим тенденциям сосновые сообщества способны постепенно преобразоваться в полидоминантные широколиственные леса. Этому благоприятствует светлый полог сосны, который не препятствует приживанию семенного поколения дуба и ели, а также их выходу в верхний ярус. В-третьих, на суглинистых почвах в подросте сосновых лесов сохранились в значительном количестве конкуренты дуба - липа и клен остролистный. При рубках сосновых лесов сукцессионные преобразования приводят к формированию олигодоминантных кленово-липовых сообществ.

4.6. Сукцессионные процессы в растительном покрове малых рек

Лесная растительность малых водотоков Неруссо-Деснянского Полесья относительно слабо подвергалась рубкам. Однако анализ литературы (Восточноевропейские..., 1994) и предварительные исследования территории заповедника (Евстигнеев, 1995) показывают, что движущей силой сукцессионных процессов в долинах малых рек, в отличие от водоразделов, выступает популяционная жизнь бобра (*Castor fiber*). Маршрутное обследование районов Неруссо-Деснянского Полесья, где браконьерство десятилетиями препятствовало нормальному функционированию популяций бобра выявило, что ценоотическое разнообразие в пойменных местностях ограничено только ассоциацией *Alnetum urticosum*, а флористический состав урезан, в основном, до видовой черноольховой свиты

Для восстановления растительности малых водотоков наиболее значимы следующие моменты деятельности бобра: 1) строительство запруд, при которой изменяется почвенно-гидрологический режим территории (Синицын, Русанов, 1989) и создается наиболее крупная неоднородность растительного покрова (Восточноевропейские..., 1994; Popadyuk et al., 1995); 2) использование территории по "переложной" системе, определяющая циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки (Евстигнеев, 1995). Задача работы - проанализировать сукцессионные изменения растительного покрова долин малых рек в связи с восстановлением нормального функционирования популяций бобра.

При решении этой задачи было исследовано 15 жилых и 10 заброшенных поселений бобров в долинах 5 малых рек, расположенных на территории заповедника "Брянский лес". По отношению к реке 1 порядка (Днепру) малые водотоки заповедника распределяются следующим образом: Солька и Злимя - речки 4 порядка; Скутянка, Дяблик и Драготинец - речки 5 порядка. Истоки всех рек связаны с низинными болотами, расположенными у подошвы моренно-зандровых местностей. Скутянка и Драготинец впадают в Сольку, а Дяблик в Злимялю. Устья Злимли и Сольки теряются в пойменных местностях реки Нерусса (3 порядок), которая является левым притоком Десны (2 порядок). Питание рек смешанное - грунтовое и атмосферное. Гидрологический режим Злимли, Скутянки, Дяблика и Драготинца в основном зависит от атмосферных осадков, поэтому они периодически пересыхают, не имеют постоянных русел и характеризуются слабо выработанными пологими долинами. Стабильным гидрологическим режимом отличается только Солька. Она подпитывается грунтовыми водами, поэтому для нее свойственно постоянное русло, хорошо выработанная долина с относительно крутыми берегами (табл. 4.12).

В пойменных местностях малых рек преобладают черноольховые леса, а по бортам долин - хвойно-широколиственные. В сукцессионных преобразованиях растительности, вызванных бобровой деятельностью, выделяются следующие этапы: 1) стадия действующих поселений; 2) луговая стадия на месте заброшенных поселений; 3) лесная стадия на месте заброшенных поселений.

Стадия действующих поселений. На этой стадии влияние бобровых поселений на растительный покров проявляется в строительстве запруд и в формировании особого режима береговой полосы. Строительство плотин обычно повышает уровень воды в долинах малых рек на 1-1,5 м. При этом формируются обширные бобровые затоны, водное зеркало которых достигает 2-6 га. Здесь преобладают водные сообщества двух ассоциаций - *Alnetum lemno-phragmitosum* и *Alnetum varioherbosum* (рис. 4.10).

Таблица 4.10. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сосняков моренно-зандровых местностей.

Ontogenetic structure of tree and shrub populations (stems/ha) in pine forests of moraine-zandr localities on various stages of secondary successions

Виды	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	Всего
<i>Pinetum varioherbosum</i> (35 лет). Кв. 46, выд. 17.							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	656	268	-	923
<i>Betula pubescens</i>	-	89	133	178	133	44	578

Таблица 4.10. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Quercus robur</i>	356	400	267	-	-	-	1022
<i>Acer platanoides</i>	178	-	-	-	-	-	178
<i>Picea abies</i>	-	44	89	89	-	-	222
<i>Corylus avellana</i>	44	89	-	-	-	-	133
<i>Frangula alnus</i>	2267	2311	1911	1600	356	17	8462
<i>Sorbus aucuparia</i>	844	1778	-	-	-	-	2622
<i>Pinetum varioherbosum</i> (55 лет). Кв. 76, выд. 1							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	44	311	-	355
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	42	180	-	222
<i>Quercus robur</i>	-	178	89	133	-	-	400
<i>Acer platanoides</i>	2000	1956	45	43	-	-	4044
<i>Picea abies</i>	-	-	89	-	-	-	89
<i>Tilia cordata</i>	89	5867	490	42	-	-	6489
<i>Populus tremula</i>	59	307	-	-	-	-	366
<i>Malus sylvestris</i>	968	3578	87	-	-	-	4625
<i>Frangula alnus</i>	311	133	-	-	-	-	444
<i>Corylus avellana</i>	-	133	-	-	222	222	577
<i>Sorbus aucuparia</i>	2089	1600	-	-	-	-	4845
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1556	222	49	47	36	2043
<i>Querceto-Pinetum convallarioso-stellariosum</i> (135 лет). Кв. 41, выд. 6							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	111	111
<i>Betula pendula</i>	-	22	-	22	-	-	44
<i>Quercus robur</i>	-	44	-	89	44	22	200
<i>Acer platanoides</i>	1511	733	244	-	-	-	2489
<i>Picea abies</i>	-	44	289	22	-	-	356
<i>Tilia cordata</i>	22	1444	200	-	-	-	1667
<i>Populus tremula</i>	67	489	-	-	-	-	556
<i>Frangula alnus</i>	467	622	689	244	22	-	2044
<i>Corylus avellana</i>	44	111	89	67	22	22	356
<i>Sorbus aucuparia</i>	133	1178	22	-	-	-	1333
<i>Euonymus verrucosa</i>	67	244	67	22	-	-	400

Таблица 4.11. Онтогенетическая структура популяций деревьев и кустарников (штук особей на 1 га) на разных этапах развития сообществ, сформированных на месте рубки (моренно-зандровые местности).

Ontogenetic structure of tree and shrub populations (stems/ha) in successive communities produced by cuttings of mixed forests on moraine-zandr localities

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	
Асс. <i>Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum</i> (25 лет). Кв. 47, выд. 7							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	15	30	30	75
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	59	30	-	89
<i>Populus tremula</i>	74	15	-	178	770	311	1348
<i>Quercus robur</i>	15	-	163	30	30	-	238
<i>Tilia cordata</i>	89	978	2622	104	30	-	3823
<i>Acer platanoides</i>	3585	1111	252	44	-	-	4992

Таблица 4.11. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ulmus glabra</i>	15	326	178	30	-	-	549
<i>Picea abies</i>	-	-	-	-	15	-	15
<i>Corylus avellana</i>	74	119	44	30	29	296	592
<i>Euonymus verrucosa</i>	17	13	15	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	341	978	-	-	-	-	1319
<i>Frangula alnus</i>	80	107	71	9	19	17	303
Acc. Tremuleto-Betuletum caricoso-stellariosum (45 лет). Кв. 46, выд. 14							
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	-	53	338	391
<i>Betula pubescens</i>	9	-	62	18	80	53	222
<i>Populus tremula</i>	489	-	10	8	79	348	934
<i>Quercus robur</i>	71	107	9	9	36	89	321
<i>Tilia cordata</i>	356	2302	818	400	151	53	4080
<i>Acer platanoides</i>	1778	756	364	44	-	18	2960
<i>Ulmus glabra</i>	100	96	36	-	9	-	241
<i>Picea abies</i>	-	9	-	-	-	-	9
<i>Malus sylvestris</i>	18	116	18	-	-	-	151
<i>Fraxinus excelsior</i>	9	36	-	-	-	-	44
<i>Corylus avellana</i>	53	204	302	36	44	9	648
<i>Euonymus verrucosa</i>	133	1147	62	-	-	-	1342
<i>Padus avium</i>	-	80	-	-	-	-	80
<i>Sorbus aucuparia</i>	142	27	18	43	11	8	249
Acc. Tilieto-Querceto-Aceretum aegopodioso-caricosum (85 лет). Кв. 46, выд. 33							
<i>Quercus robur</i>	51	-	-	-	122	46	222
<i>Acer platanoides</i>	1289	-	889	222	44	-	2444
<i>Tilia cordata</i>	-	356	267	-	89	-	711
<i>Ulmus glabra</i>	89	441	346	-	-	14	890
<i>Populus tremula</i>	1200	214	-	-	-	-	1414
<i>Sorbus aucuparia</i>	23	-	-	-	-	-	23
<i>Corylus avellana</i>	-	153	93	-	-	-	246
<i>Euonymus verrucosa</i>	188	112	99	-	-	-	399

Первая ассоциация занимает центральные глубоководные участки затона с 1,5 м слоем воды. При таком уровне затопления происходит интенсивное разреживание верхнего яруса черной ольхи. Его средняя сомкнутость составляет всего 5%. Во флористическом составе ценозов доминируют водно-болотные растения. На их долю приходится 49%. Среди этой группы с высоким постоянством (IV-V баллы встречаемости) отмечены три свободно плавающих вида - *Lemna minor*, *Spirodella polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, и два земноводных растения - *Phragmites australis*, *Carex riparia*. Несмотря на обводненный характер сообществ, во флористическом составе этой ассоциации присутствуют также черноольховые (30%), лугово-опушечные (9%), неморальные (4%) и бореальные (8%) растения (табл. 4.13, 4.15). Эти растения характеризуются низкими баллами встречаемости, поскольку их распространение в затоне ограничено верхними частями ольховых кобл, которые расположены выше уровня затопления.

В сообществах *Alnetum lemno-so-phragmitosum* видовой состав древесной и кустарниковой синузид ограничен 5 видами: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea* и *Salix caprea* (табл. 4.14). Популяции ольхи характеризуются регрессивно-инвазионной структурой, в которой представлены в небольшом

количестве j , m и g_3 особи (табл. 4.15). Старые генеративные деревья сохранились от прежних сообществ. Они еще не успели погибнуть при затоплении. Другие виды в древесной синузии появляются только периодически, поскольку, из-за регулярного повышения уровня воды они погибают.

Таблица 4.12. Общая характеристика малых рек заповедника "Брянский лес".

General characteristic of small rivers in "Bryansky Les" Reserve.

Характеристики	Реки				
	Солька	Злимя	Скутянка	Дяблик	Драгогинец
1. Порядок реки по отношению к реке 1 порядка - Днепру	4	4	5	5	5
2. Общая протяженность, км	29	18	8	5	3
3. Протяженность в заповеднике, км	6	18	5	5	3
4. Ширина долины в среднем течении, м	500-1250	250-1250	225-500	125-375	125-375
5. Ширина поймы в среднем течении, м	100-375	75-750	30-350	50-350	50-250
6. Ширина русла в среднем течении, м	2-4	1-2	1-1.5	0.5-2	0.5-2
7. Глубина реки в среднем течении	0.3-0.5	0.2-0.5	0.1-0.3	0.1-0.3	0.1-0.3
8. Относительное превышение бортов над днищем, м	5-8	2-3	1-2	1-2	2-3
9. Число жилых поселений бобров в пределах заповедника	4	8	2	-	1
10. Число заброшенных поселений бобров в пределах заповедника	3	2	3	2	-

Примечание. Число жилых и заброшенных поселений приводится по данным 1995 года.

Сообщества второй ассоциации (*Alnetum varioherbosum*) расположены ближе к бортам бобрового затона. Здесь уровень воды не бывает выше 30-50 см. Это отражается на характере сообщества. Во-первых, отмирание генеративных особей ольхи менее интенсивно, поэтому сомкнутость верхнего яруса выше и составляет в среднем 30%. Во-вторых, во флористическом составе доминируют 2 группы видов: водно-болотная (37%) и черноольховая (29%). Меньшим видовым составом отличаются лугово-опушечные (14%), бореальные (10%) и неморальные (10%) растения (табл. 4.13). Среди водно-болотных растений с высоким постоянством встречаются в основном земноводные растения, у которых значительная часть побеговой системы возвышается над поверхностью воды, а корни прикреплены ко дну водоема (*Phragmites australis*, *Carex riparia*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Oenanthe aquatica*). В черноольховой группе с высокой встречаемостью отмечено 12 видов - *Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Galium palustre*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*. Представители лугово-опушечных, неморальных и бореальных видов характеризуются невысокими баллами встречаемости (табл. 4.14). Это связано с тем, что их приживание ограничено приствольными повышениями ольхи и перегнивающими колодами. Состав древесной синузии в этой ассоциации характеризуется высоким разнообразием (табл. 4.14). Однако это явление временное. Затопление со временем существенно сократит видовой состав древесных растений, который будет представлен только малочисленными популяциями ольхи черной и случайными сеянцами других видов. В результате на всем пространстве бобрового озера сформируется растительность только одной ассоциации - *Alnetum lemnosophragmitosum* (рис. 4.10).

На берегу вдоль затонов бобры способны в течение нескольких лет практически полностью уничтожить древесную растительность, сосредоточенную в полосе шириной 10-15 м. При этом происходит резкое осветление сообществ и преобразование прирусловых лесов в поляны. По характеру растительности выделяются две группы полян (рис. 4.10).

Таблица 4.13. Эколого-ценотический состав сообществ, сформированных на месте бобровых поселений (в %).

Ecological-coenotic composition of communities produced by beaver colonies (%)

Стадия развития растительности на бобровых поселениях	Эколого-ценотическая группа				
	Водно-болотная	Лугово- опушечная	Черноольховая	Неморальная	Бореальная
1. Стадия действующих затонов					
Обводненные редко-ствольные ольшаники рясково-тростниковые	49	9	30	4	8
Обводненные ольшаники разнотравные	37	14	29	10	10
Неморальные поляны	19	22	23	23	13
Лугово-опушечные поляны	25	30	21	12	12
2. Луговая стадия заброшенных затонов:					
Водные многокоренниково- рдестовые сообщества	67	13	20	-	-
Луговые сообщества с проточным увлажнением	30	29	27	4	10
Луговые сообщества со среднепоемным режимом увлажнения -	19	44	21	10	6
3. Лесная стадия заброшенных затонов					
Ольшаник крапивовый	23	22	26	18	11
Ольшаник ясенево-крапивовый	9	10	33	37	11

Прирусловые поляны первой группы чаще встречаются на территории недавних поселений - в первые три года. В этот период лесная среда береговой полосы еще не полностью уничтожена. Среднее проективное покрытие древесного яруса составляет 20%, яруса подроста и подлеска - 40%. Это обстоятельство отражается на ценотическом составе и флористической структуре сообществ. Здесь формируются поляны, в растительном покрове которых сильны позиции неморальных растений (табл. 4.13, 4.15). Общее проективное покрытие этих видов не уступает черноольховой группе и в 2 раза выше лугово-опушечной. Одновременно количество видов на полянах недавних поселений бобров характеризуются практически равным соотношением долей неморальных (23%), черноольховых (23%) и лугово-опушечных (22%) растений. Меньшим числом отличаются водно-болотные (19%) и бореальные (13%) виды. Среди неморальных видов с высоким постоянством отмечены *Acer platanoides*, *Carex pilosa*, *Quercus robur*, *Stellaria holostea* и *Tilia cordata*, среди черноольховых - *Alnus glutinosa*, *Carex elongata*, *Deschampsia caespitosa*, *Epilobium ciliatum*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata* и *Solanum dulcamara*. В группе бореальных растений высокая встречаемость характерна для *Betula pubescens*, *Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis* и *Trientalis europaea*, а в группе лугово-опушечных - только для *Juncus effusus* (табл. 4.14).

