61:02-3/20-х

ПУЩИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Браславская Татьяна Юрьевна

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОЙМЕ МАЛОЙ РЕКИ ЮЖНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ

(на примере р. Нерусса, Брянская обл.).

03.00.16 – Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
доктор биологических наук, профессор
О.В.Смирнова;
кандидат биологических наук
О.И.Евстигнеев

Москва 2001

Оглавление

Введение. 1
Глава 1. Природные процессы в поймах и методология их изучения. 3
1.1. Общая специфика природных процессов в поймах. 3
1.2. Геоморфологические процессы в поймах. 4
1.3. Гидрологический режим пойм. 24
1.4. Ландшафтная структура пойм. 28
1.5. Исследования пойменной растительности. 41
1.6. Популяционный подход к изучению растительности и его применение в исследованиях пойм. 51
Глава 2. Общая характеристика поймы р. Нерусса и особенности структуры ее ландшафта. 63
2.1. Географическое положение. 63
2.2. Климат. 63
2.3. Гидрологический режим. 64
2.4. Геологическое строение поймы. 65
2.5. Геоморфологическое строение и почвенный покров поймы. 65
2.6. Система территориальных единиц в ландшафте поймы р. Нерусса. 74
2.7. История и современное состояние природопользования в пойме. 76
Глава 3. Методы исследования растительности и ландшафта в пойме р. Нерусса. 84
Глава 4. Растительность поймы р. Нерусса. 94
4.1. Общая характеристика растительности. 94
4.2. Растительность особо долгопоемных экотопов. 101
4.3. Растительность долгопоемных экотопов. 112
4.4. Растительность среднепоемных экотопов. 118
4.5. Растительность краткопоемных экотопов. 128
4.6. Растительность незаливаемых экотопов. 139
4.7. Анализ показателей биологического разнообразия пойменной растительности. 143
Глава 5. Демографическая структура древесной и кустарниковой синузий в растительности поймы. 160
5.1. Синузии деревьев и кустарников в переработанной пойме. 160
5.2. Синузии деревьев и кустарников в унаследованной пойме. 179
Глава 6. Сукцессии растительности в пойме р. Нерусса. 209
6.1. Первичные сукцессии пойменной растительности. 209
6.2. Вторичные сукцессии пойменной растительности. 224
Выводы. 230
Список литературы. 232

Введение

При решении проблем оценки и сохранения биологического разнообразия на экосистемном и ландшафтном уровнях исследователи обращают пристальное внимание на поймы, которые практически во всех природных зонах выступают как хранилища биоразнообразия. Это свойство пойм связано:

1) с чрезвычайно сложной экотопической структурой пойменных ландшафтов и с наличием в них сообществ, резко различающихся по режиму различных экологических факторов;

2) с широким распространением экотонов между сообществами;

3) с повышенной природной динамичностью пойменных ландшафтов и присутствием в них участков, находящихся на разных стадиях геоморфологического и ландшафтного развития.

Выявление основных характеристик разнообразия пойменной растительности и факторов его поддержания – достаточно сложная задача не только из-за многофакторности природных воздействий на растительность, но и из-за сильных антропогенных преобразований, которым она подвергается. Состав и облик современной растительности пойм являются результатом влияния, по крайней мере, следующих факторов: 1) современной динамики развития рельефа и изменений гидрологического режима; 2) динамики этих же процессов на протяжении большей части голоцена; 3) собственной эндогенной динамики растительности, 4) преобразования растительности, рельефа и гидрологического режима пойм человеком на протяжении длительной истории природопользования.

Именно в связи со сложностью для изучения такого объекта как современная пойменная растительность к настоящему времени еще не существует достаточно полных исследований ее разнообразия и динамики в условиях центральной России, учитывающих различные причины этих явлений. Такие исследования наиболее удобно проводить на тех территориях, где в последние столетия воздействия природопользования на пойменную растительность были относительно слабыми, вследствие чего сохранились некоторые мало нарушенные растительные сообщества. Поэтому объектом данной работы была выбрана пойма р. Нерусса (Брянская

область), в которой среди значительных по площади лесных массивов есть в том числе и сообщества 100-150-летних широколиственных лесов.

Данная работа имеет следующие цели:

1) оценку структурного и видового разнообразия растительного покрова поймы р. Нерусса, 2) выявление основных факторов, поддерживающих это разнообразие, 3) прогноз его трансформации в будущем с учетом возможных последствий хозяйственной деятельности и заповедного режима.

В задачи работы входило:

1. проанализировать имеющиеся в литературе современные представления о ходе природных процессов в ландшафтах пойм и выработать на их основе адекватный подход к описанию пойменной растительности и ее динамики;

2. выделить и описать типы растительных сообществ в пойме р. Нерусса, сделать сравнительный анализ их флористического состава и пространственной структуры;

3. проанализировать демографическую структуру популяций видов-лесообразователей в растительных сообществах различных типов;

4. описать природные и антропогенно обусловленные сукцессионные процессы в растительном покрове поймы р.Нерусса.

Автор сердечно благодарит кандидата биологических наук О.И.Евстигнеева за всестороннюю помощь и ценные советы при выполнении работы.

Глава 1. Природные процессы в поймах рек и методология их изучения.

1.1. Общая специфика природных процессов в поймах.

Хорошо известно, что пойма – это территория, регулярно подвергающаяся затоплению во время речных паводков. Этот фактор, получивший название поемности (Еленевский, 1936; Шенников, 1941), оказывает сильное влияние на состав и пространственное размещение всей наземной биоты в поймах в отличие от речных террас и водоразделов, где затопление воздействует на биоту эпизодически. Другая важная особенность пойменных территорий – это их геоморфологическая нестабильность: по выражению И.Б. Петрова (1979), пойму можно расматривать как форму транспортировки твердого стока (продуктов эрозии) с суши в океан. Исследователи-геоботаники в большинстве случаев придавали важное значение только одному аспекту геоморфологической нестабильности пойм – аллювиальности (Еленевский, 1936; Шенников, 1941), т.е. аккумуляции аллювия на их поверхности, и реакции растительного покрова на этот фактор. Но реально на пойму воздействует единый геоморфологический процесс – эрозионно-аккумулятивная деятельность реки (Ламакин, 1948; Шанцер, 1951). Под влиянием этого процесса постоянно происходят изменения площади и рельефа пойменной суши, что также оказывает сильное влияние на размещение биоты.

Закономерностям режима этих абиотических факторов – поемности и эрозионно-аккумулятивной деятельности – подчинена не только сезонная и разногодичная динамика биоты, но и многовековые динамические процессы в биогеоценозах пойм, которые часто упоминаются как пример гологенетических сукцессий (Миркин, 1974). Этими же абиотическими факторами во многом обусловлено и ландшафтное своеобразие пойм. Поэтому уместно обсудить современные представления о характере этих факторов и их воздействии на пойменную растительность прежде, чем собственно геоботанические данные о поймах. В ходе исследований сукцессионной динамики сообществ особенно важно привлекать информацию о скорости переформирования пойменной суши – чтобы сопоставлять ее с тенденциями и возможной скоростью преобразований биоты. Поэтому именно этим данным будет уделено специальное внимание ниже.

Особенности геоморфологических и гидрологических процессов в каждой пойме сильно зависят от водности реки (среднемноголетнего объема ее стока за целый год или какой-либо его сезон). Различия рек по водности отражены в гидрографических классификациях. Обычно в них различают малые, средние и крупные реки. По практическим соображениям в классификациях используется не сама величина водности (ее определение для всех рек – трудноосуществимая задача), а другие параметры, с которыми водность так или иначе связана, – длина русла или площадь речного бассейна. В данной работе используется классификация В.М. Родевича (Реки и озера …, 1971), согласно которой крупными считаются реки длиной более 500 км, протекающие в нескольких климатических зонах, средними – реки длиной 201-500 км, обычно протекающие не более чем в одной климатической зоне. Малыми в этой классификации считаются реки длиной от 26 до 200 км, в бассейнах которых на ход природных процессов может сильнее влиять не принадлежность к определенной климатической зоне, а особенности конкретной местности (литологический состав, рельеф, гидрометеорологические условия). Реки длиной не более 25 км относятся к категории «самые малые» – это ручьи и водотоки оврагов. В обзоре не рассматриваются данные о них, поскольку их поймы развиты слабо и лишены многих специфических геоморфологических и ландшафтных признаков.

1.2. Геоморфологические процессы в поймах.

1.2.1. Факторы, влияющие на эрозионно-аккумулятивную деятельность рек. Пойменная суша возникает в результате аккумуляции аллювия (материала, который образуется при размыве дна и берегов русла потоком), то есть под влиянием эрозионно-аккумулятивной деятельности реки. В ряде работ (Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955; Чалов, 1979; Чернов, 1983) подробно изложены закономерности этой деятельности и их влияние на строение и развитие пойм. Интенсивность эрозионно-аккумулятивных процесов зависит от соотношения скорости течения воды со свойствами грунта, слагающего русло и берега. В свою очередь, скорость зависит от водности потока и от падения русла (отношения разницы высот на концах отрезка русла к длине этого отрезка). Характер этих зависимостей таков, что с увеличением водности и падения реки ее эрозионная способность и концентрация аллювия в потоке растут нелинейно, с показателем степени, превышающим 1. Также

нелинейной является зависимость между скоростью течения и массой (крупностью) частиц аллювия, которые вода может перемещать при данной скорости (Маккавеев, 1970). На равнинных реках, скорость течения которых обычно составляет от десятков сантиметров до первых метров в секунду, аллювий состоит из частиц песчаной и глинистой фракций.

На эрозионно-аккумулятивную деятельность реки влияют разнообразные факторы, часть из которых определяется особенностями речного бассейна. Так, интенсивность эрозии сильно зависит от геологического строения территории бассейна (размываемости пород) и ее рельефа (уклона местности и падения русла на ней). Есть и другие связи между особенностями бассейна и деятельностью реки: водность потока зависит от размеров его водосборной площади (т.к. чем она больше, тем больше осадков на нее «попадает»), но также и от коэффициента увлажнения на ее территории (Чалов, 1979).

В связи с разнообразием условий, создаваемых перечисленными факторами, исследование природного разнообразия русловых процессов и геоморфологии пойм – достаточно сложная задача. Теоретической основой, которая позволяет эту задачу решать, стали представления о том, что в деятельности реки, в зависимости от обстановки в бассейне, может преобладать эрозия, может преобладать аккумуляция, а могут эти процессы сочетаться в разных соотношениях. Для каждой из названных геоморфологических ситуаций характерны свои особенности строения эрозионных и аккумулятивных форм рельефа поймы (Лютцау, 1992). Эти представления появились еще в XIX веке, а в отечественной литературе наиболее аргументированно и детально были изложены в середине XX века В.М. Ламакиным (1948).

1.2.2. Закономерности аккумуляции аллювия в руслах и поймах. Аллювий перемещается в руслах как во взвешенном состоянии, в толще воды, так и путем волочения по дну. На дне русла при этом возникают первичные аккумулятивные формы рельефа – русловые гряды (Великанова, 1969). Они наблюдаются в руслах большинства рек Европейской России, Западной и Восточной Сибири, в деятельности которых эрозия преобладает или приблизительно уравновешивается аккумуляцией. Размеры гряд определяются водностью потока и концентрацией аллювия в нем и более или менее сопоставимы с шириной русла. На крупных реках наблюда-

ются гряды длиной от 30-50 м до нескольких километров и высотой от десятков сантиметров до нескольких (10) метров. На средних реках гряды могут иметь длину 10-30 м, а высота их может составлять от 20 см до 1 м (Шанцер, 1951; Чалов, 1979; Беркович, 1993). Гряды на малых реках могут быть небольшими: иметь высоты от 15-20 до 60-70 см (Джуха, Чалов, 1985; Борсук, Лихачева, 1987; Строение и история …, 1996). Но также на малых реках отмечают и гряды протяженостью 200-300 м и высотой 1,2-1,8 м (Строение и история …, 1996). Если же в деятельности реки резко преобладает аккумуляция, то гряды не образуются и дно русла покрыто сплошным чехлом влекомых донных наносов (Лю Шутуан,Чалов, 1998).