Прирусловые поляны второй группы чаще встречаются на территории старых бобровых поселений, возраст которых составляет не менее 4 лет. К этому времени бобры практически полностью уничтожают ярус деревьев, подроста и подлеска. Проективное покрытие древостоя снижается до 5%, а подлеска и подроста - до 10%. Несмотря на интенсивную эксплуатацию прирусловых полей, здесь сохраняются единичные представители большинства древесных растений (табл. 4.14). Одновременно в растительном покрове полей меняется ценотическая значимость отдельных групп растений: общее проективное покрытие лугово-опушечных растений становится равным черноольховым и в 7 раз превышает покрытие неморальных видов. Во флористическом составе возрастает доля лугово-опушечных (30%) и сокращается доля неморальных растений (12%). На долю водно-болотных растений приходится 25%, черноольховых - 21%, бореальных - 12% (табл.

4.13). При этом практически полностью исчезают неморальные и темнохвойные растения с высокой встречаемостью. Среди черноольховых растений с высоким баллом постоянства отмечены *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata* и *Solanum dulcamara*, среди лугово-опушечных - *Juncus effusus* и *Phalaroides arundinacea*, среди водно-болотных - *Carex pseudocyperus*, *Phragmites australis*, *Salix cinerea* и *Scirpus sylvaticus* (табл. 4.14).

Поселение бобров обычно осваивает затон и прилегающую к нему территорию 5-10 лет. В течение этого времени они создают условия для формирования водно-болотных сообществ, держат под контролем популяции древесных растений, препятствуют зарастанию ими береговой полосы и поддерживают на ней режим поляны, необходимый для развития лугово-опушечных растений.

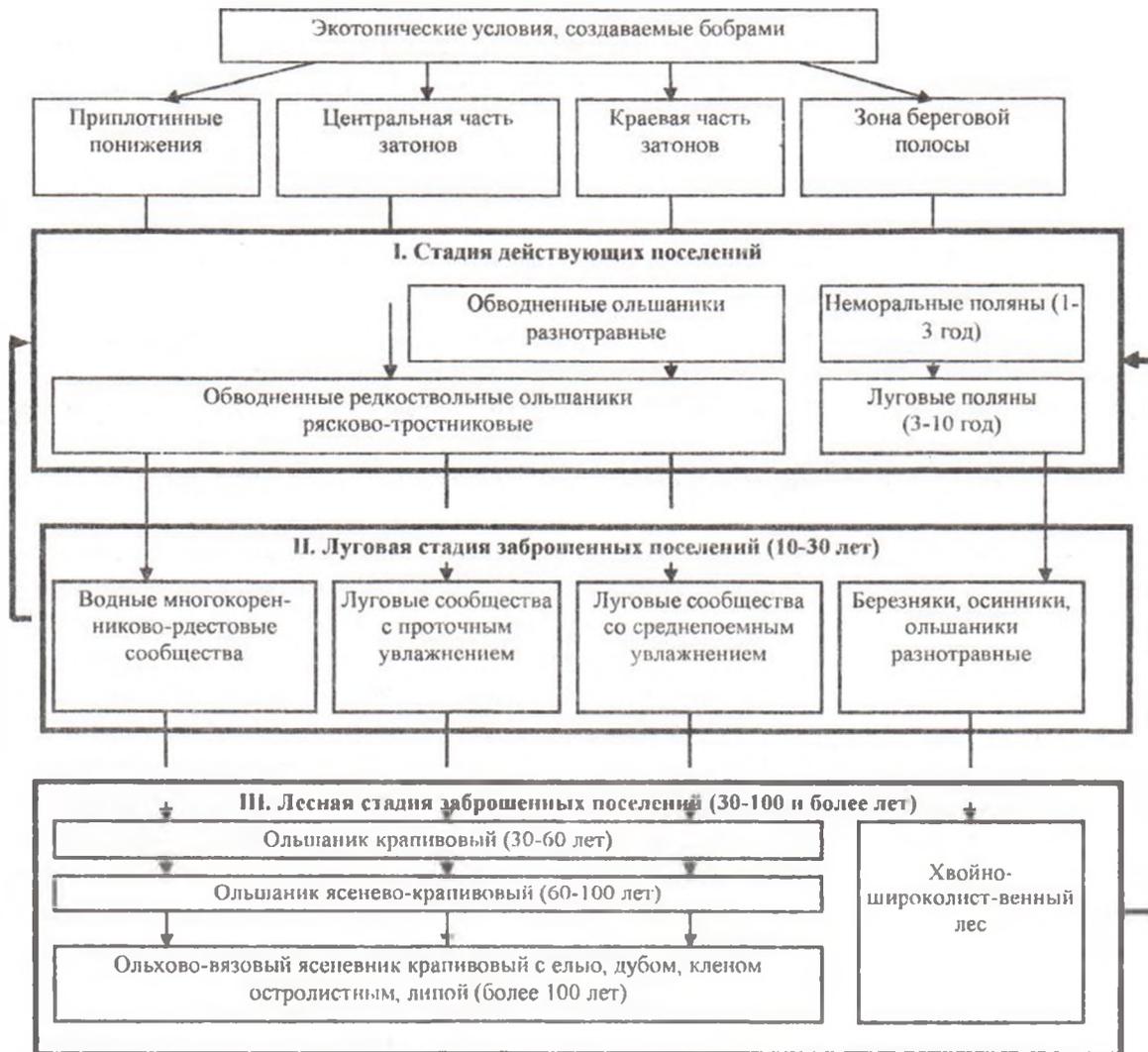


Рис. 4.10. Схема циклического развития растительности в долинах малых рек, освоенных бобрами.
 Fig. 4.10. Scheme of cyclic development of vegetation in small river valley settled by beaver.

Луговая стадия заброшенных поселений. В условиях заповедника к 5-10 годам на территории поселения бобров полностью уничтожается древесная растительность. После этого бобры забрасывают пруды и уходят в другие места, а плотина разрушается весенними паводками. Спад воды и полное отсутствие древесного яруса определяют формирование лугов на большей части затона. Экоtopические условия в пределах

спущенного пруда характеризуется неоднородностью гидрологического режима. Это отражается на характере растительности (рис. 4.10).

В приплотинных понижениях, которые были сформированы бобрами при выгребании грунта, возникают небольшие (200-600 м²) хорошо прогреваемые заводи. Здесь развивается водно-болотная растительность, представленная в основном ассоциацией *Spirodello-Potamogetosum* (рис. 4.10). Во флористическом составе доминирует водно-болотные (67 %), в меньшем количестве встречаются черноольховые (20 %) и лугово-опушечные (13 %) виды. Неморальные и бореальные растения полностью отсутствуют (табл. 4.13). В сообществах отмечено 45 видов, из которых постоянными являются 20 растений: 14 относятся к водно-болотной группе (*Agrostis stolonifera*, *Calla palustris*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Hottonia palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Oenanthe aquatica*, *Potamogeton gramineus*, *P. trichoides*, *Spirodela polyrrhiza*), 4 - к черноольховой (*Alnus glutinosa*, *Cardamine amara*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*) и 2 вида - к лугово-опушечной (*Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*) (табл. 4.14).

На остальной территории заброшенных бобровых затонов формируются сообщества лугового типа: 1) непосредственно у русла реки развиваются луга с проточным режимом увлажнения; 2) ближе к берегу - среднепоемные луга (рис. 4.10).

Среди луговых сообществ с проточным режимом чаще встречается ассоциация *Phalaroidoso-Phragmitosum*. Флористический состав характеризуется близким соотношением доли водно-болотных (30%), лугово-опушечных (29%) и черноольховых (27%) растений. Приживание бореальных и неморальных видов ограничено старыми коблами, поэтому они представлены единичными растениями. На этих лугах отмечено 111 видов. Из них постоянными являются 11 растений: 5 принадлежит черноольховой группе (*Alnus glutinosa*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*), 4 - водно-болотной (*Alisma plantago-aquatica*, *Carex pseudocyperus*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*), 2 - лугово-опушечной (*Alopecurus aequalis*, *Phalaroides arundinacea*).

Луга на среднепоемных участках представлены, в основном, ассоциацией *Scirposo-Urticoso-Phragmitosum*. Во флористическом составе абсолютное господство переходит к лугово-опушечным растениям и достигает 44%. Доля видов черноольховых сообществ составляет всего 21%, водно-болотных - 19%, неморальных - 10%, бореальных - 6% (табл. 4.13). В описаниях этих сообществ отмечено 223 (табл. 4.14). Постоянными являются 14 растений: 8 - виды черноольховых сообществ (*Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Urtica dioica*), 3 - лугово-опушечных (*Juncus effusus*, *Lythrum virgatum*, *Phalaroides arundinacea*) и 3 - водно-болотных (*Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus*). На этой стадии развития растительности происходят существенные изменения в кустарниковой и древесной синузиях. Во-первых, видовой спектр кустарниковой синузии расширяется до 16 растений, из которых 11 относятся к роду *Salix* (табл. 4.14). Однако во всех исследованных местообитаниях популяции кустарников малочисленны и фрагментарны. Это связано с высокой сомкнутостью луговых ценозов, которая на большей части спущенных затонов достигает 95-100%. Во-вторых, появляются первые признаки восстановления лесной растительности. С уходом бобров и со спадом воды активизируется возобновление ольхи черной. На всем протяжении спущенного затона формируются инвазионные популяции ольхи черной, численность которых существенно увеличивается и достигает 700-1500 экз. на га. Происхождение популяций - семенное. Сеянцы появляются на полуразрушенных коблах и на валеже. Численность популяций других деревьев чрезвычайно низка. Они не способны конкурировать с популяциями ольхи за место в верхнем ярусе. В-третьих, бобровые поляны на берегу превращаются в мелколиственные сообщества, представленные разнотравными березняками, осинниками и ольшаниками. Эти сообщества со временем преобразуются в хвойно-широколиственные ценозы (рис. 4.10).

Таким образом, уход бобров, с одной стороны, определяет преобразование водных сообществ в луговые, а с другой, снимает контроль над популяциями деревьев, которые со временем меняют луговой тип

растительности на лесной. Длительность существования лугов определяется временем, необходимым древесным растениям для формирования сомкнутого полога. В условиях заповедника длительность луговой стадии обычно составляет 30-40 лет.

Лесная стадия заброшенных поселений. На заросших лесом бобровых затоках формируются черноольховые сообщества двух ассоциаций - *Alnetum urticosum* и *Alnetum fraxineto-urticosum* (рис. 4.10). Они отличаются возрастом, мозаично-ярусной структурой, флористическим составом и популяционными характеристиками древесных растений.

К 30-40 годам на месте заброшенных бобровых затонов формируются сообщества ассоциации *Alnetum urticosum*. Они характеризуются выровненным верхним ярусом, проективное покрытие которого достигает 80-90%. Высокая сомкнутость яруса эдификатора отражается на флористическом составе сообщества и на состоянии популяций подчиненных синузид. В этих сообществах доля относительно светолюбивых лугово-опушечных видов сокращается в 2 раза и составляет 22%. Количество видов черноольховых сообществ увеличивается до 26 %, а неморальных - до 18%. Доля водно-болотных и бореальных растений остается на прежнем уровне (табл. 4.13). В геоботанических описаниях отмечено 156 видов (табл. 4.14). Постоянными являются 20 видов: 1 вид - к бореальным (*Dryopteris carthusiana*). 3 вида - к водно-болотным (*Caltha palustris*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus*), 16 видов - к черноольховым (*Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Persicaria hydropiper*, *Ranunculus repens*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*).

В древесной синузид абсолютное господство принадлежит популяциям ольхи, в которых доминируют молодые генеративные и виргинильные особи. Их плотность превышает 2000 особей на га. К 30-40 годам часть особей ольхи достигла средневозрастного генеративного состояния (табл. 4.16). Несмотря на регулярное плодоношение ольхи, под ее пологом практически полностью отсутствует подрост. На 1 га сообщества было встречено всего 42 особи j онтогенетического состояния крайне низкой жизнеспособности. Видимо, низкая освещенность и излишек сырой субстрат торфяно-перегнойных почв препятствуют приживанию семян. Популяции других представителей древесной синузид практически полностью отсутствуют в условиях этих сообществ (табл. 4.16). Темный полог ольхи также препятствует нормальному функционированию популяций кустарниковой синузид. Во-первых, видовой состав кустарников снижается до 12 растений (табл. 4.14). Сообщества покинули наиболее светолюбивые растения (*Salix pentandra*, *S. viminalis*, *S. vinogradovii*, *S. alba*, *S. caprea*, *S. aurita*, *S. fragilis*). Во-вторых, сохранившиеся популяции имеют инвазионную и фрагментарную онтогенетическую структуру, а также отличаются низкой численностью. Развитие популяций с инвазионными спектрами (*Padus avium*, *Viburnum opulus*) тормозится низкой освещенностью. Фрагментарные популяции, представленные одной или двумя онтогенетическими группами - это остатки от прежних сообществ.

Таким образом, к 30-40 годам ведущая роль в организации сообществ заброшенных затонов переходит к дереву-эдификатору (ольхе черной). В это время эдификаторная роль ольхи проявляется: 1) в формировании выровненной структуры верхнего полога и в создании напряженного светового режима внутри сообщества; 2) в задержке развития популяций древесных растений; 3) в переходе доминирования от лугово-опушечных растений к черноольховым.

К 60-70 годам сообщество *Alnetum urticosum* сменяется ассоциацией *Alnetum fraxineto-urticosum*. В этот период в верхнем ярусе формируются окна и его сомкнутость снижается до 40%. Формирование оконной структуры связано с появлением в составе популяций ольхи старых генеративных деревьев. Эти особи, достигая предельного возраста (60-110 лет), постепенно вываливаются и формируют прогалины в верхнем ярусе. Одновременно в структуре почвенного покрова появляются перегнивающие стволы деревьев, а также увеличивается мощность перегнойно-аккумулятивного горизонта.

Структурные изменения сообщества определяют флористические преобразования сообществ. На этом этапе развития сообществ, судя по общему проективному покрытию, ценотическая значимость видов

неморальной группы возрастает в 5 раз по сравнению с предыдущим этапом, а нитрофильных растений - в 3 раза. Одновременно в количественном составе доля видов неморальной группы увеличивается в 2 раза, а черноольховых - всего на 7%. На этом фоне процент лугово-опушечных растений сокращается в 2 раза, а водно-болотных - в 2,5. Доля бореальных видов остается на прежнем уровне (табл. 4.13). В 12 геоботанических описаниях этой ассоциации отмечено 76 видов (табл. 4.14). Из них постоянными являются 15 видов. 1 водно-болотный (*Caltha palustris*), 1 лугово-опушечный (*Phalaroides arundinacea*), 2 бореальных (*Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*), 3 неморальных (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Stellaria nemorum*), 9 черноольховых (*Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*).

Возрастные изменения сообществ определяют существенные преобразования в древесной синузии. К настоящему моменту в старых ольшаниках сформирован четкий ярус подроста, состоящий из ясеня обыкновенного, ольхи черной и вяза шершавого. Детальный анализ возраста подроста позволяет понять картину его появления в сообществе. Сначала появились подрост ясеня и ольхи. Это произошло 20-26 лет назад. Вся волна возобновления развилась из семян. Специфичность экологии ясеня и ольхи отразилась на характере их размещения в сообществе. Сеянцы ясеня предпочитали приживаться непосредственно на торфяно-перегнойном субстрате, а проростки ольхи - на колодах старых деревьев (табл. 4.17). При этом ольха преимущество в развитии получала в окнах, а ясень - под пологом верхнего яруса. Ко времени исследования все особи этих видов достигли v-онтогенетического состояния, а некоторые стали генеративными (табл. 4.18). Различное отношение ясеня и ольхи к свету отразилось на современной онтогенетической структуре их популяций. У ольхи из-за слабой теневыносливости (Погребняк, 1968) j и m фракция подроста полностью отсутствует в нижних ярусах. Это свидетельствует о неустойчивости ее популяции в сообществе. У ясеня иная ситуация. На ранних этапах онтогенеза ясень отличаясь высокой теневыносливостью (Евстигнеев, 1988, 1991). Он способен в больших количествах накапливаться среди высокоствольных ольшаников и длительное время (10-15 лет) ожидать улучшения световой обстановки. Так, плотность j и m подроста ясеня составляет около 3 тыс. особей на га. (табл. 4.18). Нормальная жизнеспособность v подроста и высокая плотность населения - залог нормального существования популяций ясеня на этой территории в будущем. Следующим в сообществе появился вяз. Его внедрение началось 16-19 лет назад. Семена вяза чаще прорастали на торфяно-перегнойном субстрате (табл. 4.17). Вяз, обладая высокой эффективностью использования света и значительной скоростью роста (Восточноевропейские..., 1994), в настоящее время также достиг онтогенетического состояния v. Благодаря высокой теневыносливости в популяции вяза формируется многочисленный j и m подрост, который позволит ему в будущем сформировать устойчивый оборот поколений. Одновременно в древесной синузии появляются клен, ель, дуб и липа. Их популяции характеризуются инвазионной и фрагментарной структурой (табл. 4.18). Освоение дубом, елью, липой и кленом этих сообществ ограничено только старыми ольховыми коблами.

Таблица 4.14. Флористический состав и встречаемость сосудистых растений (в баллах*) на месте действующих и заброшенных поселений бобров в долинах малых рек заповедника.

Floristic composition and occurrence of vascular plants (ranged by score *) in areas with alive or abandoned beaver settlements in small river valley.

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество описаний	20	16	14	21	11	19	42	41	12	196
ЯРУС А										
Среднее покрытие яруса, %	5	30	20	5	5	1	5	75	45	
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	3	5	2	1	5	2	3	5	5	3
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Betula pendula</i> Roth	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1
<i>Populus tremula L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Quercus robur L.</i>	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1
<i>Tilia cordata Mill.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	2	1	3	1	-	-	-	1	-	1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1
ЯРУС В										
Среднее покрытие яруса, %	5	10	40	10	-	5	5	5	30	
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ										
<i>Salix cinerea L.</i>	1	2	3	1	-	1	3	2	1	2
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ										
<i>Salix aurita L.</i>	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>S. myrsinifolia Salisb.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>S. pentandra L.</i>	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. phylicifolia L.</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>S. triandra L.</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. viminalis L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. vinogradovii A. Skvorts.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa (L.) Gaertn.</i>	5	5	3	3	-	4	3	3	5	3
<i>Ribes nigrum L.</i>	-	1	-	-	-	-	1	1	1	1
<i>Viburnum opulus L.</i>	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	1	1	1
<i>Betula pendula Roth</i>	-	-	1	2	-	2	1	1	-	1
<i>Corylus avellana L.</i>	-	-	3	1	-	-	-	1	1	1
<i>Fraxinus excelsior L.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	4	1
<i>Padus avium Mill.</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	1	1
<i>Populus tremula L.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Quercus robur L.</i>	-	1	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Salix caprea L.</i>	1	-	2	1	-	-	1	-	-	1
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	-	1	2	-	-	-	1	1	1	1
<i>Swida sanguinea (L.) Opiz.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Tilia cordata Mill.</i>	-	1	4	1	-	1	1	1	1	1
<i>Ulmus glabra Huds.</i>	-	-	1	-	-	-	-	1	4	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	-	2	4	3	-	1	1	1	-	1
<i>Frangula alnus Mill.</i>	2	2	3	1	-	1	1	1	-	1
<i>Picea abies (L.) Karst.</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
ЯРУС С										
Среднее покрытие яруса, %	55	70	75	90	85	95	95	85	95	
ВОДНО-БОЛОТНЫЕ ВИДЫ										
<i>Agrostis stolonifera L.</i>	1	-	1	2	4	1	3	1	-	1
<i>Alisma plantago-aquatica L.</i>	1	3	1	1	1	4	3	2	-	2
<i>Calamagrostis canescens (Web.) Roth</i>	1	3	3	3	-	2	3	2	1	2
<i>Calla palustris L.</i>	-	1	-	-	4	1	1	1	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Callitriche palustris</i> L.	-	1	1	1	1	1	1	1	-	1
<i>Caltha palustris</i> L.	1	3	-	-	-	-	1	4	4	2
<i>Carex acuta</i> L.	1	-	2	2	-	3	2	1	-	1
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	2	1	1	1	-	-	2	1	-	1
<i>C. appropinquata</i> Schum.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>C. cespitosa</i> L.	-	2	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>C. diandra</i> Schrank	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. pseudocyperus</i> L.	3	5	2	5	5	4	3	1	-	3
<i>C. riparia</i> Curt.	4	5	2	3	-	2	2	1	-	2
<i>C. rostrata</i> Stokes	-	-	-	-	3	1	2	1	-	1
<i>C. vesicaria</i> L.	1	1	2	2	-	3	1	2	-	1
<i>Cicuta virosa</i> L.	3	4	2	1	5	3	2	1	-	2
<i>Comarum palustre</i> L.	1	1	2	2	-	1	1	1	-	1
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	3	2	1	4	3	2	1	-	2
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	2	2	1	1	3	3	2	2	1	2
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	-	-	-	1	1	1	1	-	-	1
<i>Hottonia palustris</i> L.	-	2	-	1	5	3	2	1	-	2
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	5	3	1	-	5	1	-	-	-	2
<i>Lemna minor</i> L.	4	4	3	1	5	3	1	1	-	2
<i>L. trisulca</i> L.	3	3	1	-	5	3	1	1	-	2
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2	2	3	3	1	4	4	2	-	3
<i>Mentha aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.	2	5	2	2	5	2	1	3	1	2
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	3	4	1	2	5	2	2	1	-	2
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	5	5	3	4	3	5	5	5	3	4
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	-	-	-	1	5	-	-	-	-	1
<i>P. natans</i> L.	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>P. trichoides</i> Cham. & Schlecht.	-	-	-	1	5	1	-	-	-	1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	1	1	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Rumex aquaticus</i> L.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	1	3	3	1	-	1	2	1	-	1
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	-	1	-	-	1	-	1	1	-	1
<i>Salix cinerea</i> L.	1	2	2	4	-	3	2	1	-	2
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	1	3	3	4	1	3	5	4	3	3
<i>Sium latifolium</i> L.	-	1	-	-	1	-	1	1	-	1
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>S. erectum</i> L.	3	1	1	1	3	-	2	1	-	1
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	5	2	1	1	5	-	1	1	-	2
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	2	1	1	-	3	1	-	-	-	1
<i>Veronica beccabunga</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. scutellata</i> L.	-	-	-	1	3	1	1	1	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	-	1	1	-	1	-	-	1
ЛУГОВО-ОПУШЕЧНЫЕ ВИДЫ										
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Agrostis canina</i> L.	-	-	2	1	-	1	-	1	-	1
<i>A. gigantea</i> Roth	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>A. tenuis</i> Sibth.	-	-	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. ampliss.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	-	-	1	1	5	4	1	1	-	1
<i>A. geniculatus</i> L.	-	-	1	2	-	1	1	-	-	1
<i>A. pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Amora hybrida</i> (L.) C. Presl	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Arctium lappa</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Artemisia absinthium</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>A. vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>Bidens cernua</i> L.	-	1	2	1	5	1	2	1	-	1
<i>B. tripartita</i> L.	1	1	2	1	1	-	1	1	-	1
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Briza media</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	1	2	3	2	-	1	2	-	-	1
<i>Campanula patula</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>C. rotundifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Carduus acanthoides</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Carex contigua</i> Hoppe	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>C. flava</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1
<i>C. hirta</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>C. pallescens</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Centaurea jacea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	-	1	3	1	-	2	2	1	1	1
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>C. rivulare</i> (Jacq.) All.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	-	1	1	1	-	-	1	1	-	1
<i>Dactylis glomerata</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Dianthus deltoides</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Epilobium montanum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>E. palustre</i> L.	-	1	1	1	-	1	1	-	-	1
<i>E. roseum</i> Schreb.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Equisetum arvense</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>F. rubra</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1
<i>Galium mollugo</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	1	-	1
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Geranium pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Geum urbanum</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>H. perforatum</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Juncus articulatus</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>J. bufonius</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>J. conglomeratus</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>J. effusus</i> L.	-	2	4	4	1	2	4	2	-	2
<i>J. filiformis</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lanium purpureum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>L. sylvestris</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Lythrum virgatum</i> L.	1	3	2	2	-	1	4	3	-	2
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	-	1	1	-	1	1	-	-	1
<i>Mentha arvensis</i> L.	-	1	-	1	-	1	2	2	1	1
<i>Oenothera biennis</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Persicaria maculata</i> (Rafin.) A. & D. Love	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	1	2	3	4	1	5	4	3	4	3
<i>Phleum pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Plantago lanceolata</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Poa angustifolia</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>P. palustris</i> L.	-	2	1	3	-	2	2	3	1	2
<i>P. pratensis</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>P. trivialis</i> L.	-	-	3	2	-	1	3	1	3	2
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>Potentilla argentea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Ptarmica cartilaginea</i> (Ledeb. ex Reicheb.) Ledeb.	-	-	1	-	-	-	2	-	-	1
<i>Ranunculus acris</i> L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>R. auricomus</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>R. flammula</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>R. acetosella</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>R. confertus</i> Willd.	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1
<i>R. obtusifolius</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>R. pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.	-	-	1	2	1	3	-	-	-	1
<i>R. thysiflorus</i> Fingerh.	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Salix alba</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. pentandra</i> L.	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. phylicifolia</i> L.	-	-	-	1	-	1	1	1	-	1
<i>S. triandra</i> L.	-	-	-	2	-	1	2	1	-	1
<i>S. viminalis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. aurita</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>S. fragilis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1
<i>Sonchus arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>S. asper</i> (L.) Hill	-	-	2	-	-	-	1	-	-	1
<i>Stellaria alsine</i> Grimm	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Reichenb.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
<i>T. flavum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>T. lucidum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Trifolium medium</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>T. pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Verbascum thapsus</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Veronica longifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
<i>Vicia cracca</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. sepium</i> L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ВИДЫ										
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	4	4	3	-	3	2	2	-	2
<i>Angelica sylvestris</i> L.	-	2	3	2	-	1	3	4	5	3
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	1	4	3	2	-	-	2	4	4	2
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
<i>Cardamine amara</i> L.	-	1	2	-	5	3	1	3	1	2
<i>C. impatiens</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Carduus crispus</i> L.	-	-	-	1	-	-	1	1	-	1
<i>Carex cinerea</i> Poll.	-	3	2	2	3	2	-	1	-	1
<i>C. elongata</i> L.	2	5	4	3	-	2	3	4	1	3
<i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>C. remota</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Chelidonium majus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Chenopodium album</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	1	1	1	-	-	-	1	4	5	2
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>C. oleraceum</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	-	2	1	4	1
<i>C. palustre</i> (L.) Scop.	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1
<i>Cuscuta europaea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	-	-	4	2	-	1	2	2	-	2
<i>Epilobium ciliatum</i> Rafin.	-	2	4	1	-	-	3	2	-	2

Таблица 4 14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. hirsutum L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Equisetum sylvaticum L.</i>	-	-	2	1	-	1	1	1	2	1
<i>Filipendula ulmaria (L.) Maxim.</i>	-	1	1	1	-	2	4	5	1	2
<i>Galium aparine L.</i>	-	-	-	-	-	1	3	1	-	1
<i>G. palustre L.</i>	3	5	5	4	5	4	5	5	1	4
<i>Geum rivale L.</i>	-	1	2	1	-	2	1	3	5	2
<i>Lysimachia nummularia L.</i>	-	-	-	-	-	1	1	2	-	1
<i>L. vulgaris L.</i>	3	5	4	5	-	5	5	4	1	4
<i>Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Myosotis palustris (L.) L.</i>	-	2	1	1	1	3	3	3	1	2
<i>Myosoton aquaticum (L.) Moench</i>	-	-	1	-	-	-	2	2	-	1
<i>Persicaria hydropiper (L.) Spach.</i>	1	2	2	-	1	1	3	4	-	2
<i>Humulus lupulus L.</i>	1	4	2	2	-	1	3	4	1	2
<i>Impatiens noli-tangere L.</i>	1	4	4	1	-	1	3	5	5	3
<i>Iris pseudacorus L.</i>	3	4	3	4	-	3	4	3	-	3
<i>Lycopus europaeus L.</i>	2	5	4	3	5	3	4	4	1	3
<i>Ranunculus repens L.</i>	1	4	3	3	-	3	4	4	2	3
<i>Ribes nigrum L.</i>	-	1	1	1	-	-	1	3	1	1
<i>Scutellaria galericulata L.</i>	1	4	4	5	1	4	5	4	1	4
<i>Solanum dulcamara L.</i>	2	5	5	4	-	4	3	4	2	4
<i>Stachys palustris L.</i>	1	3	1	2	-	2	2	2	3	2
<i>Stellaria graminea L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>S. media (L.) Vill.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1
<i>S. palustris Retz.</i>	-	-	-	1	-	1	3	1	-	1
<i>Symphytum officinale L.</i>	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1
<i>Thelypteris palustris Schott</i>	-	2	2	-	1	1	1	1	-	1
<i>Thyselimum palustre (L.) Rafin.</i>	-	2	3	3	-	2	1	2	-	2
<i>Urtica dioica L.</i>	1	3	3	3	-	3	5	4	5	4
<i>Valeriana officinalis L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Viburnum opulus L.</i>	-	1	2	1	-	-	1	2	-	1
<i>Viola palustris L.</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>V. uliginosa Bess.</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
НЕМОРАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Acer platanoides L.</i>	-	1	4	1	-	-	1	1	3	1
<i>Aegopodium podagraria L.</i>	-	-	2	1	-	-	2	-	3	1
<i>Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara & Grande</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Asarum europaeum L.</i>	-	-	2	-	-	-	-	1	2	1
<i>Betula pendula Roth</i>	-	-	1	1	-	2	1	1	-	1
<i>Carex pilosa Scop.</i>	-	-	4	1	-	-	-	1	1	1
<i>Circaea lutetiana L.</i>	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Convallaria majalis L.</i>	-	-	3	1	-	-	1	1	1	1
<i>Corylus avellana L.</i>	-	-	3	1	-	-	-	-	1	1
<i>Dentaria bulbifera L.</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Dryopteris filix-mas (L.) Schott</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Equisetum pratense Ehrh.</i>	-	-	2	-	-	-	1	1	-	1
<i>Euonymus verrucosa Scop.</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Festuca altissima All.</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>F. gigantea</i> (L.) Vill.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	4	1
<i>Lamiastrum galeobdolon</i> (L.) Ehrend. & Polatschek	-	-	-	-	-	-	1	-	2	1
<i>Galium intermedium</i> Schult.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>G. odoratum</i> (L.) Scop.	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1
<i>Geranium robertianum</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>G. sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Glechoma hederacea</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	-	1	1
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	-	-	-	-	-	-	-	1	3	1
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	1	1	1
<i>Platanthera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Poa nemoralis</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	1	-	1
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	-	-	2	1	-	-	-	-	-	1
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	3	1	-	1	1	1	1	1
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
<i>Quercus robur</i> L.	-	1	4	3	-	-	1	1	1	1
<i>Melica nutans</i> L.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1
<i>Mercurialis perennis</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	3	1
<i>Milium effusum</i> L.	-	-	3	1	-	-	1	1	1	1
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	-	-	1	-	-	-	1	1	-	1
<i>Padus avium</i> Mill.	-	2	2	1	-	1	1	2	1	1
<i>Ribes spicatum</i> Robson	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Salix caprea</i> L.	-	1	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	-	-	2	1	-	-	1	1	-	1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	-	3	1	-	-	-	1	1	1
<i>Stachys sylvatica</i> L.	1	1	3	-	-	-	2	1	-	1
<i>Stellaria holostea</i> L.	-	-	4	1	-	-	-	1	2	1
<i>S. nemorum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	2	4	1
<i>Tilia cordata</i> Mill.	-	-	3	2	-	-	-	1	1	1
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	-	-	1	-	-	-	-	1	5	1
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
БОРЕАЛЬНЫЕ ВИДЫ										
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	-	1	3	4	-	2	1	1	-	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	-	1	3	2	-	-	1	1	1	1
<i>Carex digitata</i> L.	-	-	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>C. rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1
<i>Circaea alpina</i> L.	-	2	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	1	4	5	3	-	3	2	4	5	3
<i>D. cristata</i> (L.) A. Gray	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Frangula alnus</i> Mill.	-	2	4	2	-	1	2	2	-	2
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	-	-	2	1	-	1	2	1	-	1
<i>Ledum palustre</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	1	1	-	-	-	1	-	1
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 4.14 (продолжение)