Все же в большинстве случаев на равнинных реках умеренная аккумуляция сочетается с эрозией (Ламакин, 1948) и формирование русловых гряд является закономерным результатом эрозионно-аккумулятивных процессов. Под напором воды гряды смещаются в русле вниз по течению. Скорость их движения также зависит от водности потока. Больше всего данных о скорости движения русловых гряд получено для крупных рек. Так, указывается, что гряды в них могут двигаться в стрежневой зоне со скоростью 8-10 м/сутки (Ока) (Беркович, 1993) или даже до 25 м/сутки (Миссисипи, Гаронна, Луара) (Шанцер, 1951), а в зонах русла с более медленным течением – всего несколько десятков сантиметров в сутки (Волга) (там же). К сожалению, эти цифры трудно сопоставлять со значениями, усредненными по году, т.к. скорость смещения гряд меняется вместе с водностью потока в зависимости от сезона. Данные за год для крупных рек приводятся следующие: от 40 м/год (Ока) (Попов, 1965) до 100 м/год (Вычегда) (Чалов, 1979), а на самых крупных реках (Волга, Рейн) – даже до 300-400 м/год (Шанцер, 1951). Данных о движении гряд на средних реках в литературе очень мало: приводится только скорость для Луги – 16 см/сутки вне стрежневой зоны (Шанцер, 1951). Данные о малых реках пока очень немногочисленны: на Протве (Московская обл.) установлено, что гряды длиной 10-12 м и высотой 15-30 см смещаются со скоростью несколько десятков сантиметров в сутки, более крупные гряды длиной 50-70 м и высотой 40-70 см – на порядок медленнее, а у самых крупных гряд длиной 200-300 м и высотой 1,2-1,8 м смещения не наблюдается (Строение и история …, 1996).

Важным обстоятельством при движении гряд в русле является «застревание» их прибрежных концов (побочней) возле берегов. Побочни, застревающие возле вогнутых берегов, достаточно быстро размываются потоком. Если же побочень задерживается возле выпуклого берега, огибаемого речной излучиной, то он может надолго сохраниться и стать частью берега (сначала – прибрежного мелководья). Для Вычегды Р.С. Чалов (1979) приводит данные, что мелководная прибрежная зона, сформированная серией смещающихся побочней, имеет ширину 100 м. Таков один из механизмов формирования пойменной суши. Большую роль в этом процессе играет зарастание побочня, вследствие которого интенсивность аккумуляции аллювия на нем увеличивается (Шенников, 1914; Шингарева-Попова, 1935; Чалов, 1979; Джуха, Чалов, 1985; Шаталов, 1997). Что касается периодичности причленения побочней к берегу, то для крупных рек Н.И.Маккавеев (1970) оценил ее в несколько десятков лет.

Другой механизм формирования пойменной суши заключается в том, что взвешенный аллювий оседает из потока на дно русла. Это происходит в тех участках, где скорость течения снижается. Исследования гидрологов В.М.Лохтина, Н.С.Лелявского, М.В.Великанова, Н.И. Маккавеева и др. показали, что потоку речной воды свойственна турбулентность, вследствие которой его стрежневая зона приобретает вид многократно и регулярно изогнутой линии. В участках русла, огибаемых стрежневой зоной потока, создаются малые скорости течения. Поэтому с внутренней стороны изгибов стрежня происходит очень интенсивное осаждение взвешенного аллювия на дно и быстро формируются прибрежные мелководья, имеющие в плане серповидную или сегментообразную форму (Шанцер, 1951). Русла, текущие в относительно легко размываемых берегах, становятся вследствие этого извилистыми. Также усиленная аккумуляция наблюдается над верхушками русловых гряд, особенно если на них закрепляется растительность. В результате этого масса гряд может значительно возрастать. Тогда напор воды оказывается уже не в состоянии перемещать их, и они задерживаются на месте. Дальнейшее осаждение аллювия на русловых грядах и выпуклых прибрежных мелководьях приводит к постепенному повышению уровня их поверхности.

Высота русловых форм рельефа, нарастающих по мере аккумуляции аллювия, регулируется уровнем покрывающей их воды. Если бы речной сток был совершенно равномерным, то они оставались бы русловыми формами рельефа. Но рекам свойственны паводки, при которых не только значительно повышается уровень воды, но и увеличивается концентрация взвешенного в ней аллювия. В периоды паводков аккумуляция на русловых грядах и прибрежных отмелях усиливается настолько, что в межень их поверхность может некоторое время оставаться незатопленной. Например, на Дону высота переката может за один паводок увеличиться на 3-3,5 м, а на Волге – на 5 м, хотя в межень перекат несколько распластывается и часть наносов с него смывается (Шанцер, 1951). Аккумуляция на русловых грядах средних и малых рек в литературе не охарактеризована, но, по-видимому, она должна иметь гораздо меньшие значения (при условии слабой почвенной эрозии на террасах или на водоразделе).

Несмотря на частичный размыв гряд и отмелей и в межень, и во время паводка, многие из них после неоднократного повторения паводков превращаются в стабильные и длительно не залитые в межень участки пойменной суши. Если аккумуляция сосредоточена возле выпуклых берегов, то излучины русла реки постепенно приобретают все более и более крутой изгиб. Этому способствует также и то, что русловые гряды продолжают причленяться к выпуклым берегам и каждое такое приращение берега вызывает усиленный размыв противоположного (Маккавеев, 1970). Формирующаяся при этом пойма состоит из сегментообразных в плане участков суши, примыкающих к бортам речной долины и друг к другу. Русловый процесс такого типа называется меандрированием. Он широко распространен на многих крупных, средних и малых реках, поэтому гидрологи еще в XIX веке начали изучение его закономерностей, но преимущественно в аспекте его влияния на судоходность рек. Собственно формирование поймы при меандрировании изначально больше интересовало исследователей пойменной растительности. Характерно, что в русскоязычной научной литературе термин «сегмент поймы» появился сначала в геоботанических работах (Игошина, 1927; Самбук, 1930; Еленевский, 1936), а потом уже был воспринят гидрологами и геоморфологами (Шанцер, 1951).

Если же пойменная суша формируется из гряд, задержавшихся на середине русла, то речной поток обтекает эту сушу, дробясь на рукава, и пойма представляет собой совокупность островов (т.н. осередков). К каждому острову могут продолжать причленяться русловые гряды. Такой характер русловые процессы часто приобретают на крупных многоводных реках. Р.А. Еленевский (1936) описал островные поймы у ряда крупных рек – Волги, Днепра, Северной Двины, Печоры, Енисея, Лены. Процесс формирования островов в русле был описан и на Миссисипи в тот же период (Shull, 1932). По мнению Р.А. Еленевского, дробление рек на рукава наблюдается только начиная с 1500-2000 км от истока реки, то есть уже в дельтовой области. Причиной дробления рек на рукава он считал (и в этом с ним был согласен Е.В. Шанцер) резко выраженное в деятельности реки преобладание аккумуляции над эрозией, связанное с малым падением русла и большой концентрацией аллювия. Оба исследователя полагали, что в верхнем и среднем течении рек не создаются условия для многорукавности, поскольку русло падает круче и общее количество наносов в нем еще не достаточно велико.

Эта точка зрения была пересмотрена в 60-70-е годы XX века. Во-первых, М.В. Великанов в 50-х годах показал, что дробление на рукава вообще свойственно многоводным потокам, потому что течение в них разбивается на отдельные расходящиеся струи (Чалов, 1979). Во-вторых, исследования на крупных реках Сибири – Оби, Лене, Индигирке и их притоках, проведенных Н.И. Маккавеевым и его сотрудниками, показали, что на этих реках многорукавность часто наблюдается и в верховьях, и в среднем течении, следовательно различные варианты островного рельефа распространены во многих поймах. Причиной является очень высокая водность этих рек, продолжительные паводки и высокая скорость течения воды даже на стадии полного затопления поймы. Это приводит к интенсивному размыву берегов и перегрузке потока наносами, которые в большом количестве откладываются на русловых грядах и задерживают их движение (Чалов, 1979; Маккавеев, 1970). В результате расширения географического спектра исследований русловых процессов был также сделан вывод, что меандрирование свойственно рекам с меньшей водностью, с непродолжительным паводком и с резким снижением скорости потока после его выхода на пойму. Таким гидрологическим режимом

характеризуются многие реки Русской равнины (Шанцер, 1951; Чалов, 1979). Общая тенденция их деятельности состоит либо в примерном балансе эрозии и аккумуляции, либо даже в преобладании эрозии (Ламакин, 1948; Шанцер, 1953).

Важной особенностью формирования поймы и при меандрировании, и при дроблении на рукава является возникновение характерного гривистого мезорельефа ее поверхности. В результате причленения русловых гряд к берегам формируются большие и достаточно высокие гривы поймы (Чалов, 1979). Описан и другой механизм формирования пойменных грив: аккумуляция аллювия на отмели в период паводка, при высоком уровне воды, формирует гриву, а аккумуляция в меженный период – низкий участок отмели, разделяющий эту гриву и русло. Во время следующего паводка основная масса аллювия откладывается уже на расстоянии от этой гривы, и получается следующая, более молодая, грива на некотором удалении от предыдущей. Так и формируется, сезон за сезоном, серия грив и понижений (Шанцер, 1951). В настоящее время большинство исследователей придерживается мнения, что таким путем возникают небольшие формы рельефа, приуроченные к прибрежным зарослям ив и усложняющие общий гривистый рельеф поймы (Попов, 1965; Маккавеев, 1970; Чалов, 1979). Эта точка зрения основана на наблюдениях преимущественно за крупными реками, хотя она высказывается и в отношении малых (Джуха, Чалов, 1985). Сходство крупных и мелких пойменных грив состоит в том, что они вытянуты параллельно тому отрезку русла, который принимал участие в их формировании, и повторяют его изгиб.

После своего возникновения пойменная суша также подвергается аккумулятивным процессам. Аккумуляция аллювия участвует в развитии поймы двояко. Во-первых, продолжают формироваться новые участки суши, в результате чего русло смещается в горизонтальном направлении и отодвигается от участков, возникших ранее. Во-вторых, в период паводка растекшаяся по пойме вода откладывает аллювий на ее поверхности, увеличивая тем самым высоту пойменной суши и уменьшая поемность. В наибольшей степени этому способствуют катастрофические паводки, случающиеся на реках редко – с вероятностью не более 10%. Во время такого паводка высота пойменной суши может увеличиться очень резко, особенно на крупных реках. Например, в среднем течении Дона во время максимального

весеннего половодья 1963 г. на прирусловой гриве (в дубово-ясеневом лесу с полнотой 0,7-0,8 и почти без подлеска) отложился слой аллювия мощностью 50-100 см, тогда как в последующие годы со средним половодьем мощность отложений составляла там всего несколько см (Шаталов, 1997). После подобных скачков суша в течение многих лет медленнее повышается, но зато и затапливается на менее длительный срок, чем прежде, потому что подвергается действию паводков средней интенсивности.

Многие исследователи отмечают сильное влияние пойменной растительности на аккумуляцию аллювия на пойме, в том числе такие наблюдения были сделаны уже в ранних геоботанических работах (Шенников, 1914; Шингарева-Попова, 1935; Чалов, 1979; Шаталов, 1997). Растительность увеличивает шероховатость поверхности поймы, вследствие чего скорость течения воды резко снижается и аккумуляция усиливается. Разные типы растительности способствуют усилению аккумуляции на пойме в различной степени: лесная растительность (ветляник, елово-березовый лес) – наиболее сильно, кустарниковая (прирусловые ивняки, заросли смородины и черемухи) и травяная (луга) – в меньшей степени (Чернов, 1983). Отмечено, что во время паводка на Дону в 1963 г. на прирусловой отмели, где густота стволиков ив составляла 35-40 шт./кв.м, отложился слой наносов мощностью 100-150 см (Шаталов, 1997), то есть еще больше, чем в лесу на прирусловой гриве, о котором говорилось выше (вероятно, это было обусловлено также и более близким расположением ивняка к руслу).