Растительные сообщества**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	1	4	-	-	1	1	1	1	1
<i>Melampyrum pratense</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	-	-	1	2	-	-	1	1	-	1
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	-	1	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Pinus sylvestris</i> L.	-	-	2	-	-	-	1	-	-	1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	-	-	2	1	-	-	-	-	-	1
<i>Rubus idaeus</i> L.	1	3	4	4	-	3	2	3	4	3
<i>R. nessesis</i> W. Hall	-	-	1	2	-	-	-	1	-	1
<i>R. saxatilis</i> L.	-	-	4	1	-	-	1	1	-	1
<i>Solidago virgaurea</i> L.	-	-	2	1	-	-	-	1	-	1
<i>Trientalis europaea</i> L.	-	1	4	1	-	1	1	1	1	1
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-	-	1	1	-	1	-	-	-	1
<i>V. vitis-idaea</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1

Примечания. * Баллы встречаемости видов: 1 - вид встречен в 1-20 % описаний; 2 - в 21-40 %, 3 - в 41-60 %, 4 - в 61-80 %, 5 - в 81-100 % описаний; ** Растительные сообщества стадии действующих поселений: 1 - обводненные редкоствольные ольшаники рясково-тростниковые (*Alnetum lemno-phragmitosum*); 2 - обводненные ольшаники разнотравные (*Alnetum varioherbosum*); 3 - неморальные поляны (в 1 - 3 года); 4 - лугово-опушечные поляны (на 3 - 10 год). Сообщества заброшенных поселений: 5 - водные многокоренниково-рдестовые сообщества (*Spirodello-Potamagetosum*); 6 - луговые сообщества с проточным режимом увлажнения; 7 - луговые сообщества со среднепоемным режимом увлажнения. Лесные сообщества заброшенных поселений: 8 - ольшаник крапивовый (*Alnetum glutinosae urticosum*); 9 - ольшаник ясеневый-крапивовый (*Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*). 10 - общая встречаемость растений по всем бобровым поселениям (жилым и заброшенным).

Таблица 4.15. Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны затопления действующей плотины. Ассоциация - *Alnetum lemno-phragmitosum*. Заповедник "Брянский лес". Кв. 40, выд. 39.

Ontogenetic structure of woody plant populations (stems/ha) in communities within flooded zone of alive beaver settlement. Association - *Alnetum lemno-phragmitosum*. Brjansky Les nature reserve (compartment 40, unit 39).

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	53	13	-	-	-	130	196
<i>Betula pubescens</i>	120	35	-	-	-	-	155
<i>Frangula alnus</i>	87	24	-	-	-	-	111
<i>Salix cinerea</i>	176	30	-	-	-	-	206

Эти сообщества, несмотря на сформированную мозаично-ярусную структуру, характеризуются дальнейшей деградацией кустарниковой синузиды. Это проявляется в сокращении видового состава до 5 видов (табл. 4.14) и в существенном уменьшении общей численности популяций (табл. 4.17).

В 70-80-летних ольшаниках ведущая роль эдификатора (ольхи черной) проявляется в создании оконной структуры и в преобразовании почвенного покрова. Эти изменения мозаично-ярусной структуры черноольховых лесов способствуют активному внедрению в сообщества ясеня, вяза и других неморальных элементов. Дальнейшее развитие может привести к формированию на заброшенных затонах ассоциации *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum* с небольшим участием ели, дуба, клена и липы.

Таблица 4.16. Онтогенетическая структура популяций древесных растений (штук особей на 1 га) в сообществах зоны избыточного увлажнения от заброшенной плотины. Ассоциация - *Alnetum urticosum* (30 лет). Заповедник "Брянский лес". Кв. 22, выд. 6.

Ontogenetic structure of woody populations (stems/ha) in communities within overmoistured zone near abandoned beaver dam. Association - *Alnetum urticosum* (30 yr.) . "Brjansky Les" Reserve, compartment 22, unit 6

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	42	-	778	1289	200	-	2309
<i>Betula pubescens</i>	-	35	-	-	-	-	35
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	18	-	-	-	-	18
<i>Padus avium</i>	22	289	156	44	-	-	511
<i>Viburnum opulus</i>	30	311	67	-	-	-	430
<i>Ribes nigrum</i>	-	45	66	-	-	-	111
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	-	22	-	22
<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	40	-	-	40

Таблица 4.17. Распределение подроста деревьев по элементам почвенного покрова (в %) на лесной стадии заброшенных поселений.

Distribution of tree regrowth by elements of treefall-soil complex (%) during forest stage of abandoned beaver settlements.

Виды растений	Элементы почвенного покрова		
	Торфяно - перегнойный субстрат	Старые коблы (кочки) ольхи	Перегнивающие колоды
<i>Alnus glutinosa</i>	13	35	52
<i>Fraxinus excelsior</i>	72	21	7
<i>Ulmus glabra</i>	58	15	27
<i>Acer platanoides</i>	-	100	-

Таблица 4.18. Онтогенетическая структура популяций древесных растений в сообществах на стадии заброшенных бобровых поселений. Ассоциация - *Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*. Заповедник "Брянский лес". (Квартал 3, выдел 12. 1995 год).

Ontogenetic structure of woody populations (stems/ha) in communities on the stage of abandoned beaver settlement. Association - *Alnetum glutinosae fraxineto-urticosum*. "Brjansky Les" Reserve (compartment 3, unit 12, 1995 yr.)

Виды	Онтогенетические состояния						Всего
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	364	184	149	114	811
<i>Fraxinus excelsior</i>	2375	374	271	13	-	-	3033
<i>Ulmus glabra</i>	2750	668	96	13	-	-	3527
<i>Acer platanoides</i>	2625	397	-	-	-	-	3022
<i>Tilia cordata</i>	-	-	18	-	-	-	18
<i>Quercus robur</i>	750	26	-	-	-	-	776
<i>Ribes nigrum</i>	-	14	31	-	-	-	45
<i>Padus avium</i>	125	17	4	-	-	-	146
<i>Corylus avellana</i>	-	-	4	-	-	-	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	4	-	-	-	4

Заключение. Таким образом, при восстановлении нормального функционирования популяций бобра на малых водотоках возрождается магистральный путь развития растительности - от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным ценозам на месте заброшенных поселений (рис. 4.10). Однако бобры со временем могут вернуться и возобновить преобразующую деятельность. Возвращение бобров возможно на любой стадии развития растительности - на луговой и лесной (рис. 4.10). При этом в растительном покрове малых рек периодически прерывается магистральный путь сукцессии и формируются укороченные и удлиненные циклы развития растительности. При укороченных циклах развития выпадает лесная стадия развития, при удлиненных - сообщества достигают стадии ассоциации *Alnetum urticosum*, *Alnetum fraxineto-urticosum* и *Alneto-Ulmeto-Fraxinetum urticosum*. Последняя ассоциация - это редкий ценоз для малых водотоков, освоенных бобрами. Она, видимо, появляется только в исключительных случаях - например, при существенном изменении русла реки.

Деятельность бобра, определяя циклические изменения сообществ, поддерживает ценотическое и флористическое разнообразие растительного покрова долин малых рек на уровне типов растительности (водных, луговых и лесных). Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения типов растительности по долине малой реки.

Фактически популяции бобра формируют самый крупный уровень неоднородности растительного покрова малых водотоков, на который накладывается более мелкая. Так, в пределах луговой стадии развития сообществ эта неоднородность определяется характером гидрологического режима: в непосредственной близости от русла реки формируются луга с проточным режимом увлажнения, а ближе к бортам заброшенного затона - среднепоемные луга. На лесной стадии развития ведущая роль в организации внутриценотической неоднородности принадлежит популяциям деревьев-эдификаторов. Например, смерть старых генеративных деревьев в черноольшаниках приводит к формированию оконной структуры и к преобразованию почвенного покрова. Эта внутриценотическая неоднородность дифференцировано используется растениями для приживания.

Анализ растительности малых рек выявил связь структуры растительных сообществ с популяционной жизнью эдификатора-гетеротрофа (бобра речного). Однако остался нерешенным ряд вопросов: 1) как "переложная" система использования территории бобрами сказывается на структуре почвенного покрова; 2) как на мозаику растительности малых рек, обусловленную жизнью бобра, накладывается популяционная мозаика других животных.

4.7. Экологический анализ флоры пойменных местностей Неруссо-Деснянского Полесья на примере поймы реки Неруссы

Поймы рек являются своеобразным элементом ландшафта в Неруссо-Деснянском Полесье, который резко отличается от групп местностей на водоразделах своим экологическим режимом, а также пространственной организацией территории и покрывающей ее растительности. Своеобразие экологического режима проявляется в первую очередь в наличии периодического переувлажнения территории в результате затопления тальми и паводковыми водами весной и накоплению дождевых вод летом и осенью. Также своеобразие экологического режима поймы отчасти связано с наличием геоморфологически молодых экотопов — прибрежных отмелей, на которых нет развитого и задернованного почвенного покрова. Своеобразие пространственной структуры связано с тем, что пойменный мезорельеф, созданный русловыми процессами реки (см.: Шанцер, 1952) очень мозаичен. Мозаика положительных и отрицательных элементов мезорельефа (т.е. дренированных и переувлажненных экотопов) и наличие разнообразных экотопов между ними определяет мозаичное распределение сообществ мезофильных и гидрофильных видов растений и многочисленные комбинации флористического состава растительности. Пойменный элемент ландшафта тем самым играет важную роль в поддержании биологического разнообразия Полесья. Изучение флоры поймы позволяет: 1) более полно описать видовое разнообразие растительности Полесья и его экологическую структуру, 2) выяснить вопрос о соотношении влияния природных

и антропогенных экологических факторов на флористический состав и пространственную структуру растительности в современной пойме. 3) оценить возможности пойменной флоры (например, флоры пойменных широколиственных лесов, распространенных в Неруссо-Деснянском Полесье преимущественно в пойме р.Неруссы) самоподдерживаться в пойме и распространяться в водораздельные местности.

При изучении пойменной флоры в мозаичном ландшафте мы исходили из представлений Б.А.Юрцева (1982) об иерархии парциальных флор, которая соответствует иерархической территориальной организации ландшафта. При этом подходе флора понимается как "растительное население территориального выдела", что подразумевает указание дополнительно к списку видов популяционных и пространственных характеристик и сближает значения терминов "флора" и "растительность". При этом элементарными единицами растительного покрова являются парциальные флоры элементарных выделов, а парциальные флоры более высоких рангов соответствуют выделам более высоких рангов, включающим в себя различные элементарные выделы с их парциальными флорами. Таким образом, перед нами стояла задача вычленив в ландшафте поймы элементарные территориальные выделы, классифицировать их разнообразие и описать принципы их объединения в территориальные единицы более высоких рангов, описать для элементарных выделов состав и экологическую структуру парциальных флор и проанализировать связь этих характеристик растительного покрова с экологическими режимами экотопов.

4.7.1. Общая характеристика поймы и классификация территориальных выделов

Изучение флоры поймы р.Неруссы проводилось в 2-х участках, относящихся к охранной зоне заповедника "Брянский лес" — Неруссо-Севском заказнике (кв.80-85 Краснослободского лесничества Суземского ЛКБ) и заказнике "Колодезь" (кв.1-13 лесов колхоза). Оба эти участка расположены в среднем течении Неруссы, расстояние между ними по прямой составляет около 10 км. Пойма в обоих участках относится к сегментно-грядистому типу. Грядистый рельеф развит по всей территории поймы, перепад высот между грядами и межгрядными понижениями составляет 0,5-1,5 м; в притеррасной части поймы гряды нередко имеют высоту 0,5-1 м и пологие склоны (1-2°). В Неруссо-Севском заказнике высота берегов над меженным уровнем реки составляет 3-5 м, а в заказнике "Колодезь" — 1,5-2 м. Согласно данным гидрологических исследований (Многолетние данные..., 1989) в 1950-80 гг. максимальный уровень воды в Неруссе в среднем течении составлял в летне-осенний период (меженный) в среднем 88 см (при диапазоне от -1 до 252 см), а во время весеннего паводка — в среднем 290 см (при диапазоне от 92 до 358 см). Современный гидрологический режим Неруссы не создает возможностей для перемещения больших масс аллювия, поэтому отложение наносов происходит только на низких прирусловых отмелях, расположенных у основания прирусловых гряд, а сами гряды являются результатом деятельности реки в прошлом и в настоящее время влияния русловых процессов не испытывают. В почвенном покрове поймы преобладают: на грядах — аллювиальные дерновые кислые маломощные малогумусные почвы на песках и супесях, в межгрядных понижениях — аллювиальные болотные иловато-торфянисто-глиеые и аллювиальные луговые кислые маломощные малогумусные почвы. Растительность поймы представлена широколиственными лесами (достигающими в некоторых участках — кв.84,85 Неруссо-Севского заказника — возраста 200-240 лет), заболоченными черноольховыми лесами (60-100 лет), лугово-болотными сообществами, сообществами водной и околоводной растительности, прирусловыми ивняками и сообществами кустарниковых и травянистых видов на отмелях. В заказнике "Колодезь" значительную площадь занимают средневозрастные послерубочные леса с преобладанием в древостое березы и осины, вырубки, сделанные 4-10 лет назад, а также сенокосные луга.

К классификации территориальных выделов возможны различные подходы. Выделы можно разграничивать на основе экотопических признаков, как это предлагает Б.А.Юрцев (1982); в этом случае элементарный выдел будет элементарным экотопом. Отличие подхода, предложенного Л.Б. Заугольной (Восточноевропейские..., 1994), заключается в том, что допускается разграничение выделов на основании признаков не только экотопа, но и растительного покрова территории; для выдела в этом случае предложен

термин “фитоценохора”, а элементарной единицей предлагается считать фитоценохору в границах элементарного экотопа — экотопическую фитоценохору. В пойме при разграничении территориальных выделов мы сочли целесообразным сочетать эти 2 подхода. В основу классификации элементарных экотопов поймы мы положили поемность (продолжительность затопления или переувлажнения), исходя из того, что она является специфическим экологическим фактором поймы и, следовательно, общей характеристикой для всех экотопов. Наиболее просто определяемым признаком, характеризующим поемность, является указание элемента мезорельефа, на котором располагается описываемая экотопическая фитоценохора, поэтому элементарными экотопами в нашей классификации являются: 1) гривы, 2) межгривные понижения, 3) низкие прирусловые отмели. Данные категории мезорельефа характеризуют поемность слишком грубо, но можно уточнять эту характеристику, указывая: для межгривных понижений — расположен ли в понижении постоянный или пересыхающий водоем, и какова его максимальная глубина; для грив и отмелей — максимальную высоту над уровнем воды в ближайшем водоеме. Выделение отмелей в отдельную категорию связано не только с тем, что они ниже, чем гривы, и дольше подвержены затоплению, но и с тем, что только на них выражено действие еще одного специфического экологического фактора поймы — отложения речных наносов. В классификации территориальных выделов приходится учитывать также признаки растительного покрова, поскольку разнообразие экологических режимов не исчерпывается поемностью и отложением наносов: в каждом элементарном экотопе необходимо учитывать влияние и других факторов, из которых наибольшее значение имеет, по нашему мнению, свет. Распределение света в экотопе зависит в первую очередь от структуры самой растительности — наличия сомкнутого полога в одном из традиционно выделяемых геоботаниками ярусов (А, В или С). В связи с этим, экотопические фитоценохоры в пойме можно подразделить на лесные (самым верхним является ярус А), кустарниковые (самым верхним является ярус В) и необлесенные (сомкнутого полога ярусов А или В в экотопе нет, даже если есть особи древесных или кустарниковых видов, относящиеся по высоте к этим ярусам). Остальные экологические факторы (например, деятельность животных), по нашим наблюдениям, создают только микро мозаичность внутри элементарного экотопа (или фитоценохоры). Поэтому их влияние не учитывается в классификации, а обсуждается ниже, при описании внутренней структуры или флористического состава фитоценохор. Принятая нами классификация элементарных территориальных выделов поймы показана в табл. 4.18. Название выдела включает 2 слова — определение экотопа и определение фитоценохоры (например, “облесенные луга”), или же вместо них дано специальное название (например, “луга”), если оно наглядно отражает суть объекта.

Таблица 4.18. Соотношение признаков экотопа и растительности в классификации элементарных территориальных выделов поймы.

Correlation between ecotope and vegetation characteristic used in classification of elementary territorial units in the flood plain.

		Фитоценохоры		
		облесенные	закустаренные	необлесенные
Экотопы	гривы	+	- (прирусловые ивняки или вырубки на гривах)	+ (луга)
	межгривные понижения	+	-	+ (затопленные луга или водоемы)
	отмели	-	+	+

“+” означает, что выделы, относящиеся к соответствующей категории, были в пойме обнаружены и обследованы. В скобках приводятся специальные названия выделов, если они вводятся.

Вопрос о том, как организована территориальная иерархия экотопов в пойме Неруссы, решить сложнее. Согласно взглядам Е.В.Шанцера (1951), мы не считали целесообразным следовать выделению в пойме прирусловой, центральной и притеррасной части, поскольку, как уже говорилось, гривистый рельеф

распространен по всей территории поймы. Другой подход к построению иерархии заключается в том, чтобы выделять целостные территориальные элементы поймы (например, один или несколько расположенных рядом меандров), имеющие общую историю развития и включающие при этом экотопы разных категорий (например, серии грив и межгривных понижений). В литературе для таких территориальных элементов предлагается термин "пойменный массив" (Аветов, Балабко, 1992). Но критерии для разграничения массивов, описанные в этой работе, основаны в большой степени на детальной характеристике почвенного покрова, и при нашем обследовании, не включавшем специального изучения почв, применять этот термин будет некорректно. Поэтому мы ограничиваемся указанием на то, что в иерархической организации пойменной территории выражены территориальные единицы более высокого ранга, чем элементарные экотопы разных категорий. Пойма как подразделение ландшафта представляет собой совокупность этих территориальных единиц. Разграничение таких единиц в пойме Неруссы требует более обширного исследования, чем предпринятое нами. В то же время 2 обследованные нами различные территориальные единицы — вышеупомянутые заказники — можно сравнивать без дополнительного исследования принципов их разграничения, поскольку они достаточно разобщены в пространстве.

4.7.2. Методика сбора и обработки материала

Сбор материала проводился: в Неруссо-Севском заказнике — в 1993 г., в заказнике "Колодезь" — в 1996 г. В ходе сбора материала в заказнике "Колодезь" были обследованы:

1) 20 облесенных грив с древостоем различного среднего возраста, по данным лесоустройства 1992 г. (2 гривы с древостоем 120 лет, 12 грив с древостоем 60-80 лет). Указанный возраст древостоя соответствует давности проведения последней рубки.

2) 6 закустаренных грив (1 грива, на которой расположено несколько вырубков 4-10 летней давности, и 5 грив с прирусловыми ивняками, для которых не было возможности установить возраст древостоя).

3) 4 залуженные гривы.

4) 4 облесенных межгривных понижения с древостоем 60-80 лет (межгривные понижения с древостоем более старшего возраста в заказнике отмечены не были).

5) 16 незалесенных межгривных понижений (11 понижений с пересыхающими старичными водоемами и заболоченными лугами и 5 постоянных старичных водоемов).

6) 8 прирусловых отмелей (необлесенных или закустаренных).

В ходе обследования в каждом экотопе описывался доступный однократному наблюдению экологический режим — наличие и глубина затопления, приблизительная высота поверхности земли относительно уровня воды в ближайшем водоеме, наличие микроповышений в рельефе, наличие валежа деревьев, наличие затенения или подсветки на границе с соседним экотопом, наличие зоогенных нарушений растительности или почвы, наличие и характер антропогенного вмешательства — следы рубок, выгорания, выпаса, посадок, сенокосения. Составлялся общий флористический список экотопа путем выполнения I-II (в зависимости от размера экотопа) геоботанических описаний на учетных площадках площадью 100 кв. м по методике, описанной в разделе 4.4. В общем флористическом списке для каждого вида было указано среднее балловое (по шкале Браун-Бланке) значение покрытия в каждом ярусе. Ярус D - напочвенный мохово-лишайниковый покров - в исследованных сообществах практически не был развит; в тех случаях, когда отдельные куртины мхов обнаруживались, для них в геоботаническом описании указывалось общее проективное покрытие в процентах. Всего было выполнено 250 геоботанических описаний и составлено 52 общих флористических списка.

В Неруссо-Севском заказнике материал собирался в ходе маршрутного обследования поймы, поэтому в каждом экотопе было выполнено по 1-2 геоботанических описания на пробных площадках такой же величины и по той же методике, как было описано выше, и общий флористический список экотопа составлен на основании этих описаний. Были обследованы: 17 облесенных грив и 7 облесенных межгривных понижений со средним возрастом древостоя от 80 до 240 лет, по данным лесоустройства 1989 г. Всего было выполнено 31 описание.

Экологическая структура парциальных флор экотопов и всей пойменной флоры в целом была описана методом выделения групп совместно встречающихся видов и анализа экологических характеристик видов в каждой группе. С этой целью флористические списки экотопов были подвергнуты обработке по методике школы Браун-Бланке при помощи программы SYNTAXON (Комаров и др., 1991). В ходе этой обработки также была проведена типология парциальных флор экотопов путем группировки флористических списков в фитоценоны (группы сходных по составу списков, не имеющие определенного синтаксономического ранга) (Методические указания..., 1989). Группировка проводилась на основании сходства видового состава с учетом среднего в экотопе проективного покрытия видов. Состав фитоценонов был проанализирован с точки зрения соответствия классификации и иерархической территориальной организации экотопов поймы. Флористический состав фитоценонов сопоставлен с ассоциациями пойменной лесной растительности, выделенными при обследовании заповедника ранее. Флористическое сходство при этом определялось по коэффициенту Жаккара (Миркин и др., 1989).

4.7.3. Экологические группы видов в пойме

Процедура классификации геоботанических описаний по методу Браун-Бланке позволяет сгруппировать виды, как правило совместно встречающиеся в описаниях. Целостность групп обусловлена экологическими или географическими причинами (сходством экологических амплитуд и оптимумов видов или сходством путей заноса диаспор). При обработке флористических списков экотопов поймы Неруссы по группам были распределены 282 из 429 видов; 147 видов с низкой встречаемостью (I класс) не представилось целесообразным присоединять к выделенным группам или распределять по каким-то новым. Из практических соображений группам были даны рабочие названия по названиям видов, наиболее ярко иллюстрирующих экологическую или физиономическую характеристику группы (если название дано по древесным или кустарниковым видам, то в нем указывается также ярус, который наиболее характерен для этого вида в данной группе). При анализе экологических характеристик видов в получившихся группах мы пользовались экологическими шкалами Элленберга (Ellenberg et al., 1991), среди которых наиболее существенными для анализа экологии пойменных видов растений мы считаем шкалу отношения к влажности почвы (F), шкалу отношения к содержанию в почве азота (N) и шкалу отношения к свету (L). Ниже приводятся списки и экологические характеристики выделенных групп (более наглядное представление о различиях групп по спектру местообитаний дает таблица 4.18).

Группа "*Urtica dioica*" включает 3 наиболее распространенных в пойме вида (в скобках приводится класс встречаемости): *Urtica dioica* (IV), *Filipendula ulmaria* (III), *Lysimachia vulgaris* (IV). Они встречаются в экотопах всех отмеченных в пойме категорий: на облесенных и залуженных гривах (на облесенных — во всех стадиях послерубочной демутиации), в облесенных и необлесенных межгривных понижениях и на отмелях. *Urtica dioica* — вид-эксплерент с пациентными свойствами: в шкалах Элленберга он характеризуется экологическими оптимумами на ступени 6 по влажности и на ступени 8 по богатству почвы азотом и безразличием к освещенности. В пойме эти экологические свойства проявляются в том, что и на гривах (на вырубках и в послерубочных лесах различного возраста), и в межгривных понижениях (на приствольных повышениях в заболоченных лесах и в виде проростков на берегах и пересохших участках стариц), и на отмелях постоянство *Urtica dioica* составляет не менее 75%, а проективное покрытие — до 90%. В необлесенных экотопах постоянство этого вида не более 60% и проективное покрытие — менее 1%, причем встречаются преимущественно проростки: на гривах с сенокосными лугами — на свежих пороях кабанов, на заболоченных лугах в понижениях — на сплошном слое очеса или на "лысых" участках пересохших луж. *Filipendula ulmaria* и *Lysimachia vulgaris*, согласно шкалам Элленберга, — виды более гидрофильные (их оптимумы по влажности почвы — 8) и полусветовые (оптимумы по освещенности — ступени 7 и 6 соответственно). Но реально их экологические амплитуды по увлажнению почвы шире, благодаря чему они с высоким постоянством осваивают различные экотопы вплоть до облесенных грив, хотя их покрытие может быть там небольшим. *Lysimachia vulgaris* проявляет меньшее постоянство (не более 20%) в наиболее высокой и дренированной части поймы — в

Неруссо-Севском заказнике (на гривах и некоторых межгривных понижениях), а *Filipendula ulmaria* — на отмелях (возможно, в связи с недостатком минерального питания в почве) и в беслесных межгривных понижениях (заболоченных лугах и старичных водоемах).

По широте спектра экотопов, заселенных в пойме, к предыдущей группе примыкает группа "*Glechoma hederacea*", включающая *Glechoma hederacea* L., *Rubus caesius* L., *Geum rivale* L. Они менее способны переносить переувлажнение в необлесенных экотопах (оптимумы на ступени 6 шкалы L) или реже заносятся в необлесенные экотопы, так как дальность их заноса зависит от животных. Поэтому они отсутствуют на переувлажненных лугах и на берегах стариц. Различия их экологических амплитуд состоят в том, что *Rubus caesius* и *Geum rivale* проявляют в необлесенных экотопах постоянство 20-60%, тогда как *Glechoma hederacea* — 80-100%, и наоборот, в облесенных межгривных понижениях *Glechoma hederacea* проявляет постоянство не более 20%, а первые 2 вида — 40-60%.

Виды группы "*Veronica longifolia*" (*Veronica longifolia* L., *Lysimachia nummularia* L. и *Achillea cartilaginea* Ledeb.) осваивают в пойме различные экотопы, но преимущественно — необлесенные или сильно осветленные: прирусловые кустарники на гривах и отмелях (постоянство 60-100%) или вырубki (постоянство такое же). С таким же постоянством они встречаются и на лугах на гривах. Большим светолюбием они (кроме *Lysimachia nummularia*) характеризуются и в шкалах Элленберга: оптимумы на ступенях 7 и 8 шкалы L. Наименьшее постоянство (до 40%) они проявляют в облесенных межгривных понижениях, где для них плохо подходят и световой режим, и режим увлажнения на большинстве территории экотопа. Также их постоянство невысоко и на переувлажненных лугах в понижениях, а по берегам стариц они отсутствуют совсем.

Группа "*Stachys palustris*" включает гигро- и гидрофильные травянистые виды: *Stachys palustris* L., *Symphytum officinale* L., *Scutellaria galericulata* L., *Lythrum salicaria* L., *Lycopus europaeus* L., *Ranunculus repens* L., *Iris pseudacorus* L., *Solanum dulcamara* L., *Mentha arvensis* L., *Galium palustre* L., *Carex vesicaria* L. В шкалах Элленберга среди видов этой группы наблюдается большой разброс по отношению к богатству почвы (от безразличия до оптимума на ступени 8) и относительное единообразие по отношению к увлажнению почвы (оптимумы на ступенях от 7 до 9) и к освещенности (оптимумы на ступенях 6 и 7). В пойме Неруссы спектр их местообитаний похож на спектр *Lysimachia vulgaris*, за исключением того, что на самых дренированных облесенных гривах в Неруссо-Севском заказнике они отсутствуют полностью, а на менее высоких облесенных гривах заказника "Колодезь", где *Lysimachia vulgaris* присутствует с высоким постоянством, постоянство видов этой группы не превышает 40%. На гривах и отмелях эти виды часто находят себе ниши в экотонах (склонах) или неглубоких ложбинах, вследствие чего отмечаются в общем списке экотопа наряду с более мезофильными или ксерофильными видами. *Scutellaria galericulata* и *Lycopus europaeus* в облесенных межгривных понижениях часто образуют валеж. Интересно отметить также, что виды этой группы встречаются на вырубках на гривах с высоким постоянством даже тогда, когда подходящих по микрорельефу ниш визуально не наблюдается. В этих экотопах можно предположить наличие связи между их присутствием и повышенной освещенностью. Вопрос о путях их попадания на облесенные гривы и вырубki на гривах требует отдельного исследования.