Однако во многих случаях даже на крупных реках и во время максимальных паводков интенсивность аккумуляции на пойме не достигает таких высоких значений, как в приведенном примере. Например, при мощном паводке 1%-й вероятности на пойме Северной Двины в нижнем течении отложилось в прирусловой части всего 1,5 см наилка, в центральной – 0,25 см, в тыловой (притеррасной) – 0,03 см; а на пойме Оби в верхнем течении при интенсивном паводке аналогичной вероятности: в прирусловой части – 15 см, в центральной – 2-3 см, в тыловой – 0,05 см. Объясняются эти различия тем, что мутность вод Северной Двины, даже в нижнем течении и при мощном паводке, в 16 раз меньше, чем мутность вод Оби (Чернов, 1983). Сходные порядки величин аккумуляции на пойме приводятся для

Волги (Шанцер, 1951). Таким образом, чем ближе находится участок пойменной суши к берегу русла возле зоны аккумуляции, тем больше аллювия на нем откладывается, – значит, тем быстрее он растет в высоту. Если же русло «отодвинулось», то скорость повышения соответствующего участка поймы резко уменьшается. Данных о скорости аккумуляции на поверхности пойм средних и малых рек в литературе в настоящее время почти нет. Относительно средних рек можно указать данные наблюдений геоботаников в пойме Луги: мощность аллювиальных наносов (видимо, в прирусловой области; в тексте это не уточняется) составляет несколько сантиметров в год, в отдельные годы – до 15 см (Ипатов, Кирикова, 1999). В последние годы оценка скорости аккумуляции на пойме была сделана геоморфологами для Протвы (малая река Подмосковья, пойма которой сложена моренными суглинками): получены величины от 0,05 мм/год на высоких уровнях поймы до 1,5 мм/год на низких уровнях (Строение и история …, 1996). Вместе с тем в географической литературе неоднократно было описано, что в поймах многих малых рек Европейской России в течение XIX-XX века происходило быстрое повышение уровня суши и дна русла, связанное со склоновыми (а не с русловыми) процессами – с интенсивным эрозией почвы на распаханных водоразделах и террасах (Маккавеев, 1970; Чалов, Чернов, 1994; Беркович и др., 1999).

Горизонтальные смещения русла в процессе формирования поймы прямо влияют на литологический состав аллювия, откладывающегося на ней. На контакте суши с руслом, где скорость затекающей на пойму воды еще достаточно велика, аккумулируется песчаный крупнозернистый аллювий. Эти отложения, имеющие характерную косо-слоистую структуру, получили название прирусловой (береговой) фации аллювия. В удаленные от русла участки поймы, где вода течет намного медленнее, поступают уже только частицы глинистой и илистой фракций аллювия. Отложения наиболее тяжелого механического состава аккумулируются в залитых понижениях, где надолго застаивается вода, поступившая во время паводка. Эти илистые и глинистые отложения получили название старичной фации аллювия. Менее тяжелые суглинистые отложения, покрывающие быстро освобождающиеся от воды внутренние участки поймы, получили название пойменной фации (Шанцер, 1951). Основу пойменных грив составляет песчаная русловая фация, но когда гривы

оказываются вдали от русла, она может быть перекрыта суглинистой пойменной. Это часто наблюдается на невысоких гривах или на склонах высоких. Известны и случаи обратной последовательности формирования пойменного рельефа: на дне и на берегах пойменных ложбин, работающих как протоки во время паводка, может откладываться песчаный аллювий поверх суглинистого. Таким образом, закономерности аккумуляции создают на территории поймы достаточно сложное мозаичное распределение почвообразующих пород.

В геоботанической литературе долгое время были распространены представления о том, что прирусловая часть берега в результате усиленной аккумуляции аллювия становится выше внутрених участков поймы и представляет собой протяженный береговой вал. При этом внутренние участки поймы характеризуются более выровненным рельефом и плохо дренируются, так как вода, перелившаяся в пойму через береговой вал во время паводка, не может после спада уровня стечь обратно в русло. В отечественной литературе такое описание поймы впервые дал луговед А.М. Дмитриев (1904), работавший в начале XX века в поймах крупных рек севера Европейской России. Сходные схемы строения поймы предлагались и в зарубежной литературе конца XIX века (Hicks, 1893; цит. по: Шанцер, 1951). Однако, как было установлено геоморфологами позже, такая закономерность аккумуляции и строения поймы проявляется далеко не всегда, а в двух принципиальных ситуациях. Первая из них складывается на крупных реках – преимущественно в их дельтовых областях, в условиях преобладания аккумуляции над эрозией (Ламакин, 1948; Шанцер, 1951; Лютцау, 1992). Рукава, на которые русло крупной реки дробится в дельтовой области, действительно окаймлены береговыми валами, но их частые горизонтальные перемещения приводят к тому, что валы распространены и во внутренних участках поймы тоже – там они располагаются вдоль берегов пойменных проток. С участков, располагающихся в промежутках между валами, дренаж обычно бывает затруднен, поэтому там формируются болота и весь ландшафт поймы приобретает облик плавней. Вторая ситуация, когда действительно формируется непрерывный прирусловой вал, создается на реках, у которых берега сложены трудноразмываемыми породами и поэтому русло имеет почти прямолинейный характер (Шанцер, 1951; Любушкина и др., 1973).

1.2.3. Закономерности эрозионной деятельности русла в пойме. Влияние эрозионной деятельности речного потока на развитие поймы также имеет 2 аспекта. Прежде всего, в ходе горизонтальных перемещений речного русла часть пойменной суши размывается и уничтожается – этот процесс называется боковой эрозией. Кроме этого наблюдаются и вертикальные смещения русла в результате эрозии его дна – глубинной эрозии, или т.н. врезания реки.

Влияние боковой эрозии на пойму. Под действием боковой эрозии участки пойменной суши могут менять не только форму, но и свое расположение в пойме. Например, на многорукавных реках русловые гряды могут присоединяться к пойменным островам либо сверху, либо снизу по течению, а размыв островов при этом происходит с противоположного конца. В результате они медленно смещаются по дну речной долины в продольном направлении, вверх или вниз по течению (Лютцау, 1992). Скорость их смещения может составлять несколько десятков метров в год (Шанцер, 1951).

На меандрирующих реках, наиболее активно размываются вогнутые участки берега, которые находятся напротив выпуклых участков, но не точно напротив, а с небольшим сдвигом вниз по течению. Поэтому излучины русла смещаются по дну долины как продольно (всегда вниз по течению), так и поперечно, увеличивая свою кривизну. Вслед за излучинами русла смещается и положение создаваемых ими сегментов пойменной суши. Формирующийся при этом выпуклый берег обычно получается ниже, чем размываемый вогнутый, и повышается медленно. В рельефе сегментов, подвергшихся частичному переформированию под действием боковой эрозии, прослеживаются изменения в ориентации грив и межгривных понижений. Часто на поверхности сегмента наблюдается несколько серий параллельных грив, которые по отношению друг к другу направлены под некоторым углом. Они получили название «вееров блуждания» (Шанцер, 1951). Каждая такая серия отмечает положение русла в определенный период времени.

Данные о скоростях горизонтальных смещений русла получены, главным образом, путем сравнения среднемасштабных карт, составленных для одних и тех же территорий в разное время. Таким методом установлено, что на крупных реках эти скорости варьируют обычно от нескольких метров до десятков метров в год.

Например, меандры Оки ниже Рязани с 1879 по 1927 г. смещались вниз по течению со скоростью 1,6-4,2 м/год на разных участках (Шанцер, 1951). Русло Десны в участках с облесенными берегами смещалось в XIX-XX веках со скоростями 1-2 м/год, а в участках с необлесенными берегами – со скоростями 3-9 м/год (Лесовская, 1970; Ореховский, 1972). А на Вычегде скорость бокового смещения излучин русла в сужениях долины составляет 8-10 м/год, при этом смещение меандров вниз по течению происходит быстрее – со скоростью 15-20 м/год. В расширениях долины Вычегды наблюдается противоположное соотношение: скорость бокового смещения излучин достигает 25-40 м/год, тогда как скорость продольного смещения остается прежней – 10-20 м/год (Чалов, 1979). О меандрирующих малых и средних реках получены данные, что скорости смещения русел на них варьируют от 0.1 до 3 м/год, достигая значений 3-4 м/год только на участках с большими продольными уклонами (Камалова, 1988).

Для некоторых участков самых крупных рек приводятся исключительно большие значения скоростей горизонтального смещения: для средней Волги – 100 м/год, для среднего Дона – 120 м/год (Шанцер, 1951), для верхней Оби – 360 м/год (Чалов, 1979). При этом высказывается мнение, что скорости более 4-5 м/год характерны только для очень многоводных рек (с расходом воды в период половодья более 1000 $м^3/с$) и только в связи со смещением русловых форм рельефа (Камалова, 1988). (Здесь уместно еще раз отметить, что причленение русловых гряд к берегу, вызывающее усиленный размыв на противоположном берегу, происходит даже на крупных реках не чаще, чем раз в несколько десятков лет (Маккавеев, 1970).)

На боковую эрозию накладывает ограничения размываемость грунта, слагающего берега. Это свойство зависит не только от самого грунта, но и от скорости течения воды. Для различных разновидностей грунта определены критические значения скоростей течения, после превышения которых возможен размыв. Например, пески и супеси размываются при скорости течения более 0.5 м/с, лессовидные суглинки – при скорости более 0.7 м/с, среднеплотные глины и безвалунные суглинки – при скорости более 0.5-1 м/с, а валунные тяжелые суглинки – при скорости более 1.3 м/с; в то же время задернованные аллювиальные отложения размываются при скорости течения более 2 м/с (Любимов, 1978 и Гудзон, 1974;

цит. по: Чернов, 1983). Существенное влияние растительного покрова речных берегов на их размываемость отмечали и другие исследователи (Лесовская, 1970; Ореховский, 1972; Чалов, 1979). У многих рек (не только равнинных, но и горных) течение только в период паводка приобретает достаточную для размыва берегов скорость, а в межень боковой эрозии не совершает.

Характер меандрирования русла – свободный или ограниченный – отражается на строении пойменного рельефа, поэтому часто учитывается геоморфологами при классификации пойм. При ограниченном меандрировании русло смещается гораздо медленнее, чем на свободно меандрирующих реках соответствующей водности. Например, на верхней Оби и на Бие стационарными наблюдениями в течение ряда лет было установлено смещение русла в излучинах всего на 5 см/год (Демин, 1974; цит. по: Лютцау, 1992). Излучины русла при ограниченном меандрировании часто бывают слабо изогнуты, если же изогнуты сильно, то почти не меняют своей конфигурации при смещении вниз по течению (Лесовская, 1983). Нередко их характеризуют термином «врезанные», так как оба берега у них высокие. Это объясняется тем, что при слабой размываемости берегов на дне русла накапливается очень мало влекомого аллювия, вода больше контактирует с дном и размывает его более интенсивно.

Однако даже на свободно меандрирующих реках (в условиях постоянной среднемноголетней водности) увеличение кривизны излучин происходит до определенного предела. Показано, что на круто изогнутых отрезках русла ослабляются и эрозия, и аккумуляция. При критическом значении отношения длины русла в излучине к шагу излучины (расстоянию между концами дуги), равном приблизительно 1.6, оба процесса почти полностью затухают, и роста излучины не наблюдается (Маккавеев, 1955; Чалов, 1979; Wolman, Leopold, 1957). Такие стабилизировавшиеся излучины распространены на малых, а иногда и на крупных реках, у которых наибольшая скорость течения наблюдается в бровках пойменных берегов, то есть до выхода воды на пойму (Чалов, 1979).