2 группы включает околводные, согласно шкалам Элленберга, виды (оптимумы на ступенях 9 и 10 шкалы F): "*Phragmites australis*" — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Carex acuta* L. и "*Glyceria maxima*" — *Carex riparia* Curt., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Lythrum virgatum* L., *Oenanthe aquatica* L., *Alisma plantago-aquatica* L. Из всех видов с таким оптимумом по увлажнению почвы, встречающихся в пойме Неруссы, виды этих групп характеризуются наибольшей встречаемостью — 40-60%. Виды группы "*Phragmites australis*" встречаются в любых достаточно увлажненных экотопах — пересыхающих или постоянно залитых межгривных понижениях (облесенных и необлесенных) и на экотопах — нижних частях грив и отмелей, вследствие чего с постоянством 40-90% попадают во флористические списки грив (особенно залуженных) и прирусловых отмелей. Виды группы "*Glyceria maxima*" почти отсутствуют во флористических списках грив, но встречаются во всех достаточно увлажненных межгривных понижениях (облесенных или необлесенных) и на отмелях. По отношению к освещенности в шкалах Элленберга виды этих групп несколько

различаются: у видов *Glyceria maxima* и *Oenanthe aquatica* оптимум находится на 9-й ступени, а у всех видов группы "*Phragmites australis*" — на 7-й ступени. По богатству почвы состав обеих групп разнороден: для части видов в той и другой группе оптимум указан на 3-4-й ступенях, а для оставшихся — на 7-9-й ступенях.

Виды группы "*Naumburgia thyrsoiflora*" (*Naumburgia thyrsoiflora* (L.) Reichen., *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L., *Cardamine dentata* Schult., *Cicuta virosa* L., *Thelypteris palustris* Schott., *Caltha palustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Thysetinum palustre* (L.) Rafin.) и околосводные виды, отнесенные к группе "*Hydrocharis morsus-ranae*" (*Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Carex acutiformis* Ehrh., *Sium lausfolium* L., *Callitriche palustris* L.) сходны по своим экологическим характеристикам в шкалах Элленберга с группой "*Phragmites australis*", а по спектру местообитаний в пойме Неруссы более сходны с группой "*Glyceria maxima*". Общая встречаемость этих видов в пойме (I класс) и постоянство в отдельных категориях экотопов меньше, чем у видов групп "*Phragmites australis*" и "*Glyceria maxima*", что и является причиной разграничения всех этих групп. Виды группы "*Naumburgia thyrsoiflora*" реже попадают во флористические списки грив и отмелей, но это, вероятно, связано не с экологическими амплитудами, а с путями заноса семян, т.к. сходство по отсутствию этих видов свойственно экотопам, близко расположенным друг от друга. Наибольшее постоянство (III-V класс) все виды этой группы обнаруживают в облесенных межгрядных понижениях. Также большинство видов этой группы встречаются на заболоченных лугах и по берегам старичных водоемов (из них с постоянством на уровне III класса и выше — *Naumburgia thyrsoiflora*, *Equisetum fluviatile* и *Caltha palustris*). Околосводные виды группы "*Hydrocharis morsus-ranae*" произрастают в тех же категориях экотопов — в облесенных и необлесенных межгрядных понижениях, но не обнаруживают повышенного тяготения к облесенным: их постоянство нигде не превышает 40%. Другие виды группы "*Hydrocharis morsus-ranae*" — это плейстофиты *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Hottonia palustris* L., *Lemna trisulca* L., *L. minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. и гидатофиты *Potamogeton natans* L., *Nuphar lutea* L., *Polygonum hydropiper* L. Они произрастают в межгрядных понижениях, обводненных в течение достаточно долгого времени (независимо от облесенности), но тяготеют все же к старичным водоемам, где большинство из них проявляет постоянство на уровне III-V класса, тогда как в облесенных понижениях, например, не выше II класса.

Возможно, что степень тесноты связи видов в группах "*Stachys palustris*", "*Phragmites australis*", "*Glyceria maxima*", "*Naumburgia thyrsoiflora*" и "*Hydrocharis morsus-ranae*" обусловлена только степенью репрезентативности выборки, и поэтому разбиение по группам недостаточно адекватно отражает сходство и различия экологических амплитуд видов (в первую очередь это замечание следует отнести к последней группе и ее отличиям от других групп). Но в целом, экологическая однородность вышеперечисленных групп более или менее очевидна: все эти виды сходны по способности переносить повышенное увлажнение почвы или затопление.

Несколько особое положение занимает группа видов, распространенных в облесенных межгрядных понижениях и на невысоких гривах, вкрапленных между ними, а также и на обычных облесенных гривах. Это группа "*Alnus glutinosa*", в состав которой входят влаговыносливые виды: древесные — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (в ярусах А, В и С), *Betula pubescens* Ehrh. (в ярусах В и С) и кустарник *Salix cinerea* L. (в ярусе С) и более мезофильные виды: древесный вид *Quercus robur* L. (в ярусе В), кустарники *Frangula alnus* Mill. (в ярусах В и С), *Ribes nigrum* L. (в ярусе В) и *Rubus idaeus* L., травянистые *Carex elongata* L., *Angelica sylvestris* L., *Humulus lupulus* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. В затопленных межгрядных понижениях *Alnus glutinosa* является эдификатором для мезофильных видов (в том числе папоротников), которые поселяются там, пользуясь наличием микроповышений — ольховых кобл и валежков. Причем для возобновления светолобивого вида *Quercus robur* облесенные ольхой межгрядные понижения более удобны, чем облесенные гривы, поскольку полог ольхи в ярусе А разрежен (сомкнутость 50-60%), а ольховые коблы достаточно хорошо дренируются. Также возобновление дуба приживается на экотопах (опушках) между этими понижениями и облесенными гривами, где световой режим тоже более благоприятен, чем на самих гривах. Некоторые из видов, включенных в эту группу, — *Carex elongata*, *Humulus lupulus*, *Ribes*

nigrum — характеризуются в шкалах Элленберга достаточно высокой гидрофильностью (оптимум по шкале F — 9-я ступень), но по нашим наблюдениям, *Carex elongata* — вид, предпочитающий валеж и при наличии валежа растущий на достаточно дренированных гривах, а *Ribes nigrum* и *Humulus lupulus* — скорее сопутствуют ольхе вследствие своей нитрофильности, поэтому и отмечаются в переувлажненных экотопах. Поскольку сама ольха имеет достаточно широкую амплитуду по отношению к увлажнению, то она способна заселять и некоторые невысокие гривы, где нитрофильные виды продолжают ей сопутствовать, а мезофильные виды из этой группы уже не нуждаются в ее эдификаторной роли и приживаются там самостоятельно, наряду с другими мезофильными видами облесенных грив. Также все эти виды (кроме ольхи в ярусе А и хмеля) встречаются на вырубках на гривах, где ольха и другие древесные и кустарниковые виды способны возобновляться в благоприятной световой обстановке, а мезофильные травянистые виды способны пережить вырубку древесного полога и нарушения напочвенного покрова.

Похожим образом можно охарактеризовать поведение мезофильных видов группы “*Padus avium, B,C*”, в которую входят *Padus avium* Mill. (в ярусах В и С), *Fraxinus excelsior* L. (в ярусах В и С), *Acer platanoides* L. (в ярусе С), *Quercus robur* L. (в ярусе С), *Corylus avellana* L. (в ярусе С), *Scrophularia nodosa* L., *Impatiens noli-tangere* L. Они произрастают на облесенных гривах и на недавних вырубках (где их постоянство составляет 60-100%), а также на отмелях и прирусловых гривах (где самое высокое постоянство наблюдается у *Scrophularia nodosa* — до 80%). Также эти виды заселяют облесенные межривные понижения, находя себе в них дренированные микроэкотопы, но ограниченность подходящих условий не позволяет им создавать там высокое проективное покрытие и постоянство. Некоторые из видов этой группы проникают на луга на гривах: immature особи *Quercus robur* и *Corylus avellana* — вдоль опушек леса, проростки и ювенильные особи *Acer platanoides* — на расстоянии 100-150 м от леса. Существенным отличием этой группы от предыдущих является не только мезофильность, но и значительная теневыносливость большинства видов, входящих в ее состав (оптимумы на 4-6 ступени по шкале L).

Группа видов “*Tilia cordata, B,C*” составляет наиболее характерный компонент флоры широколиственных лесов вообще и, в частности, поймы, независимо от возраста их древостоя и режима хозяйственной деятельности. В ее состав входят виды *Tilia cordata* Mill. (в ярусах В и С), *Acer platanoides* L. (в ярусе В), *Ulmus laevis* Pall. (в ярусе В), *Euonymus europaea* L. (в ярусе С), *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Asarum europaeum* L., *Adoxa moschatellina* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Milium effusum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Mercurialis perennis* L. Они встречаются на облесенных гривах (кроме самых низких и кроме прирусловых, занятых ивняком), и на вырубках, их постоянство составляет 60-100%, а проективное покрытие от + до 3 баллов у разных видов, причем популяции на облесенных гривах от популяций на вырубках по этим характеристикам существенно не различаются. Больше практически ни в каких пойменных экотопах эти виды не произрастают. Их теневыносливость выше, чем у видов предыдущей группы: оптимумы на 3-5 ступени шкалы L; по шкале N некоторые из них (*Moehringia trinervia*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*) характеризуются достаточно высокими значениями оптимума — ступени 7-8, но по нашим наблюдениям, в Неруссо-Севском заказнике они растут на песчаной и супесчаной почве. На вырубках *Euonymus europaea* и травянистые виды этой группы имеют возможность сохраняться, потому что в первые 1-2 года там развивается сплошной ярус крапивы, превышающий их по высоте и создающий сильное затенение (покрытие более 90%), а позже смыкается полог подроста древесных видов и тоже дает очень высокое проективное покрытие.

Еще одна группа мезофильных лесных видов — “*Ulmus glabra, B,C*” — включает подрост древесных и кустарниковых видов и некоторые травянистые виды: *Ulmus glabra* Huds. (в ярусе В и С), *Populus tremula* L. (в ярусе С), *Swida sanguinea* (L.) Opiz (в ярусе В), *Corylus avellana* L. (в ярусе С), *Viburnum opulus* L. (в ярусе С), *Euonymus verrucosa* Scop. (в ярусе С), *Paris quadrifolia* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea* L., *Viola mirabilis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Convallaria majalis* L., *Cardamine impatiens* L., *Equisetum pratense* L., *Rubus saxatilis* L., *Galium aparine* L. Эти виды встречаются в основном в облесенных экотопах и на вырубках.

Данная группа отличается от предыдущей в основном встречаемостью видов в некоторых экотопах. Так, виды *Swida sanguinea*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Paris quadrifolia*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum pratense* способны обитать в облесенных межгрядных понижениях, также как мезофильные виды групп "*Alnus glutinosa*, A,B,C" и "*Padus avium*, B,C", заселяя там ольховые коблы. На некоторых облесенных гривах Неруссо-Севского заказника виды этой группы почти полностью отсутствуют, что, по крайней мере для подростов древесных и кустарниковых видов, можно связать с наличием там выпаса.

Группа "*Betula pubescens*, A" включает *Betula pubescens* Ehrh. (в ярусе A), *Populus tremula* L. (в ярусе A), *Sorbus aucuparia* L. (в ярусе C), *Salix cinerea* L. (в ярусе B), *Poa nemoralis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. canescens* (Web.) Roth, *Galeopsis bifida* Boenn., *Fallopia convolvulus* (L.) A.Love. Виды этой группы практически отсутствуют в Неруссо-Севском заказнике. Для *Betula pubescens* и *Populus tremula* в ярусе A это связано с тем, что они свойственны средневозрастным послерубочным лесам, которые в Неруссо-Севском заказнике почти не встречаются, для остальных видов объяснение, вероятно, заключается в малом объеме флористической выборки из Неруссо-Севского заказника. В заказнике "Колодезь" эти виды встречены в основном на облесенных гривах и вырубках на гривах, а также в облесенных межгрядных понижениях, а некоторые (*Salix cinerea*, *Calamagrostis canescens*, *Galeopsis bifida*, *Fallopia convolvulus*) — на лугах. В целом эти виды можно охарактеризовать как эксплеренты, связанные в своем распространении с наличием обнаженного субстрата и достаточного освещения, или же как зоохорные виды (*Maianthemum bifolium*, *Sorbus aucuparia*). У некоторых из них (*Betula pubescens*) достаточно широки амплитуды по отношению и к увлажнению, и к богатству почвы, а некоторые приживаются в микроэкотопах, резко отличающихся по своему режиму от окружающего экотопа. В заказнике "Колодезь" они распространены именно в связи со своей эксплерентностью, так как там больше антропогенно нарушенных облесенных экотопов, чем в Неруссо-Севском.

Небольшая группа "*Tilia cordata*, A" включает неморальные виды с еще более узким спектром экотопов в пойме Неруссы. Это виды *Tilia cordata* (в ярусе A), *Ulmus laevis* (в ярусе A), *Euonymus verrucosa* Scop. (в ярусе B) и *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. Они отмечены только на облесенных гривах в заказнике "Колодезь", и их встречаемость в пойме составляет менее 20%. Что касается их отсутствия в облесенных межгрядных понижениях или на экотонах, то оно объясняется тем, что липа, вяз и бересклет слишком нерегулярно туда заносятся и приживаются, чтобы встречаться в этих экотопах в таком взрослом состоянии. Отсутствие видов этой группы на облесенных гривах Неруссо-Севского заказника для липы и вяза, возможно, связано с тем, что в состав яруса A они входят только в средневозрастных лесах заказника "Колодезь", тогда как в старовозрастных лесах Неруссо-Севского заказника ярус A состоит главным образом из ясеня и отчасти из дуба, и средневозрастные особи липы и вяза участвуют в создании яруса B. В целом же для всех видов этой группы малая встречаемость в пойме, может быть, связана с недостаточным объемом флористической выборки в Неруссо-Севском заказнике.

Виды группы "*Quercus robur*, A" являются характерным компонентом флоры широколиственных лесов поймы, как и виды группы "*Tilia cordata*, B,C", но отличаются тем, что присутствуют на прирусловых закустаренных гривах, а не только на облесенных. К этой группе относятся *Quercus robur* (в ярусе A), *Fraxinus excelsior* (в ярусе A), *Ulmus laevis* (в ярусе C), *Aegopodium podagraria* L., *Geum urbanum* L. и *Geranium robertianum* L. Закустаренные гривы отличаются от облесенных режимом хозяйственного использования: они расположены в прирусловой части поймы, где регулярно проводится выпас или сенокос на полянах. Таким образом, входящие в эту группу виды объединены либо тем, что почему-либо способны выдерживать выпас, либо тем, что регулярнее, чем остальные неморальные виды, заносятся в эти экотопы. Анемохорные виды *Fraxinus excelsior*, *Ulmus laevis*, *Aegopodium podagraria* и *Geranium robertianum* и зоохорный вид *Geum urbanum*, вероятно, действительно имеют больше возможностей для заноса с облесенных грив в антропогенно нарушенные прирусловые экотопы. К тому же все эти виды более светолюбивы, чем виды группы "*Tilia cordata*, B,C", их оптимумы по шкале L находятся на уровне 4-7 ступени; поэтому, попадая в осветленный экотоп, они

легче там приживаются. Что касается дуба, не исключено, что его локальные популяции в таких экотопах являются остатками прежних лесов, сведенных выпасом и сенокосом. Дуб достаточно устойчив к вытаптыванию почвы и механическим повреждениям, долго сохраняет способность плодоносить (особенно при хорошем освещении) и, кроме того, часть его особей (как старых, так и подроста) местное население могло сохранять целенаправленно из эстетических соображений.