После достижения излучиной описанного соотношения постепенно создаются все более и более благоприятные условия для спрямления русла между концами дуги – т.н. прорыва шейки меандра. В шейку меандра (перешеек суши между

концами излучины) ударяет наиболее быстро текущая вода, на вогнутом берегу возле нее боковая эрозия происходит наиболее интенсивно. Р.С. Чалов (там же) приводит для верхней Оби данные о том, что спрямляющая протока развивается на месте шейки меандра обычно 60-65 лет при скорости отступания размываемого берега в среднем 30 м/год. Для малых и средних рек данные о скоростях спрямления русла в литературе отсутствуют. Пытаясь хотя бы качественно оценить эти величины, следует иметь в виду, что на средних и малых реках ширина размываемых перешейков пойменных сегментов, конечно, гораздо меньше, чем на крупных. Но и размывающая способность у средних и малых рек тоже меньше, поскольку гораздо меньше водность и скорость течения (Камалова, 1988). Кроме того, на этих реках (в первую очередь – в слабо освоенных залесенных поймах малых рек) серьезное дополнительное препятствие для спрямления русла может создавать растительный покров на берегах. В такой ситуации излучина тоже может стать врезанной, поскольку русло в ней будет врезаться быстрее, чем вырабатывать спрямляющую протоку (Лесовская, 1983; Джуха, Чалов, 1985).

Прорыв шейки меандра приводит к изоляции пойменного сегмента от того берега, к которому он принадлежал раньше. Концы протоки, получившейся из старой излучины русла, постепенно пломбируются наносами, и протока превращается в старичное озеро, что неоднократно описывали различные исследователи (Еленевский, Шанцер, Маккавеев и др.). Однако нередко эти протоки сохраняют связь с новым руслом – постоянно или только в период паводка. И.В. Попов (1968) выделил такую ситуацию под названием «пойменной многорукавности»: отдельные сегменты или группы сегментов становятся как бы островами, хотя происходят не от русловых осередков, что доказывается их формой и ориентацией на них грив. Пойменная и русловая многорукавность приводят к расчленению пойменной суши или (если в межень протоки пересыхают) хотя бы к разграничению ее почвенных разностей (Аветов, Балабко, 1994). Это обстоятельство часто используется при выделении ландшафтных единиц внутри поймы (см. раздел 1.4).

Поперечное смещение речных излучин способствует общему расширению дна речных долин. В связи с этим обращает на себя внимание тот факт, что долины многих малых, средних и крупных рек Русской равнины – например, Дона, Хопра,

Бузулука, Иловли, Волги, Большого Кинеля, Малого Иргиза, Ика, Оки, Москвы, Клязьмы, Днепра, Припяти, Уборти, Сулы, Псла, Орели, Волхова и др. – имеют очень широкое дно. Реки современной водности не могут развить и не развивают, согласно наблюдениям геоморфологов, настолько большие активно смещающиеся излучины, чтобы их амплитуда охватывала всю ширину дна таких долин. Такое несоответствие между шириной долин и интенсивностью деятельности современных рек рассматривается как одно из свидетельств большей водности рек в предшествующие периоды геологической истории. Другим свидетельством является то, что явно аллювиальный материал, слагающий современную речную долину, залегает под современным речным руслом на значительную глубину. Еще одним признаком считается наблюдаемое в поймах этих рек несоответствие между размерами разных форм пойменного рельефа: явно русловые по происхождению формы рельефа в притеррасной части (гривы, старичные ложбины) в среднем крупнее, чем прирусловые гривы и излучины современного русла (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Попов, 1968; Лютцау, 1968; Панин, Косматенко, 1996; Чалов, 1996; Белоусова, 1997; Сидорчук и др., 1999).

Как указывал И.В. Попов (1968), в таких широких долинах влияние боковой эрозии и аккумуляции могут испытывать только те участки их дна, которые находятся в пределах пояса меандрирования современного водотока (зоны, ограниченной вершинами дуг реальных или теоретически возможных для него меандров). Остальная часть дна этих долин лишь формально считается поймой, в силу того что продолжает заливаться во время паводков. Он предложил для пойм такого типа название «унаследованные». Е.Е. Белоусова (1997) дополняет его терминологию: она предлагает называть участки в пределах современного пояса меандрирования «переработанной поймой», а остальную часть дна широкой древней долины – «унаследованной поймой». Переработанная пойма на многих реках отличается от унаследованной тем, что формы рельефа в ней имеют меньшие размеры в плане и меньшие высотные отметки. Перечисленные выше исследователи справедливо объясняют этот факт большей интенсивностью аккумуляции, которая была свойственна потоку в период его высокой водности, и врезанием реки на протяжении того времени, которое прошло с тех пор. Указывается также, что реки в

период большей водности могли иметь иной тип руслового процесса, чем в настоящее время, поэтому по типу рельефа унаследованная пойма может сильно отличаться от переработанной (например, быть осередковой, а не сегментно-гривистой) (Панин и др., 1997).

Необходимо отметить, что все описанные выше геоморфологические процессы (аккумулятивные и связанные с боковой эрозией) ярко выражены только у рек достаточно высокой водности, транспортирующих много аллювия. Развитые поймы, характеризующиеся описанным выше ложбинно-гривистым мезорельефом и наличием сегментов или островов, формируются только при этом условии. Неоднократно отмечалось, что у начальных звеньев равнинной гидрографической сети – самых малых рек или верхних отрезков течения крупных рек – русла почти не меандрируют, а поймы бывают неразвитые (узкие, без гривистого рельефа или только с невысоким прирусловым валом) (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Миркин, 1974). В таких поймах плановые переформирования суши происходят очень медленно.

Влияние глубинной эрозии на пойму. При выраженном врезании реки пойма приобретает ступенчатое строение: различные сегменты или острова имеют неодинаковую высоту. Причиной этого является то, что поверхность поймы, переработанной современным потоком, не может «догнать» по высоте уцелевшие от боковой эрозии пойменные участки, сформированные намного раньше, когда дно русла располагалось выше. В работах многих геоботаников для обозначения этих различий вместе с понятием «пойма» употребляются понятия «луговая терраса поймы» (Марков, Фирсова, 1955), «надпойма» (Самбук, 1930), «первая ступень центральной поймы (молодая центральная пойма)» и «вторая ступень центральной поймы (старая центральная пойма)» или же «низкая пойма» и «высокая пойма» (Добровольский, 1968; Миркин, 1974). В геоморфологических работах чаще употребляются термины «молодая пойма» и «старая пойма» (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951; Чернов, 1983). Соотношение всех этих понятий между собой будет обсуждаться в разделе 1.4.

Установлено, что в течение голоцена реки всех материков на большей части своего протяжения врезаются (Ламакин, 1948; Обедиентова, 1985). Врезание

приводит к формированию территорий, совершенно не подвергающихся затоплению независимо от интенсивности паводков, – речных террас (возле бортов долины) и псевдоостанцов (со всех сторон окруженных более молодыми участками поймы) (Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955; Чалов, 1979). Скорость врезания в естественной природной обстановке даже у наиболее крупных равнинных рек характеризуется величинами порядка десятых долей миллиметра или первых миллиметров в год (Нуждин, 1970; Маккавеев, Чалов, 1970; Былинская, 1973; Воскресенский, 1975; Сидорчук и др., 1999). Данных о скорости врезания на малых реках в литературе очень немного (Воскресенский, 1975; Матвеев, 1992; Панин и др., 1997): приводимые значения имеют порядок десятых долей миллиметров в год.

Оценки скорости врезания многие исследователи получают на основании датировки археологическими, палеонтологическими или изотопными методами верхних и нижних слоев прорезанной руслом толщи древнего аллювия, слагающего современные речные террасы (Шанцер, 1951; Нуждин, 1970; Гласко, Фоломеев, 1981; Панин и др., 1997; Сидорчук и др., 1999). В случае использования этих данных (особенно первых двух типов) точность оценки промежутка времени, который требуется для окончательного выхода участка поймы из-под влияния затоплений, ограничена точностью методов датировки. Правильно оценить этот промежуток для крупных рек несколько легче, поскольку при определении скорости их врезания применяются и другие методы, дающие тот же порядок величин (Маккавеев, Чалов, 1970; Былинская, 1973; Лю Шутуан, Чалов, 1998). Но относительно продолжительности формирования террас в долинах средних и, особенно, малых рек остается неясность. Вероятно, на малых и многих средних равнинных реках на это требуются промежутки времени геологического масштаба, включающие продолжительность жизни очень многих поколений лесообразователей. На крупных реках существенное для биоты увеличение высотных отметок возможно иногда достигается уже в промежутки времени исторического масштаба – не более 1000 лет, – охватывающие жизнь всего нескольких поколений лесообразователей.

В течение XX века были также накоплены данные, свидетельствующие, что хозяйственные мероприятия, проводимые человеком, значительно ускоряют врезание на отдельных участках крупных и средних рек (ниже плотин водохрани-

лищ, ниже мест проведения дноуглубительных работ и добычи из русла песка и щебня) – до сантиметров в год. При этом большая часть продуктов эрозии вновь аккумулируется в русле ниже по течению. Если вмешательство в деятельность реки охватывает относительно короткий промежуток времени (как это происходит при углублении русла или добыче стройматериалов), то развившееся в связи с ним врезание затухает в течение нескольких лет - десятилетий. Если же вмешательство имеет регулярный характер (как ежегодные спуски больших объемов воды из водохранилищ), то режим быстрого врезания и аккумуляции продуктов эрозии ниже по течению поддерживается длительное время (Дарбутас, Чалов, 1993; Беркович и др., 1999).

На малых реках врезание может ускоряться после мелиорации их пойм – в результате частичного спрямления русла (улучшения его гидравлических характеристик) и/или увеличения объема речного стока в первые годы после осушения. К сожалению, количественно скорость глубинной эрозии в такой ситуации пока не охарактеризована в литературе.Через несколько лет после проведения мелиорации – после сработки многолетнего запаса подземных вод – сток реки понижается примерно до прежней величины и, в результате широко распространяющегося обрушения берегов мелиоративных каналов, в деятельности русла часто начинает преобладать аккумуляция, приводящая к его заиливанию (Чемерис, 1992; Чалов, Чернов, 1994).

Следует отметить, что в некоторых участках речных долин геоморфологи диагностируют преобладание аккумуляции и повышение уровня дна речного русла (иногда это влечет за собой и повышение поверхности поймы тоже). При естественном режиме рек такая ситуация может возникнуть из-за катастрофически большой концентрации аллювия в русле – в низовьях крупных рек, в реках аридных областей с высоким испарением, в предпороговых отрезках русла, где возникает местный подпор для течения (Шанцер, 1951; Чалов, 1979; Лютцау, 1992). Преобладание аккумуляции в русле может также быть связано с локальными неотектоническими опусканиями на территории речного бассейна (Былинская, 1973). Могут быть причиной такой ситуации и антропогенные факторы – возникновение подпора для течения в результате строительства водохранилища или

же интенсивная эрозия почв после неумеренной распашки водосборов (Беркович, 1993; Беркович и др., 1999).

1.2.4. Роль геоморфологических процессов в динамике растительности и ландшафта поймы. В ранних геоботанических исследованиях пойм основной тенденцией гологенетических процессов в их ландшафте традиционно считался процесс постепенного выхода территории из-под влияния затопления в результате врезания реки и накопления аллювия на поверхности поймы (Дмитриев, 1904; Крашенинников, 1922; Шенников, 1941). Влияние боковой эрозии на ход сукцессий растительности упоминалось в ряде работ как один из факторов, усложняющих эту тенденцию (Крашенинников, 1922; Шингарева-Попова, 1935; Матвеева, 1963; Сагитов, 1968). Обобщив данные отечественных и зарубежных исследователей, Б.М. Миркин (1974) внес в эти представления уточнение: начальный этап развития пойменной суши в зонах прирусловой аккумуляции характеризуется быстрым уменьшением поемности и аллювиагенным вариантом гологенетической сукцессии, тогда как более поздний этап в удаленных от русла участках – медленным уменьшением поемности и эндоэкогенетическими механизмами сукцессий.

В целом, современные представления о роли геоморфологических процессов в гологенетических сукцессиях пойменных сообществ можно изложить, опираясь на данные разделов 1.2.2 и 1.2.3, следующим образом. В развитии пойм врезающихся рек действительно есть тенденция уменьшения поемности. Но при естественном гидрологическом режиме реки скорость врезания на равнинных реках (даже самых крупных) реально очень мала. В поймах малых и средних рек, к которым относится большинство пойм любого региона, врезание способно привести к существенным изменениям поемности только после длительного промежутка времени, охватывающего жизнь многих поколений лесообразователей. С другой стороны, накопление аллювия на поверхности поймы может в молодых прирусловых участках происходить с большей скоростью, чем врезание, – на порядок большей, а на очень крупных реках иногда и более чем на порядок. Но высокие скорости аккумуляции на таких участках создаются на относительное короткое время – пока русло не «отодвинется». Продолжительность этого времени, видимо, сопоставима с длительностью жизни одного поколения лесообразователей. После этого поемность

геологически молодых участков поймы на очень длительное время стабилизируется, поскольку на ее изменение влияет только медленное врезание реки. На этом этапе, в принципе, возможно также уменьшение поемности участков суши (или ускорение врезания) за счет изменения водности реки или режима ее стока. При естественном гидрологическом режиме рек вероятность и скорость этих процессов пока еще трудно прогнозировать или реконструировать точно (см. раздел 1.3), а при антропогенно измененном режиме стока уменьшение поемности под влиянием этих причин часто происходит быстрее и лучше поддается прогнозированию.

Горизонтальные смещения русла обычно происходят на равнинных реках при естественном гидрологическом режиме на 1-3 порядка быстрее, чем изменения высотных отметок поймы или дна русла. Они приводят прежде всего к разрушению одних участков поймы и постепенному формированию других, новых. Условия существования для биоты на этих новых участках часто бывают неблагоприятны и меняются очень медленно, обитать на них может ограниченное число видов, многим из которых требуются для этого специфические приспособления. Основная роль горизонтальных смещений русла в гологенетических сукцессиях заключается в поддержании некоторой части пойменной суши в таком инициальном состоянии и постепенном перераспределении на территории поймы участков разного геологического возраста. В поймах крупных и средних рек это перераспределение идет с наиболее высокой скоростью и доля молодых участков в составе их территории может быть достаточно велика; в поймах малых рек доля молодых участков часто незначительна и их перераспределение происходит медленнее. Кроме того, область поймы, в пределах которой горизонтальные смещения русла могут играть такую роль, территориально ограничена: многие геологически старые участки пойм даже на крупных и средних реках совершенно не подвергаются плановому переформированию (как и аккумуляции) в течение жизни как минимум нескольких поколений лесообразователей. Под влиянием горизонтальных смещений русла могут также меняться условия дренажа (и поемности) в различных участках поймы, даже в тех, которые не контактируют с руслом непосредственно. По-видимому, это может приводить к качественным изменениям условий

существования растительности за время, сопоставимое с продолжительностью жизни 1-2 поколений лесообразующих видов.

1.3. Гидрологический режим пойм.

Степень влияния затопления на биоту пойм во многом определяется длительностью того периода, в течение которого оно продолжается. В исследованиях пойменной растительности, почв и фауны, оценка длительности затопления, или поемности, разных участков поймы всегда является первоочередной задачей. Вследствие разногодичных флюктуаций паводков длительность затопления многих участков тоже сильно варьирует, поэтому для ее среднемноголетней характеристики принято использовать качественные градации поемности. Количественные характеристики этих градаций, предложенные разными исследователями, несколько различаются, что связано с региональными особенностями как самих паводков, так и реакции биоты на затопление. Например, Л.Г. Раменский (1938) выделял 3 класса луговой растительности по поемности: краткопоемные луга – затапливаемые не каждый год и не более чем на 10-15 дней, средне- и долгопоемные луга – затапливаемые регулярно на срок от 15 до 40 дней, особо долгопоемные луга – затапливаемые на более продолжительный срок. И.И. Шраг (1954) выделял градации поемности несколько иначе: краткая поемность – менее 7 дней, средняя – 7-15 дней, продолжительная – 16-30 дней, очень продолжительная – более 30 дней. Кроме того, для реакции наземной растительности пойм на затопление имеет большое значение не только собственно поемность местообитаний, но и соотношение затопления по календарным срокам с периодом вегетации, а также степень проточности воды (Бялловић, 1957; Белькевич, 1960; Работнов, 1984). Гидрологический режим пойм необходимо анализировать в геоботанических исследованиях с учетом этих обстоятельств.

Периодическое затопление пойм связано с неравномерным распределением во времени речного стока. На территории Русской равнины сток формируют 3 компонента: талые снеговые воды, дождевые воды и грунтовые воды. Наибольшую долю стока обеспечивают талые воды, поступающие в реки весной. Объем весеннего стока у большинства рек Европейской России составляет 50% или даже большую часть всего годового стока воды (Львович, 1971), поэтому именно на этот

сезон приходится регулярное затопление их пойм: русла, как правило, не вмещают всю поступающую в них воду. Продолжительность и сроки весеннего затопления поймы зависят от среднемноголетних значений различных климатических факторов, но также и от ряда особенностей каждой реки с ее поймой и всей водосборной площадью. К климатически обусловленным факторам относятся: количество снега, выпадающего в бассейне; продолжительность периода снеготаяния; скорость оттаивания почвы (влияет на интенсивность просачивания талых вод в грунт); количество осадков, выпадающих весной; величины инсоляции и интенсивности испарения в период снеготаяния. К местным особенностям относятся: водность реки; ширина и глубина ее русла (влияют на пропускную способность); общая площадь ее бассейна; количество ее притоков всех порядков; характер грунта на водоразделах и в поймах притоков (влияет на интенсивность просачивания талых вод); рельеф поймы и ее ширина (влияют на пропускную способность); общий уклон дна речной долины; наличие подпора для стекающей воды в устье реки; доля безлесной площади в бассейне (влияет на продолжительность периода снеготаяния).

Очевидно, что при таком большом количестве влияющих факторов режим затопления будет в каждой пойме своеобразен, но все же установлены и некоторые общие закономерности распределения весенних паводков во времени. Так, паводки на малых реках длятся меньше, чем на средних и крупных. Это обусловлено небольшим объемом стока каждой отдельно взятой малой реки. Для малых рек центра Русской равнины приводятся данные, что весенний паводок продолжается у них от 20 до 60 дней (Ландшафты ..., 1997), но следует иметь в виду, что продолжительность затопления положительных форм рельефа поймы обычно в несколько раз короче продолжительности паводка, определяемой гидропостами по уровням воды в реке (Чернов, 1983). Таким образом, в поймах малых рек основная часть территории находится в условиях краткой или средней поемности, и часто ее затопление оканчивается еще до начала вегетации древесной растительности. На средних реках, собирающих большее количество воды, невысокие положительные формы рельефа в поймах затапливаются на несколько недель, и сроки их затопления могут частично совпадать со сроками вегетации древесной растительности. На крупных реках при естественном режиме речного стока, особенно в нижнем течении, поймы подверга-

ются затоплению на 1-3 месяца. Наиболее долго затоплены при этом низины (иногда даже больше 3-х месяцев), но и на гривах поемность может быть длительной, причем это происходит уже в тот период, когда погодные условия делают вегетацию растительности возможной (в конце весны – первой половине лета) (Львович, 1971).

Поступление дождевых вод летом и осенью также вызывает паводки на реках, причем они могут даже сильнее влиять на растительность пойм, чем весенние, поскольку случаются уже во время вегетационного периода. Обычны летние и осенние паводки в бассейнах Западной Двины и верхнего Днепра (где дождевой компонент питания рек обеспечивает до 15-20% их годового стока), а также Печоры, Северной Двины, средней Волги и Камы (Львович, 1971; Джуха, Чалов, 1985). Но в степной и полупустынной зонах дождевой компонент стока практически не выражен, потому что дождевых осадков выпадает мало и они интенсивно испаряются.

Продолжительность затопления поймы водами, поступившими во время паводка, очень сильно зависит от условий дренажа ее территории, а не только от длительности периода, когда повышен уровень воды в реке. Условия дренажа определяются рельефом поймы и механическим составом ее почв и подстилающих пород, поэтому различные участки одной и той же поймы не одинаковы по поемности. С углублений рельефа затруднен поверхностный сток воды, поэтому они освобождаются от затопления позже, чем соседние с ними повышенные участки. Кроме того, к пониженным элементам рельефа в поймах часто бывают приурочены почвы тяжелого механического состава, затрудняющие также и подземный сток. Л.Г. Раменский (1938) предложил называть связанную с этими условиями продолжительную поемность понижений «остаточной». Вследствие остаточной поемности многие понижения так и не успевают полностью освободиться от воды в период между паводками и заняты старичными озерами или болотами, тогда как на повышениях рядом развита более мезофильная или даже ксерофильная растительность (Еленевский, 1936; Раменский, 1938; Шанцер, 1951).

Подземное питание рек создают примерно 1-5% вод, поступающих с осадками в различные речные бассейны Русской равнины. Однако в целом подземный сток

бассейнов составляет от 15 до 40% общего стока (Львович, 1971). В поймах, где его воды скапливаются, собравшись с большой площади, подтопление этими водами является важным гидрологическим фактором. Режим колебаний уровня почвенных и грунтовых вод в пойме связан отчасти с интенсивностью испарения на ее территории, отчасти – с выпадением осадков и колебаниями уровней воды в реке. Особенно сильно почвенные и грунтовые воды подтапливают пойму в понижениях рельефа. Поэтому многие из пониженных участков поймы, даже успевающих освободиться от затопления водами поверхностного стока, заболочены и покрыты гигрофильной растительностью.. Многолетний запас подземных вод в пойме и высокий уровень грунтовых вод в таких понижениях регулируется как паводками, так и выпадением осадков в межень.

Как уже говорилось, гидрологами и геоморфологами получено много данных, которые свидетельствуют, что водность различных рек менялась на протяжении всей геологической истории соответствующих долин (см. раздел 1.2.3). Изменения водности рек происходят с различной периодичностью и интенсивностью: описаны флюктуации водности с периодичностями 10-25 лет и 90-110 лет и долгосрочные колебания с периодичностями 1800-2000 лет и около 40 000 лет (Шерстобитова, 1999). В течение голоценового периода, когда, по мнению многих исследователей (Шанцер, 1951; Воскресенский, 1975), формировались современные речные поймы, изменения водности также происходили. Их основную причину принято усматривать в изменениях климата (Маккавеев, Чалов, 1970; Чалов, 1996; Панин и др., 1997; Сидорчук и др., 1999; Шерстобитова, 1999), но вопрос о том, почему он изменяется, по очевидным причинам до сих пор выяснен слабо. При изучении динамики биогеоценозов в поймах необходимо учитывать колебания водности рек, поскольку они существенно влияют и на продолжительность затопления пойм, и на их геоморфологическое развитие. Однако трудности в прогнозировании (реконструкции) изменений климата и водности усложняют выполнение этой задачи. Поэтому точность прогнозов динамики пойменной биоты, основанных на изучении абиотических процессов в поймах, всегда ограничена тем промежутком времени (часто достаточно неопределенным), в течение которого водность рек остается более-менее постоянной.

1.4. Ландшафтная структура пойм.