Группа "*Epipactis helleborine*" примыкает к группам лесных видов, поскольку ее виды отмечены только на облесенных гривах (преимущественно в заказнике "Колодезь") и на вырубках на гривах, встречаемость их в пойме не превышает 20%. Группа включает *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Malus sylvestris* Mill. (в ярусе В и С), *Pyrola rotundifolia* L., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Melica nutans* L., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Euonymus europaea* L. (в ярусе В). Часть из них (*Malus sylvestris*, *Agrimonia pilosa*, *Platanthera chlorantha*, *Brachypodium pinnatum*) более или менее светолюбивы и свойственны опущенным местообитаниям или осветленным лесам. Вероятно, приуроченность к антропогенно нарушенным лесам и является фактором, объединяющим эти виды в общую группу.

Ряд групп, описанных ниже, состоят, в основном, из более или менее мезофильных видов (оптимумы по шкале F — от 4-й до 7-й (8-9-й) ступени) или безразличных к увлажнению видов. Их светолюбие, согласно шкалам Элленберга, довольно единообразно — оптимум на 7-8-й ступенях шкалы L, хотя среди них есть отдельные виды с оптимумами на 4-й или на 9-й ступени. Отношение к содержанию азота в почве — от безразличия до потребностей в богатой почве. Большинство этих видов в пойме отмечено не более чем в 20% обследованных экотопов, причем все эти экотопы — огмели, луга, закустаренные прирусловые гривы, вырубки — характеризуются более высокой освещенностью и наличием в настоящее время или в прошлом обнажений почвы (на лугах обнажения почвы создаются постоянной роющей деятельностью кабанов).

Наиболее широкий спектр вышеперечисленных экотопов свойствен видам группы "*Echinochystis lobata*". Это виды (в скобках указан класс встречаемости в пойме): *Echinochystis lobata* (Michx.) Torr. (II), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (II), *Carduus crispus* L. (II), *Calystegia sepium* (L.) R.Br. (II), *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (II), *Arctium lappa* L. (II), *Salix alba* L. в ярусе В (I), *S. fragilis* L. в ярусе В (I), *S. triandra* L. (I) в ярусе В, *S. viminalis* L. в ярусе В (I), *Chenopodium polyspermum* L. (I), *Myosotis palustris* (L.) L. (II), *Rumex acetosa* L. (I), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (II), *Artemisia vulgaris* L. (II), *Agrostis gigantea* Roth (I), *A. stolonifera* L. (I), *Bidens tripartita* L. (I). Согласно шкалам Элленберга, отношение к увлажнению у видов этой группы — от безразличного до выраженной гидрофильности, и для многих видов оптимальны богатые почвы. В пойме эта группа полностью и с наибольшим постоянством представлена на закустаренных прирусловых гривах и на отмелях, где мезофильным видам подходит местообитания, расположенные на верхних высотных отметках грив или отмелей, а гидрофильным — околородные. Проективное покрытие *Agrostis stolonifera* может достигать на отмелях (в отсутствие выпаса) 3 баллов по шкале Браун-Бланке; этот вид играет роль первичного закрепителя песков. *Calystegia sepium*, *Phalaroides arundinacea* и *Myosotis palustris* встречаются кроме отмелей также на вырубках на гривах, на залуженных гривах и в межгривных понижениях. На залуженных гривах отмечены также: с проективным покрытием до 2 баллов — *Bromopsis inermis*, *Anthriscus sylvestris*, с проективным покрытием не более 1 балла — *Rumex acetosa*, *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Artemisia vulgaris* и *Bidens tripartita*. Анемохорные и зоохорные виды этой группы — ивы, *Arctium lappa*, *Anthriscus sylvestris*, *Carduus crispus* и *Artemisia vulgaris* — благодаря подходящей световой обстановке и повышенным возможностям заноса встречаются с постоянством 40-60% на вырубках, хотя проективное покрытие их там обычно не превышает 1 балла по шкале Браун-Бланке.

Несколько иной спектр местообитаний у видов группы "*Achillea millefolium*". В нее включены виды *Achillea millefolium* L. (II), *Galium mollugo* L. (II), *Phleum pratense* L. (I), *Poa angustifolia* L. (I), *P. palustris* L. (II), *Veronica chamaedrys* L. (I), *Carex contigua* Hoppe (I), *Prunella vulgaris* L. (I), *Taraxacum officinale* L. (I), *Hypericum perforatum* L. (I), *Ranunculus acris* L. (I), *Tanacetum vulgare* L. (I), *Potentilla anserina* L. (I), *Melandrium album* (Mill.) Garcke (I), *Erigeron annuus* (L.) Pers. (I), *Vicia cracca* L. (II), *Cirsium arvense* (L.) Scop. s.str. (II), *Valeriana*

officinalis L. (1). Эта группа почти полностью (за исключением *Melandrium album*) представлена на вырубках на гривах, причем там всем видам группы свойственно постоянство не менее 60%, хотя единственный вид, проективное покрытие которого превышает 1 балл — *Poa palustris*. Более половины видов этой группы с постоянством 60-100% и проективным покрытием до 2-3 баллов встречается на залуженных гривах. Также примерно половина видов группы встречается в закустаренных прирусовых гривах (где производится выпас скота) с постоянством 20-60% и проективным покрытием +1 балл. На прирусовых отмелях эта группа представлена полностью, чем сходна с предыдущей группой, но постоянство и проективное покрытие видов группы "*Achillea millefolium*" на отмелях ниже, чем на вырубках и лугах (для большинства видов — не более 60% и менее 1 балла).

Для залуженных грив характерны еще 2 группы видов: группа "*Alopecurus pratensis*", (*Alopecurus pratensis* L., *Galium boreale* L., *Rumex confertus* L., *R. crispus* L., *Poa pratensis* L., *Thalictrum flavum* L.), виды которой также встречаются на отмелях и прирусовых гривах, и группа "*Trifolium pratense*" (*Trifolium pratense* L., *T. hybridum* L., *T. aureum* Poll., *Festuca rubra* L., *F. pratensis* L., *Carex nigra* (L.) Reichard, *Ranunculus flammula* L., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo, *Poa trivialis* L., *Myosotis caespitosa* K.F.Schultz, *Stellaria nemorum* L.), виды которой отмечены только на лугах. У видов первой группы постоянство и проективное покрытие на лугах выше, чем в прирусовых экотопах: например, у *Galium boreale* соответственно 60% и до 3 баллов на лугах, а в прирусовых экотопах — не более 20% и + баллов, а у *Alopecurus pratensis* — 100% и до 3 баллов на лугах, а в прирусовых экотопах 20% и + баллов.

Общей для флоры вырубков и флоры лугов на гривах является группа "*Lathyrus pratensis*", которая включает *Lathyrus pratensis* L., *Centaurea jacea* L., *Viola canina* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Thalictrum lucidum* L., *Galium uliginosum* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Coronaria flos-cuculi* (L.) R.Br., *Stellaria alsine* Grimm, *Polemonium caeruleum* L. На вырубках и на лугах все виды этой группы встречаются с постоянством 40-60%; многие из них также распространены на прирусовых закустаренных гривах, где проводится выпас, с постоянством 20-40%. Но проективное покрытие видов этой группы на лугах составляет 1-2 балла, тогда как в остальных экотопах — почти у всех менее 1 балла. Сходство флоры вырубков и лугов по наличию этой группы, возможно, связано с тем, что все описанные нами экотоны этих категорий находились в одном и том же лесном квартале, и таким образом сходство имеет чисто территориальные причины.

Более "лесной" спектр экотопов свойствен видам группы "*Vicia sepium*", которые отмечены главным образом в заказнике "Колодезь" на вырубках на гривах с постоянством 60-80%, а также в некоторых средневозрастных лесах на гривах (где их постоянство не превышало 20%). Группа включает *Vicia sepium* L., *Rubus nessensis* W.Hall., *Viburnum opulus* L. (в ярусе В), *Campanula rotundifolia* L., *Populus tremula* L. (в ярусе В), *Agrimonia eupatoria* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Fragaria vesca* L., *F. viridis* (Duch.) Weston, *Salix caprea* L. (в ярусе В и С), *S. pentandra* L. (в ярусе С), *Betula pendula* Roth (в ярусе В и С), *Carex pilosa* L., *C. pallescens* L., *Epilobium ciliatum* Rafin., *Stachys sylvatica* L., *Festuca gigantea* L., *Hypericum maculatum* Crantz. Часть этих видов — эксплеренты, которые связаны в своем распространении с наличием обнаженного субстрата, достаточного освещения или животных-переносчиков, а часть (*Carex pilosa*, *Stachys sylvatica*, *Festuca gigantea*) примыкают к группам неморальных видов, но в силу случайных причин отмечены только на вырубках, поскольку вообще встречаются в пойме редко (I класс встречаемости). Подрост светолюбивых древесных видов яруса В приурочен к вырубкам по причине отсутствия там затеняющего яруса А.

Наконец, 2 большие группы видов встречаются только на отмелях и прирусовых закустаренных гривах. Разграничивает эти группы встречаемость входящих в них видов в пойме в целом и, соответственно, постоянство, проявляемое в этих экотопах. Группа "*Erysimum cheiranthoides*" включает виды с более высокой встречаемостью в пойме и с постоянством 40-100% в прирусовых экотопах: *Erysimum cheiranthoides* L., *Salix alba* L. (в ярусе С), *S. triandra* L. (в ярусе С), *S. viminalis* L. (в ярусе С), *Veronica anagalis-aquatica* L., *Plantago major* L., *Herniaria glabra* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Artemisia campestris* L., *Oenothera biennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Butomus umbellatus* L., *Juncus bufonius* L., *J. articulatus* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.,

Gnaphalium uliginosum L., *Xanthium riparium* auct. non Itz., *Polygonum lapathifolium* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Trifolium repens* L. Группа “*Corispermum orientale*” включает виды с меньшей встречаемостью в пойме и с постоянством в прирусловых экотопах до 60%: *Corispermum orientale* Lam., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench., *Cerastium holosteoides* Fries, *Lotus corniculatus* L., *Polygonum aviculare* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Poa annua* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Salix acutifolia* Willd. (в ярусе В и С), *Medicago lupulina* L., *Atriplex calotheca* (Rafn) Fries, *Potentilla argentea* L., *Cyperus fuscus* L., *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., *Chenopodium rubrum* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Ranunculus sceleratus* L., *Rumex maritimus* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv. Некоторые из этих видов (*Gnaphalium uliginosum*, *Cyperus fuscus*, *Salix viminalis*, *Polygonum lapathifolium*) играют на отмелях (в отсутствие выпаса) отчасти эдификаторную роль, способствуя закреплению свежих наносов.

В целом можно охарактеризовать большинство видов группы последнего блока как эксплерентные в широком смысле. Одни из них могут проявлять свойства эксплерентности в связи с потребностью в освещении, другие — в связи с потребностью в обнаженном почвенном субстрате, третьи — в связи с потребностью в хотя бы временном избытке минерального питания. В таких экотопах поймы, как луга или отмели, эти виды могут найти для себя подходящие (например, по увлажнению) микроэкотопы или приживаются благодаря более широким амплитудам по тем факторам, по отношению к которым они не проявляют свойства эксплерентности. Поэтому, несмотря на значительное разнообразие экологических характеристик этих видов в шкалах Элленберга, можно считать, что эти группы организованы общими экологическими свойствами. Характерно то, что подходящие для них экотопы в современной пойме возникают преимущественно под влиянием хозяйственной деятельности. Даже роющая деятельность кабанов, способствующая заносу и приживанию многих эксплерентных видов, выражена только на лугах, то есть находится под влиянием характера ведения хозяйства.

4.7.4. Типология, синтаксономическая характеристика и иерархия парциальных флор поймы

Флористические списки пойменных экотопов были сведены в 10 фитоценонов (табл.4.19). Для краткости флористический состав фитоценонов представлен в таблице 4.19 в форме присутствия или отсутствия группы видов, описанных выше. Наличие группы отмечено там, где не менее 30% отнесенных к ней видов встречаются во флористическом списке фитоценона, без уточнения того, какие это виды конкретно.

Объединение флористических списков в фитоценоны соответствует, в первую очередь, сходству фитоценохор по ярусной структуре. В большинстве случаев также прослеживается соответствие между флористическим сходством и сходством экотопов по геоморфологическим признакам, положенным в основу классификации (табл.4.18).

Почти все парциальные флоры облесенных межгрядных понижений уверенно можно отнести к одному и тому же фитоценону 5, фитоценоны 7 и 9 включают списки залуженных экотопов, а фитоценон 10 — списки старичных водоемов. В этих случаях, как это и предполагалось при классификации элементарных выделов, флористический состав организован распределением увлажнения и света в выделе, в связи с чем в него входят преимущественно группы гидрофильных или светолюбивых видов. Присутствие в облесенных межгрядных понижениях мезофильных видов группы “*Alnus glutinosa*”, как обсуждалось выше, связано с внутренней мозаичностью данных фитоценохор, не учитывавшейся в классификации.

Также уверенно можно объединить в фитоценон 4 все флористические списки вырубков на гривах, фитоценохоры которых сходны по происхождению и ярусной структуре. Основной отличительной чертой обобщенного флористического состава вырубков является большое разнообразие экологических групп видов, связанное с экологической пластичностью видов, населявших фитоценохору до рубки леса (виды групп “*Urtica dioica*”, “*Glechoma hederacea*”), с возникновением “убежищ” для неморальных травянистых видов, с повышенной возможностью заноса видов (особенно анемохорных и зоохорных из группы “*Calystegia sepium*” и “*Erysimum cheiranthoides*”) и с наличием неподалеку залуженных экотопов, откуда происходил занос видов групп “*Stachys palustris*”, “*Achillea millefolia*”, “*Lathyrus pratensis*”). Однако отчасти высокое флористическое

Таблица 4.19. Общая характеристика фитоценозов, выделенных при анализе флоры поймы р.Неруссы.

General characteristic of phytocoenones ear-marked during analysis of Nerussa-river floodplain flora.