Задача комплексной типизации природных процессов и выделение территориальных единиц, в пределах которых можно считать комплекс всех процессов однотипным, часто присутствует в исследованиях пойменной биоты. Исследователям очевидно также, что эти территориальные единицы организованы иерархически, то есть каждая из них состоит из единиц меньшего размера и меньшего ранга или является составной частью единицы более высокого ранга. Большинство исследователей считает в поймах главным организующим фактором для природных процессов строение мезорельефа и принимает его за основу при выделении малых территориальных единиц (Роднянская, 1960; Миркин, 1970; Любушкина и др., 1973; Аветов, Балабко, 1994). Это согласуется и с обычной практикой ландшафтных исследований, в которых при выделении низших единиц территориальной иерархии (фаций и урочищ) одним из основных диагностических признаков является положение участка в мезорельефе, хотя считается обязательным дополнительно описать также и другие параметры, в первую очередь – почвы и растительный покров (Видина, 1970).

В отечественных ландшафтных исследованиях фация считается элементарной территориальной единицей, в пределах которой однородны все географические компоненты: рельеф, литологическая основа, климат, гидрологический режим, почвенный покров и биота (Наливкин, 1955; Полынов, 1956; Исаченко, 1965). Обычно при этом исследователи-ландшафтоведы со ссылкой на мнение В.Н. Сукачева (1949) считают, что фация соотвествует биогеоценозу или фитоценозу (Исаченко, 1965). Урочище принимается в иерархической системе за единицу более высокого основного ранга, хотя сложность территориальной организации природных комплексов нередко заставляет исследователей выделять также подурочища и звенья – единицы дополнительных рангов между фацией и урочищем. Установившаяся в ландшафтоведении точка зрения определяет, что урочищами можно считать элементарные выпуклые или вогнутые формы мезорельефа, а фациями – элементы этих форм (такие как склон, верхушка и т.п.) (Исаченко, 1965; Видина, 1970). Единица более высокого основного ранга, чем урочище, – это собственно ландшафт. Классическое определение ландшафта подразумевает такие важные диагностиче-

ские признаки, как приуроченность к одной климатической зоне и к одной крупной геологической структуре (Исаченко, 1965). Между урочищем и ландшафтом исследователям также часто приходится выделять единицы дополнительных рангов – сложное урочище и местность (тип местности) (Исаченко, 1965; Видина, 1970).

При описании пойм разными исследователями проявляются определенные несоответствия и противоречия в использовании этой системы территориальных единиц. Элементарными формами рельефа в поймах являются гривы и межгривные понижения. Помимо того, что они соответствуют определению урочища по этому признаку, на них часто наблюдается несколько физиономически различных контуров растительности, то есть сообществ, или фаций, в классическом понимании ландшафтоведения. Поэтому некоторые исследователи пойменного ландшафта придавали им ранг урочищ. Например, в пойме средней Оби Э.Е. Роднянская (1960) описала как урочища гривы шириной 200-600 м и длиной в несколько километров. На них сочетались сообщества, различия которых были обусловлены как положением на гриве (на верхушке или на склоне), так и антропогенными нарушениями растительности (сенокошением, рубками леса). Совокупность таких грив и понижений сходных с ними размеров исследовательница назвала комплексом урочищ. В пойме средней Волги В.Е. Тимофеев (1971) описал гривы протяженностью в сотни метров (до нескольких километров) и шириной в несколько десятков метров, покрытые мозаично распределенными лесными и травяными сообществами, и старичные понижения таких же размеров.

Однако подобные размеры грив и понижений даже на крупных реках свойственны, по-видимому, только территории унаследованной поймы. В той же работе В.Е.Тимофеев выделил в среднем течении Волги область формирующейся поймы (его термин, которому соответствуют термин Е.В. Шанцера «молодая пойма»), в которой молодые гривы и межгривные понижения имеют длину в несколько десятков метров и ширину менее 10 метров. Также на Оке М.И. Позднеева (1963) описала бугристо-мелкогривистую прирусловую зону, имеющую ширину в целом не более 50 м. Ранг урочища она придала всей этой зоне, а не отдельным формам рельефа в ней. Однако при описании центральной зоны поймы, где гривы имели, по ее наблюдениям, ширину не более 20-30 м, она придала ранг урочища каждой гриве,

поскольку среди древесной или кустарниковой растительности на гривах были небольшие поляны, то есть формально растительный покров грив следовало рассматривать как совокупность фаций.

В связи с последним примером надо отметить, что вообще соотношение понятий «фация» и «биогеоценоз» даже в упоминавшейся выше работе В.Н. Сукачева (1949) определено вовсе не однозначно. Кроме того, представления геоботаников и почвоведов о горизонтальной структуре биогеоценоза претерпели с 1949 г. значительные изменения: биогеоценоз уже не рассматривается как неделимый территориальный выдел. Признано наличие у него сложной внутренней горизонтальной структуры и допускается выделение в его пределах территориальных единиц более низких рангов, размеры и площадь которых определяются размером фитогенных полей и элементов популяционной мозаики эдификаторных видов растений, а также микромозаичностью экотопа (Сукачев, 1964; Дылис и др., 1969; Популяционная …, 1990; Ипатов, Кирикова, 1999). Однако в ландшафтоведении эти представления до сих пор почти никакого отражения не нашли.

Пойму небольшой реки в ландшафтных исследованиях часто рассматривают целиком как одно урочище, так же как балку или овраг (Исаченко, 1965). Анализ приводимых исследователями характеристик подобных урочищ – например, описаний вроде «мелковолнистые со сложным микрорельефом», «пологоволнистые» (Видина, 1973; Любушкина и др., 1973) – показывает, что речь в этих случаях идет, видимо, все же не о ручьях, а именно о реках с гривистыми поймами, где гривы имеют такие малые высоты и размеры, что уже классифицируются как формы микрорельефа. В тех же поймах, наряду с отнесением их к урочищам целиком, выделялись такие самостоятельные урочища как «отмель» и «пологовогнутое замкнутое понижение» (Видина, 1973). Одновременно И.И. Мамай (1973) рассматривал пойму небольшой реки как пример особого типа мозаики урочищ и считал в ней самостоятельными урочищами: отдельные гривы, отдельные старицы, «выровненные залуженные межгривные поверхности», крупные внутрипойменные останцы (которые, судя по его карте, масштаб которой не указан, имеют длину в 1,5-2 раза больше, чем гривы, а ширину – в 4-5 раз больше), а наряду с ними также «мелкобуг-

ристые прирусловые поймы среднего уровня со слаборазвитыми почвами» (то есть опять – участки молодой поймы).

Проведенный выше анализ примеров выделения малых ландшафтных единиц в поймах показывает, что формальный физиономический подход и широкая применимость каждой категории (отсутствие размерных рамок в ее определении) приводит к довольно большой путанице. Совокупность пойменных грив и понижений получает в ландшафтных исследованиях различные ранги – от урочища до местности. Это в большой степени зависит от размера этих форм рельефа, то есть от водности сформировавшего их русла и масштаба реки. Наблюдаемую на этих формах рельефа мозаичность растительного покрова вовсе не обязательно следует трактовать как совокупность фаций (растительных сообществ, биогеоценозов): отдельные элементы этой мозаики могут иметь ранг внутриценотических единиц.

В геоморфологии предлагается для пойм иерархия территориальных единиц, больше соответствующая природе объекта и исторически возникшая раньше, чем широко распространенная сейчас ландшафтная. Как обсуждалось в разделе 1.2, геоморфологами описаны «элементарные» совокупности грив и понижений, отражающие отдельные стадии горизонтальных смещений русла, – пойменные сегменты и осередки. Уже начиная с работы Р.А. Еленевского (1936) для обозначения таких совокупностей применялось название «массив поймы» или «пойменный массив» (Шанцер, 1951). Тогда оно еще не имело строгого терминологического содержания и употреблялось просто как синоним слова «сегмент».

Однако было известно, что сегменты разной сохранности часто примыкают друг к другу, образуя территориальное целое, в котором установить границы каждого сегмента довольно трудно. Кроме того, при осередковом типе руслового процесса сегменты на пойме не образуются, а целостные территориальные выделы существуют. Поскольку было также известно, что между территориально удаленными друг от друга частями поймы не наблюдается сходства по срокам паводковых явлений, даже если имеется сходство по высотным отметкам (Еленевский, 1936; Шенников, 1941), то была высказана мысль, что именно однообразие гидрологического режима должно быть принято за критерий при разграничении целостных территориальных выделов в пойме (Попов, 1968). Поэтому понятию «пойменный массив» было дано

более четкое определение, содержащее 2 важных аспекта: 1) массив – это участок, достаточно резко отграниченный от остальной территории поймы либо отрицательными формами рельефа (руслом, протоками, старицами), либо швами причленения (к бровке террасы, к участку более высокой пойменной ступени), 2) массив однороден по гидрологическому режиму, то есть все его части, имеющие одинаковые высотные отметки и условия свободного поверхностного стока, затапливаются и освобождаются от затопления одновременно (Попов, 1968; Петров, 1979; Чернов, 1983). Ряд исследователей растительного и почвенного покрова пойм (Работнов, 1972; Шепелева и др., 1987; Аветов, Балабко, 1994) уже давно стали использовать в своих работах понятие «пойменный массив» именно в таком смысле.

Пойменный массив может, с точки зрения геоморфологов, соответствовать одному сегменту или осередку, то есть одному этапу горизонтальных перемещений русла, и тогда он называется простым (гомогенным). Гомогенность устанавливается по плановой ориентации на нем грив и понижений, по отсутствию резких различий между размерами соседних элементов мезорельефа, по деталям литологического состава фаций аллювия. Если же в массиве, используя эти методы, можно выявить несколько сегментов или осередков, то он называется сложным (гетерогенным) (Петров, 1979; Чернов, 1983). Во всяком случае, массив является обособленной совокупностью пойменных грив и понижений. В поймах крупных и средних рек, где эти формы мезорельефа велики по плановым размерам и получают в ландшафтной иерархии ранг урочищ, гомогенные и гетерогенные массивы увязывают с этой иерархической системой, используя ранги «сложное урочище» или «комплекс урочищ».

В поймах малых рек понятие «пойменный массив» предложено относить только к совокупности сегментов (Рязанов, 1980), независимо от того, хорошо ли сегменты пространственно обособлены друг от друга. Это свидетельствует о том, что хотя исследователи-ландшафтоведы и не пытаются официально установить какие-либо строгие размерные рамки для диагностики ландшафтных выделов разного ранга, эти рамки ими, вероятно, все же подразумеваются интуитивно. Как уже обсуждалось в разделе 1.2, в поймах малых рек формы мезорельефа имеют небольшие размеры в плане, часто при этом не велики также и отдельно взятые сегменты. Поэтому не

всегда кажется оправданным приписать такому сегменту даже ранг урочища, не говоря уже о более высоком ранге. П.Н.Рязанов предпочитает называть отдельный сегмент в пойме малой реки термином «геокомплекс»: таким способом обозначается единство территории, обусловленное неким процессом, но не уточняется ранг этой территории в иерархии общепринятых ландшафтных единиц.

Массивы, сформированные в разные периоды развития поймы отличаются между собой по литологическому составу аллювия, высотным отметкам, плановым размерам, очертаниям. Если пойма унаследована рекой от предшествующего русла более высокой водности, то массивы в ее переработанной части обычно бывают меньше по площади и характеризуются меньшими высотными отметками, чем массивы в унаследованной части (Лютцау, 1969; Чернов, 1983; Белоусова, 1997). Вопрос о возрасте различных массивов не может не интересовать исследователей, особенно когда их задачей является изучение динамики пойменной биоты. А.В. Чернов (1983) проанализировал различные методы определения возраста пойменных массивов – сопоставление высотных отметок, подсчет слоев в толще аллювия или измерение ее общей мощности, использование карт разного времени, использование деревьев-хроноиндикаторов, датировка аллювиальной толщи археологическими, палеонтологическими или изотопными методами.

Он пришел к выводу, что удовлетворительную точность определения возраста для древних массивов обеспечивают только изотопные методы датировки нижних горизонтов пойменной фации аллювия. В последнее время они применялись в ряде геоморфологических исследований (Панин и др., 1997; Панин и др., 1999; Сидорчук и др., 1999), но в геоботанических пока еще применены не были. Чисто геоморфологические методы (измерение мощности толщи аллювия, подсчет числа слоев, сопоставление высотных отметок) дают, по мнению А.В. Чернова, слишком большую ошибку, поскольку используемые в них признаки очень сильно варьируют или искажаются в зависимости от случайных местных факторов, которые невозможно реконструировать и учесть при датировке.