Фитоценоз. №	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число флор. списков	12	5	13	4	8	7	6	11	7	7
Элементы мезорельефа, на которых выполнены флор. списки	Гр, Мг	Гр	Гр	Гр	Мг, Гр	Гр	Гр	Отм, Гр	Мг	Мг
Фитоценозы, в которых выполнены флор. списки	леса	леса	леса	вырубки (кустарн.)	леса	леса, кустарн	луга, поляны	кустарн	луга	водоемы
Антропогенные факторы (возраст означает давность проведения рубок)	80-240 лет, выпас	80-240 лет, выпас	60-120 лет	5-10 лет, местами пожары	60-80 лет	выпас	сенокос (на лугах)	выпас	сенокос?***	—
Заказник, в котором выполнены флор. списки	НС*	НС	К	К	НС, К	НС, К	К	К, НС	К	К
Общее число видов	87	112	161	185	150	112	149	229	79	68
Название группы видов										
" <i>Trifolium pratense</i> "							+			
" <i>Lathyrus pratensis</i> "				+			+	+		
" <i>Vicia sepium</i> "			+	+						
" <i>Achillea millefolium</i> "				+		+	+	+		
" <i>Alopecurus pratensis</i> "						+	+	+		
" <i>Echinocystis lobata</i> "		+		+		+	+	+		
" <i>Erysimum cheiranthoides</i> "				+		+		+		
" <i>Corispermum orientale</i> "								+		
" <i>Epipactis helleborine</i> "			+	+						
" <i>Ulmus glabra, B, C</i> "	+		+	+	+					
" <i>Quercus robur, A</i> "	+	+	+	+						
" <i>Alnus glutinosa, A, B, C</i> "	+	+	+	+	+					
" <i>Padus avium, B, C</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Таблица 4.19 (продолжение)

Фитоценоз, №	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
" <i>Glechoma hederacea</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+		
" <i>Urtica dioica</i> "	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
" <i>Stachys palustris</i> "		+		+	+	+	+	+	+	+
" <i>Veronica longifolia</i> "		+	+	+	+	+	+	+	+	
" <i>Phragmites australis</i> "					+	+	+	+	+	+
" <i>Glyceria maxima</i> "					+			+	+	+
" <i>Naumburgia thyrsiflora</i> "					+		+		+	+
" <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> "					+				+	+
" <i>Tilia cordata</i> , A"			+							
" <i>Lamium maculatum</i> "	+	+	+					+		
" <i>Betula pubescens</i> , A"			+	+	+		+			

* НС — Неруссо-Севский заказник. К — заказник "Колодезь"

** ? — сенокос в данных экотопах, возможно, не проводится в связи с заболоченностью и слишком гидрофильным характером флоры

сходство описанных вырубок на гривах отражает то обстоятельство, что все соответствующие экотопы расположены в одном и том же территориальном массиве поймы. Высокое флористическое сходство вырубок и лугов на гривах (фитоценоз 7) объясняется тем же. Возможно, что разнообразие флоры вырубок зависит от разнообразия флор окружающих экотопов и возможностей заноса оттуда семян в большей степени, чем от режима экотопа, в котором производится вырубка, и экологического режима на самой вырубке.

В фитоценоз 8 объединены флористические списки всех прирусловых отмелей и нескольких прирусловых грив с ивняками. В данном случае основным организующим флору фактором является регулярное возникновение обнаженного субстрата. В классификации экотопов не предполагалось наличие этого фактора на прирусловых гривах, так как он связывался только с русловой деятельностью реки. В действительности немаловажной причиной возникновения незадернованного песка как на прирусловых гривах, так и на отмелях, является регулярный выпас коров. Он же является и причиной заноса в эти экотопы многих мезофильных эксплерентных видов из групп "*Erysimum cheiranthoides*" и "*Corispermum orientale*".

В выделении фитоценозов № 1-3 в наибольшей степени прослеживается несоответствие флористического состава с геоморфологической классификацией элементарных выделов и отражение территориальной связи между ними. Фитоценоз 3 включает флористические списки только облесенных грив заказника "Колодезь", а фитоценозы 1 и 2 — флористические списки облесенных грив и межгривных понижений только Неруссо-Севского заказника. При этом списки межгривных понижений, вошедших в фитоценоз 1, не содержат видов с выраженной гидрофильностью, и тем самым сходны со списками дренированных облесенных грив. Это обусловлено общим повышенным положением и хорошей дренированностью территории Неруссо-Севского заказника, о которой уже упоминалось выше. Во флористическом составе фитоценоза 2, наоборот, присутствуют все гидрофильные виды группы "*Stachys palustris*" и часть видов групп "*Phragmites australis*" и "*Alnus glutinosa*", поскольку в этот фитоценоз вошли списки облесенных межгривных понижений и невысоких (не выше 1 м над уровнем воды) грив, соседствующих со старицами или постоянно затопленными облесенными межгривными понижениями. Что же касается фитоценоза 3, то его флористический состав отличается от фитоценозов 1 и 2 главным образом присутствием или большим постоянством видов групп "*Epipactis helleborine*" и "*Ulmus glabra, B,C*" (последняя группа включает подрост многих древесных и кустарниковых видов, относящийся к ярусу С). По нашему мнению, различие по присутствию видов этих групп отражает разницу в хозяйственном использовании 2-х заказников: на территории Неруссо-Севского заказника леса более давно подвергались рубкам, то есть осветлению, но в них выше численность оленей и регулярно проводится выпас коров, вследствие чего постоянно уничтожается подрост. Таким образом, отличия фитоценозов 1, 2 и 3 по флористическому составу отражают отличия по режиму антропогенных факторов в 2-х заказниках, то есть территориях более высокого ранга, чем элементарные экотопы или экотопические фитоценозохоры. Полные парциальные флоры заказников, если бы они были составлены из парциальных флор соответствующих экотопов, были бы сходны между собой по видовому составу, но различались бы по внутренней структуре, то есть по степени приуроченности экологических групп видов к различным категориям экотопических фитоценозохор, как это демонстрируют фитоценозы 1, 2 и 3.

Отличия фитоценозов лесной растительности (№ 1-3) от всех остальных обусловлены теми экологическими факторами, которые обсуждались выше. Так, гидрофильные и гидрофильные виды представлены во флористическом составе фитоценозов 1 и 3 с постоянством не более 40% вследствие малой длительности затопления и малого остаточного увлажнения почвы после затопления. Эксплерентные виды почти отсутствуют в списках этих фитоценозов, поскольку в соответствующих экотопах нет ни подходящей световой обстановки, ни обнаженного субстрата для их поселения. Последнее обстоятельство связано с тем, что в облесенных экотопах поймы Неруссы, во-первых, отсутствует роющая деятельность кабанов или других животных, а, во-вторых, ветровальный процесс развит очень слабо: при вываливании деревьев практически не происходит отсыпка грунта и не выражено образование вывального бугра. Возможно, это объясняется тем, что у деревьев постепенно перегнивают скелетные корни, вследствие чего и происходит вывал, а при вываливании

корни обламываются близко от основания ствола, и вываливающаяся комлевая часть не захватывает большой массы грунта.

6 из 10 фитоценонов — №№ 1-6 — могут быть соотносены с ассоциациями лесной растительности, описанными в разделе 4.3. Так, фитоценоны 1, 2, 3 и 4 можно отнести к ассоциации *Ficario-Ulmetum* (союз *Alno-Padion*, класс *Quercus-Fagetea*), с которой их флористическое сходство составляет соответственно 49%, 44%, 53% и 38%. Все они, по сравнению с флористическим составом ассоциации *Ficario-Ulmetum*, содержат больше гигрофильных видов, поскольку в них отражено большее разнообразие экотонных ситуаций, свойственных лесам в гривистой пойме. Флористический состав фитоценона 4, наименее похожего на ассоциацию *Ficario-Ulmetum*, содержит также большое число эксплерентных, зоохорных и анемохорных видов, не свойственных густо сомкнутым средневозрастным лесам, описанным в качестве ассоциации *Ficario-Ulmetum*. Фитоценон 5 можно отнести к ассоциации *Carici elongatae - Alnetum* (союз *Alnion glutinosae*, класс *Alnetea glutinosae*). Его сходство с флористическим списком этой ассоциации, приведенном в разделе 4.3, составляет 65%. Фитоценон 6, объединяющий флористические списки прирусловых грив, описанных как в заказнике “Колодезь”, так и в Неруссо-Севском заказнике, резко отличается от фитоценонов №№ 1-4, тем что состав аффиных видов класса *Quercus-Fagetea* в нем обеднен, и 55% его видов — это эксплеренты, встречающиеся на прирусловых отмелях или в других экотопах, в которых проводится выпас. Его сходство с ассоциацией *Ficario-Ulmetum* составляет всего 17%, тогда как с фитоценоном 8 его сходство составляет 40%. Оба эти фитоценона (6 и 8), вероятно, следует отнести к классу *Salicetea-Purpureae* (Список ..., 1989).

Для остальных фитоценонов мы приводим лишь приблизительную синтаксономическую характеристику: фитоценон 7 можно отнести к классу *Molinio-Arrhenatheretea*, фитоценон 9 — к классу *Phragmiti-Magnocaricetea*, фитоценон 10 — к классу *Potametea* (там же).

Предпринятое нами обследование поймы Неруссы являлось попыткой применить к описанию флоры территориально-иерархический подход, где основой для построения иерархии флор предполагалось сделать иерархическую классификацию территориальных выделов. В основу классификации выделов были положены геоморфологические критерии, поскольку основной геоморфологический признак — мезорельеф поймы — наиболее доступен для наблюдения и достаточно тесно связан с основным для растительности поймы экологическим фактором — поемностью. Но распределение увлажнения в пойме происходит сложнее, чем просто в зависимости от высотных отметок экотопа, поэтому полного соответствия между классификацией экотопов и классификацией парциальных флор по сходству видового состава мы не достигли. Классификация экотопов при аналогичных обследованиях поймы в дальнейшем должна учитывать характер грунта и скорость поверхностного или внутрипочвенного стока, тогда описание экотопической ситуации будет более информативным для экологического анализа флоры. Сходство между видовым составом флористических списков и ярусной структурой фитоценонов выявляется в ходе экологического анализа лучше. Однако часто это сходство объясняется не самим распределением света, а причинами возникновения конкретной ярусной структуры (историей хозяйственной деятельности, возможностью поселения древесных видов). Таким образом, проведенный экологический анализ выявляет тенденции различных факторов в организации флористического состава растительности, но эти тенденции нуждаются в дальнейшем уточнении при более детальных исследованиях поймы и пойменной флоры.

По итогам проведенного анализа флоры можно сделать следующие выводы: 1) основными экологическими факторами, под влиянием которых формируется видовой состав экотопических парциальных флор в пойме, являются длительность затопления и регулярное возникновение нарушений растительного покрова, 2) нарушения растительного покрова и обусловленные ими особенности флористического состава растительности находятся в пойме в настоящее время в зависимости от режима хозяйственной деятельности, 3) вклад флоры поймы Неруссы в общее видовое разнообразие растительности Неруссо-Деснянского Полесья, обусловленный спецификой поймы как элемента ландшафта, составляет менее 1% от общего объема флоры.

4.8. Заключение

Исследование восстановительных смен в Неруссо-Деснянском Полесье позволило выявить их специфику в разных ландшафтных подразделениях.

Во-первых, сообщества водоразделов и долин малых рек отличаются движущей силой демулационных преобразований. На зандровых и моренно-зандровых водоразделах в качестве такой силы выступает популяционная жизнь дерева-эдификатора. Непрерывный поток поколений в его популяциях - это необходимое условие для восстановления мозаично-ярусной структуры и почвенного плодородия лесных сообществ, которые в свою очередь увеличивают емкость местообитания и способствуют сохранению флористического и фаунистического разнообразия. В долинах малых рек ведущим фактором демулационных преобразований выступает популяционная деятельность бобра, которая поддерживает флористическое и ценогическое разнообразие биосистем на уровне типов растительности (водной, луговой и лесной) за счет их пространственного перераспределения по долине малого водотока.

Во-вторых, анализ направлений демулационных смен показал, что при условии абсолютного заповедания, сосновые сообщества моренно-зандровых местностей способны постепенно преобразоваться в хвойно-широколиственные сообщества климаксового типа, а сосняки зандровых местностей - в хвойно-широколиственные леса с вкраплениями ольшаников в пониженных элементах рельефа. Чисто сосновые леса в восстановленном растительном покрове, видимо, сохранятся только на верховых олиготрофных болотах. В долинах малых рек однообразный растительный покров, представленный черноольховыми сообществами, способен под воздействием бобров преобразоваться в климакс-мозаику (термин Уиттекера, 1980), представленную пятнами водных, луговых и лесных ценозов.

В-третьих, зандровые и моренно-зандровые группы местностей отличаются начальными стадиями восстановительных смен. Так, в напочвенном покрове сообществ зандровых местностей с относительно бедным песчаным субстратом существенная роль в демулационных преобразованиях ценозов принадлежит борсальным растениям, которые формируют моховую и кустарничковую синузии. Относительно богатый субстрат моренно-зандровых местностей способствовал сохранению в напочвенном покрове сосняков неморальных видов и других травянистых растений, которые с начальных этапов демулационных смен формируют синузию трав.

В-четвертых, различия экотопических условий моренно-зандровых и зандровых местностей отражаются на развитии сообществ при антропогенном вмешательстве. Так, трансформация сосняков моренно-зандровых местностей в основном связана с разными видами рубок. Они приводят к формированию кленово-липовых лесов субклимаксового типа. На развитие сосновых сообществ зандровых местностей существенное влияние оказывают пожары, провоцируемые человеком. Особенно часты они в сообществах начальных стадий развития (*Pineta bryophytosa*). Известно, что эта группа сообществ отличается повышенной горимостью в отличие от ценозов *Piceeta herbosa* (Санников, 1992). При этом в сообществах полностью уничтожаются мохово-кустарничковый покров и подрост позднесукцессивных древесных видов (ели, дуба и др.). Одновременно выгорает перегнойно-аккумулятивный горизонт, необходимый для внедрения неморальных растений с высокой требовательностью к почвенным условиям. В результате процесс восстановления растительности затормаживается на многие десятилетия.

Resume

Secondary succession processes of Nerusso-Desnjansk Polesje vegetation (Bryansk province) are described on example of "Bryansky les" Nature Reserve in chapter 4. Vegetation is characterized on dominant (sections 4.4, 4.6) and ecologo-floristic classification (section 4.3), the lists of vascular plants, mosses and lichens are included. New subassociation *Circaeo-Alnetum calthetosum palustris* (class *Quercu-Fagetea*, union *Alno-Padion*) is described at fulfilment ecologo-floristic classification.

History of economic use on territory of Nerusso-Desnjansk Polesje (section 4.2) is investigated and historical reasons of occurrence of modern spatial structure and trees species composition of a vegetative cover are shown.

Landscape classification of territory of Nerusso-Desnjansk Polesje is spent. 11 divisions of a landscape (groups of districts) is allocated. Species composition of a vegetation cover and ecological regime (with use of Tsyganov's ecological scales) is described for each group of districts. Vegetation associations (section 4.4) are specified peculiar to each group of districts. Similarity of parcial flora of landscape units on species composition and ecologo-cenotic spectrum is analysed.

Secondary succession processes of forest vegetation are described on watershed districts, connected with antropogenic intervention in natural processes (section 4.5), and in the small rivers valleys (connected with activity of beavers (*Castor fiber L.*) (section 4.6). The forecast of a further course of secondary successions on the basis of the analysis of ontogenic structure of trees and shrubs species (section 4.5) is made.

Successional transformation on zandr and moraine-zandr watersheds are determined by population life of trees edificators. The continuous flow of generations in it population is a necessary condition for restoration of mosaic-layer structure and of soil fertility of forest communities, that results in increase of ecological capacity of site and promotes preservation of biodiversity. The analysis of secondary succession directions has shown, that under condition of absolute protection, pine community of morenic-zandr districts are capable gradually to be transformed in coniferous-broad-leaved climax community, pine forests of zandr districts - in coniferous-broad-leaved forests with participation of alder (*Alnus glutinosa*) forests in lowered elements of relief.

Population activity of heavers acts by the conducting factor of secondary succession transformations in small river flood plains. Activity of beavers supports floristic and cenotic diversity of biosystems at a level of vegetation types (water, meadow and wood) at the expense of their spatial redistribution on small river valley. In conditions of a reserved mode the vegetative cover will be transformed in climax-mosaik, submitted by pattern of water, meadow and wood ecosystems.

Spatial structure of a vegetation cover of Nerussa river bottomland is described. Ecological spectrum of bottomland plant species and contribution of a bottomland vegetation cover in common floristic diversity of Nerusso-Desnjansk Polesje is analysed (section 4.7).