Использование старых карт и деревьев-хронондикаторов дает удовлетворительную точность только при изучении массивов, сформировавшихся в недавнем историческом прошлом. Однако по большинству пойм малых рек и даже по многим

средним рекам отсутствует необходимый для этого точный крупномасштабный картографический материал. Использование возраста деревьев дополнительно ограничено тем обстоятельством, что многие пионерные виды могут давать на освоенном ими молодом пойменном массиве более одного поколения, следовательно есть большая вероятность занизить возраст субстрата, на котором они растут. Занимавшиеся тем же вопросом башкирские исследователи (Миркин и др., 1970; Попова, 1971) считают, что единственным надежным хроноиндикатором в поймах рек Русской равнины является тополь черный (осокорь), поскольку он поселяется на аллювиальных наносах относительно рано и дает только одно поколение, продолжительность жизни которого может достигать 80-100 лет. Но в настоящее время во многих поймах этот вид не произрастает. М.В.Рубцов и Ю.Н. Салмина (1983) используют для датировки аллювиальных отложений в пойме Вычегды (крупной реки) возраст кустарниковых ив – трехтычинковой, корзиночной и остролистной. Применение описанного ими метода наглядно демонстрирует ограничения, о которых уже было сказано: во-первых, для датировки надо выбирать только кусты семенного происхождения, у которых при раскопке найдена корневая шейка, во-вторых, датировке поддаются только ближайшие к руслу гривы.

Однако А.В. Чернов пришел также к выводу, что во многих случаях чисто геоморфологические методы позволяют достаточно уверенно определить последовательность возникновения массивов в каком-то отрезке поймы без привязки к абсолютным датировкам. Поэтому в большинстве пойм можно различать самые молодые массивы, сформировавшиеся в историческом прошлом, и более ранние, число градаций которых может быть различно в зависимости от местных особенностей каждой поймы. Например, М.П. Шилов (1969) типизировал сегменты в поймах рек Кировской области по 3-м возрастным группам – молодые, старые и древние, диагностируя их по высотным отметкам. Аналогично поступил И.Б. Петров (1979) при описании в пойме Оби молодых, зрелых и старых массивов. Сходным образом интерпретировал высотные ступени в пойме средней Волги В.Е. Тимофеев (1971). Такой подход удобен при реконструировании сукцессионной динамики растительности на основе анализа пространственных экологических рядов.

Более крупный территориальный выдел поймы представляет собой совокупность массивов. Многие исследователи-гоморфологи по традиции, идущей от Р.А. Еленевского, называли такую совокупность типом поймы (Шанцер, 1951; Попов, 1968; Петров, 1979; Чалов, 1979; Чернов, 1983). Территория, которая подвергается анализу при выделении и описании типа поймы, включает не только массивы, но и разделяющие их участки русла, пойменные протоки или старицы. Типы пойм отличаются друг от друга размерами всех этих элементов и рисунком их планового расположения, что обусловлено местными особенностями русловых процессов, формирующих пойму в каждом случае. Поскольку на русловые процессы влияет множество факторов, то было описано очень большое число типов пойм и даже высказывалась точка зрения, что для каждой реки (по крайней мере, крупной) необходима собственная их классификация (Шепелев, 1995). Большинство геоморфологов не устанавливали специально соотношения между понятием «тип поймы» и используемой ландшафтоведами иерархией территориальных единиц. Однако по контексту употребления названий типов пойм в ландшафтных работах (Любушкина и др., 1973; Ландшафты ..., 1989) можно заключить, что под типом поймы разные исследователи подразумевают территориальные единицы разных рангов – от урочища до местности.

От Р.А. Еленевского идет и другая важная традиция, которой следуют и авторы упомянутых выше классификаций пойм. Типизации подвергаются территории, каждая из которых включает пойму в каком-либо отрезке течения по всей ширине. В то же время в геоботанических и почвенных исследованиях до сих пор широко распространена возникшая еще до работ Еленевского концепция, согласно которой поперечный профиль поймы включает 3 зоны – прирусловую, центральную и притеррасную, – отличающиеся по геоморфологическому строению и экологическому режиму (Дмитриев, 1904; Бронзов, 1927; Вильямс, 1951). Существует и несколько систем членения пойменного ландшафта, согласующихся с этой концепцией. Такую систему предлагал, например, Б.М. Миркин (1970) для целей картирования пойменной растительности. Он соотнес каждую зону поймы с определенной мезокомбинацией растительного покрова (сочетанием сообществ, контуры которых имеют линейные размеры от десятка до сотен метров). Более

крупный выдел ландшафта в предлагаемой им системе – это совокупность всех трех зон поперечного профиля поймы в каком-либо отрезке течения реки. Растительность такого выдела в терминах геоботанического картографирования понимается как макрокомбинация. Поскольку в его работе речь шла о крупных реках, на которых протяженность отрезка течения могла составлять несколько сотен километров, а ширина пойменных зон – несколько километров, то принимаемая им зона поймы (мезокомбинация) может соответствовать местности или более крупному выделу ландшафта.

П.Н. Рязанов (1980) также подразделил поймы малых рек на пойменные районы, соответствующие отдельным отрезкам течения. В составе района он предложил различать массивы (группы сегментов), а выделения зон на поперечном профиле поймы не производил. Это решение соответствует представлению о том, что в поймах малых рек зоны на поперечном профиле часто бывают слабо развиты и плохо прослеживаются (Миркин, 1974). В то же время ясно, что эти объекты еще должны изучаться, поскольку поймы всегда очень разнообразны и для более глубокого понимания процесов, происходящих в их ландшафте, необходим анализ более широкого спектра данных.

Но в ландшафтных исследованиях пойм средних и крупных рек необходимо было все-таки соотнести принятое среди геоботаников членение поперечного профиля поймы на зоны с представлением геоморфологов о пойме как о совокупности массивов. С этой целью исследователями предлагались различные территориальные единицы промежуточного ранга между массивом и типом поймы. Например, Н.А. Аветов и П.Н. Балабко (1992; 1994) используют для этого понятие «пояс меандрирования». Они выделяют в пойме территории, имеющие большую протяженность вдоль течения реки и сформированные различными поясами меандрирования в разные периоды времени; каждая такая территория является совокупностью пойменных массивов. Их работа имела целью соотнести типизацию пойм с типизацией единиц почвенного покрова, поэтому они назвали эти территории «поясами аллювиального почвообразования». Поскольку поперечное смещение в пойме могут испытывать не только отдельные меандры, но и целые пояса (Чернов, 1983), то на поперечном профиле поймы сочетается несколько поясов аллювиально-

го почвообразования, удаленных от русла на разное расстояние. По Н.А. Аветову и П.Н. Балабко, поперечный профиль поймы обычно включает молодой пояс (аналог прирусловой зоны поймы), зрелый пояс (аналог центральной зоны) и старый пояс (аналог притеррасной зоны). Очевидно, что рангу местности в этой системе соответствует территория каждого пояса. Вместо типологии пойм авторы выстраивают типологию массивов и (на ее основе) типологию поясов почвообразования, а более крупную территориальную единицу поймы, включающую все пояса в каком-либо отрезке течения, называют почвенным районом. В этом их подход к типизации пойменных территорий сближается с подходом Б.М. Миркина (1970).

Совершенно иное устранение противоречия между названными выше двумя подходами к описанию территории поймы было предложено Р.А. Еленевским (1936). Он считал, что зонам поймы, выделенным А.М.Дмитриевым (1904), надо придавать не столько топографический смысл, сколько чисто экологический, то есть вести речь о "прирусловом экологическом режиме" (повышенная аллювиальность, отсутствие застойного переувлажнения), "притеррасном режиме" (аллювиальность почти не выражена, присутствует постоянное застойное переувлажнение) и "среднем режиме" (аллювиальность ослабленная, переувлажнение создается на относительно короткое время).

В этом с ним был полностью согласен А.П. Шенников (1941). Он проводил различие между топографическими частями поймы (прирусловой, центральной и притеррасной) и эколого-генетическими зонами (прирусловой, средней и притеррасной). К сожалению, запутанность терминологии и пояснений в его учебном пособии стали причиной существовавшей долгое время путаницы в интерпретации полевых наблюдений у разных исследователей пойм. Как показал Е.В. Шанцер (1951), притеррасная и центральная топографические части поймы одинаковы по своему происхождению и рельефу, имеющему гривистый характер. Отличие притеррасной поймы заключается только в том, что зачастую она хуже дренируется, поэтому в ней могут большую часть площади занимать территории с "притеррасным" экологическим режимом (подтопленные и заболоченные). Но подобные участки могут быть обнаружены и в прирусловой, и в центральной части поймы, а участки со "средним" режимом – в притеррасной части (Ганешин, 1927;

Еленевский, 1936; Шенников, 1941; Роднянская, 1960; Титов, Печенюк, 1990) По мнению Р.А. Еленевского (там же), каждый массив поймы (микроландшафтный участок, согласно его терминологии) включает в себя участки с разными типами экологических режимов.

С этой точки зрения вполне логично подвергать типологической процедуре пойменные массивы (используя разнообразие в них экологических режимов как один из диагностических признаков) и их совокупности на всем поперечном профиле поймы. Но также при этом допустимо и объединение массивов в топографические зоны поперечного профиля, как это делают Н.А. Аветов и П.Н. Балабко (1992; 1994). Однако вопрос о том, какой подход предпочтительнее не теряет своей остроты, поскольку типология пойменных территорий всегда проводится в связи с решением конкретных задач в области природопользования или исследования природных процессов (Петров, 1979; Чернов, 1983). Типологическая процедура должна опираться на корректные представления о генезисе пойменных территорий (Шанцер, 1951; Попов, 1968), поскольку это является основой для правильного прогнозирования их будущего. В связи с этим необходимо отметить, что представления о генезисе прирусловой, центральной и притеррасной зон поймы, изложенные в работах А.М. Дмитриева (1904) и В.Р. Вильямса (1951), были неоднократно раскритикованы после более углубленного изучения природных процессов и структур (Еленевский, 1936; Шенников, 1941; Шанцер, 1951; Маккавеев, 1955). Как было показано в разделе 1.2.1, в большинстве случаев развитие пойменного ландшафта происходит иначе, чем представляли себе эти исследователи. Выделение зон поперечного профиля традиционно использовалось во геоботанических и ландшафтных исследованиях пойм и в относительно недавнее время (Голуб и др., 1976; Куркин, 1987), но многие исследователи (см. ниже) характеризуют эти зоны существенно иначе, чем А.М. Дмитриев или В.Р. Вильямс.

Разделяя точку зрения Р.А. Еленевского (1936) и Е.В. Шанцера (1951), современные исследователи пойм трактуют зоны поперечного профиля как стадии развития поймы во времени. Сами эти авторы писали о “молодой пойме” и “старой пойме”, вслед за ними эти понятия использовал и Б.М. Миркин (1974). Молодая

пойма всегда располагается вблизи от зон аккумуляции современного речного русла – на выпуклых берегах пойменных сегментов или островов. Многие ее участки испытывают воздействие аккумуляции аллювия, а также (при продольных смещениях русловых излучин) боковой эрозии. Уровень дна старичных понижений в ней примерно соответствует уровню дна русла, гривы же могут быть различной высоты, но чаще всего характеризуются средней поемностью. В ряде работ (Позднеева, 1963; Попова, 1971, 1973; Мамай, 1973; Моисеев, Рубцов, 1980) для обозначения этой части поймы используется традиционное название «прирусловая», но приводимые ее описания (подобные приведенному чуть выше) вовсе не соответствуют понятию «прирусловой вал».

Старая пойма располагается между молодыми участками и бортами долины. Обычно она отделена от современного русла участками молодой поймы, хотя в результате боковой эрозии может оказаться и в контакте с руслом. Влияние боковой эрозии и аккумуляции участки старой поймы испытывают только в последнем случае. Дно многих межгривных понижений лежит в ней выше уровня дна русла. В ней обязательно наблюдаются высокие гривы, не заливаемые доверху при паводках средней интенсивности, хотя есть и заливаемые полностью. В широких долинах гривы и межгривные ложбины старой поймы по своим линейным размерам часто значительно превышают аналогичные формы рельефа, наблюдаемые в молодой пойме (Тимофеев, 1971; Белоусова, 1997). Таким образом, старая пойма включает выделяемые Шенниковым (1941) центральную и притеррасную топографические части поймы.

Ряд современных исследователей выделяют в поймах больше стадий в развитии территориальные единиц. Так, предлагается выделять зрелую стадию, предшествующую старой, в связи с чем исследователи пишут о зрелых массивах (Петров, 1979), зрелых морфолитосистемах (Егорова, 1983), зрелом поясе аллювиального почвообразования (Аветов, Балабко, 1992, 1994), формации урочищ зрелой поймы (Нескрябина, 1995) – наряду с аналогичными единицами, имеющими определение не «зрелые», а «старые». При таком подходе территория, которую Е.В. Шанцер назвал просто «старой поймой», дополнительно подразделяется на части. Как уже обсуждалось выше, формирование многих пойм в геологическом прошлом

действительно включало несколько стадий, соответствовавших периодам с различной водностью рек, и такой подход, следовательно, оправдан. Однако обращает на себя внимание, что однозначных признаков, позволяющих осуществить такое подразделение в любой пойме, не существует: каждый из авторов цитированных работ использовал для различения зрелых и старых территориальных единиц особые в каждой пойме диагностические признаки. Это обусловлено большим разнообразием строения пойм, описанным выше. Поэтому представляется, что исследователю, не имеющему возможности организовать детальное и квалифицированное изучение геоморфологического строения поймы, включающего датировки разных форм рельефа, достаточно трудно обоснованно диагностировать, какие массивы являются в ней более древними, а какие – менее. В такой ситуации (а в ней реально находится большинство работающих в поймах геоботаников, ландшафтоведов и почвоведов) целесообразно различать в пойме все же только молодую и старую часть, как это было предложено изначально.

Массивы старой (по Е.В. Шанцеру (1951)) поймы, расположенные в пределах пояса меандрирования современного речного русла, входят в состав переработанной поймы, по Е.Е. Белоусовой (1997). Ранее таким массивам давали названия «низкой (молодой) центральной поймы» (Миркин, 1974; Моисеев, Рубцов, 1980), «пойменной террасы» (Самбук, 1930), «луговой террасы поймы» (Шенников, 1914). Они включают средне- или краткопоемные гривы и межгривные понижения, ложбины. Кроме этих старых массивов переработанная пойма включает также молодые массивы, то есть всю «молодую пойму» в понимании Р.А. Еленевского, Е.В. Шанцера и Б.М. Миркина.

Если же ширина дна долины превышает ширину современного пояса меандрирования, то остальная часть старой (по Е.В. Шанцеру) поймы, находящаяся за его пределами, соответствует унаследованной пойме (Попов, 1968; Белоусова, 1997). На территории унаследованной поймы, наряду со старичными ложбинами и массивами краткопоемных или среднепоемных грив, могут располагаться серии высоких грив или платообразные высокие массивы, которые ранее получали названия «высокой (старой) центральной поймы» (Миркин, 1974; Моисеев, Рубцов, 1980). В том случае, когда они уже настолько высоки, что совсем не подвергаются затоплению, их

РОССИЙСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ БИБЛИОТЕКА

называют «псевдоостанцами» (Чалов, 1979) или же «надпоймой» (Самбук, 1930). Исходя из сказанного в данном разделе выше (с. 29-31), таким подразделениям как переработанная и унаследованная пойма трудно однозначно придать ранг в общепринятой иерархии ландшафтных единиц. До известной степени он будет зависеть от масштаба реки.

Подробное рассмотрение представлений о характере русловых процессов в пойме и о ее ландшафтной структуре необходимо потому, что при геоботанических исследованиях выделение и классификация территориальных разностей в пойме должны получать какое-то обоснование, которое в дальнейшем становится основой для сравнительного анализа растительности. Современные представления о геоморфологических и гидрологических процессах в пойме, перечисленные выше, позволяют сформулировать это объяснение адекватно и, следовательно, обоснованная ими система выделения территориальных подразделений поймы позволяет содержательно анализировать процессы, происходящие в растительности. Поэтому в последующих главах данной работы будет принято разделение пойменной территории на переработанную часть (в пределах пояса меандрирования современного русла) и унаследованную часть (остальная территория поймы за его пределами). В каждой части положительные и отрицательные флювиальные формы мезорельефа образуют массивы. Растительный покров каждого такого массива можно рассматривать как комплекс растительных сообществ (Гуричева и др., 1967), приуроченных к различным формам мезорельефа.

1.5. Исследования пойменной растительности.

1.5.1. Общая характеристика подходов к изучению пойменной растительности.

Исследования растительного покрова в условиях пойм составляют обособленную область науки о растительности, которое Б.М. Миркин (Миркин, Ишбулатова, 1967) предложил называть “поймоведением”. Исторически это направление фитоценологии возникло одним из первых: в конце XIX – первой половине XX века в различных регионах предпринималась инвентаризация земель, ценных в сельскохозяйственном отношении, в связи с чем появился ряд исследований пойменных лугов (Дмитриев, 1904; Шенников, 1914; Алехин, 1916; Вильямс, 1922; Бронзов, 1927; Еленевский, Еленевская, 1927). При решении

инвентаризационных задач исследователи выявили основные экологические факторы, составляющие специфику пойменных местообитаний, – поёмность и аллювиальность – и разработали классификация местообитаний с учетом напряженности этих факторов, а также сделали первые наблюдения об отношении разных видов растений к ним. Кроме того, было сформулировано первое представление относительно общих тенденций развития пойменных территорий – о повышении высотных отметок под влиянием аллювиальности и постепенном выходе из-под влияния поемности и предложена схема геоморфологического зонирования поймы (Дмитриев, 1904). Формирование пойменной суши путем постепенного намыва было очевидным фактом для исследователей (Шенников, 1914; Бронзов, 1927), даже несмотря на маршрутный характер, свойственный большинству исследований этого периода.

Важным вкладом в развитие поймоведения стала в этот период также работа И.М. Крашенинникова "Цикл развития растительности долин степных зон Евразии" (1922), задачей которой было общегеографическое описание природных процессов в поймах. В этой работе были сформулированы 2 новых положения – о том, что выход пойменных местообитаний из-под влияния поемности обусловлен глубинной эрозией русла реки, и о том, что вследствие боковой эрозии русла часть местообитаний (находящихся на любой высоте над урезом воды) разрушается, после чего на их месте формирование пойменной суши и постепенное повышение ее относительных высотных отметок начинаются заново. И.М. Крашенинников первым из отечественных исследователей рассмотрел ряд сообществ, начиная с прирусловых отмелей и заканчивая сообществами террас, как отражение последовательности их преобразования во времени (Липатова, 1980). Та же идея была в первой половине XX века высказана рядом американских исследователей пойм (Uphof, 1922, цит. по: Robertson et al., 1978; Shull,1932). Таким образом, с самого начала изучение пойменной растительности приобрело динамический аспект.

Перечисленные теоретические положения стали основой для интерпретации того нового материала о растительности и почвенном покрове пойм, накопление которого происходило в различных регионах примерно с середины 1920-х до

начала 1980-х годов. В течение этого периода (и позже) было выполнено множество исследований описательно-инвентаризационного характера (см. например: Овчинников, 1926; Ганешин, 1927; Игошина, 1927; Дингельштедт, 1929; Самбук, 1930; Лесков, 1940; Стулов, 1940; Фурсаев, Хвалина, 1946; Яковлев, 1946; Денисов, 1954; Марков, Фирсова, 1955; Бобровский, 1957; Рябова, 1960; Юркевич, 1960; Жудова, 1962; Матвеева, 1963; Кухальская, 1964; Пугачев, 1964; Сидорович, 1965; Арсенов, Свиридова, 1968; Шага, 1968; Шилов, 1971; Полуяхтов, Давидюк, 1973; Моисеев, Рубцов, 1980; Барабаш и др., 1987; Невидомов, 1994; а также обзор В.В. Липатовой, 1980). Активно велось также изучение почвенного покрова пойм и особенностей пойменного почвообразования (Шраг, 1954; Миркин, Шведчиков, 1964; Добровольский, 1968; Шеремет, Афанасьева, 1991; Тюлин, Тимофеева, 1994 и др.). Этими исследованиями были охвачены поймы различных крупных и средних рек, а поймы малых – в меньшей степени.

В этот период представления о тенденциях природных процессов в поймах дальнейшее развитие получили в работе Р.А. Еленевского "Вопросы изучения и освоения пойм" (1936). В ней была отмечена существенная роль горизонтальных смещений русла не только в прерывании и обращении многолетних динамических процессов растительности, но и в самом формировании пойменной суши и заселяющей ее растительности. На основе этих наблюдений Р.А. Еленевский высказал новые представления о зонировании территории поймы, которые обсуждались выше (см. раздел 1.4). Его идеи были пересказаны А.П. Шенниковым в учебнике "Луговедение" (1941), но, даже несмотря на это, они не получили, к сожалению, широкого распространения в отечественной геоботанической литературе. Удобство предложенной ранее динамической схемы было так велико, что многие исследователи, имея возможность на нее сослаться и не имея достаточного времени и материального оснащения для подробного изучения природных процессов, ограничивались построением гипотетического сукцессионного ряда из выделенных ими разностей растительности по принципу "от низких уровней к высоким". Следует отметить, что в этих построениях очень редко уделялось внимание замечанию И.М. Крашенинникова о роли

горизонтальных смещений русла в прерывании сукцессий и возобновлении их на других участках поймы. Примерами исследований, где это обстоятельство было отмечено, являются работы Н.С. Шингаревой-Поповой (1935), А.А. Матвеевой (1963), С.И. Сагитова (1968), И.А. Солоневича (1976).

В зарубежной литературе о растительности пойм середины и второй половины XX века также было много описательных работ. Как отметили Б.М. Миркин и Н.Г.Ишбулатова (1967), у европейских геоботаников этого периода исследования чаще завершались созданием классификации описанных сообществ, а у американских – построением схемы их динамики. Представления зарубежных исследователей об общем ходе развития пойменных ландшафтов включали весь спектр взглядов, представленных и в нашей отечественной литературе. Одними исследователями было описано формирование серий террас в долинах с соответствующим пространственным рядом сообществ (Fonda, 1974; Johnson et al., 1976), другими – рост в высоту прирусловых отмелей, на которых наблюдались серийные ряды сообществ, и периодические разрушения подмываемых берегов (Lindsey et al., 1961). В настоящее время описательных работ в зарубежной литературе появляется уже мало, а в тех, которые публикуются, чаще встречаются представления о врезании и формировании террас как основной причине сукцессий растительности (Carbiener, Schnitzler, 1988; Springel, 1990; Schnitzler, 1995).

Существенным отличием зарубежных исследований от отечественных уже с середины XX века было усиленное внимание к изучению абиотических природных процессов в поймах не-геоботаническими методами. Во многих работах не менее половины содержания составляло описание результатов, полученных при анализе химического и гранулометрического состава почв, определении продолжительности затопления, наблюдениях за метеорологическими условиями (Hosner, Minckler, 1963; Johnson et al., 1976; Robertson et al., 1978; Frye, Quinn, 1979; Hupp, 1986; Bornette, Amoros, 1991 и др.). Необходимость анализировать большой объем количественных данных одновременно и о растительности, и о факторах окружающей среды обусловила широкое применение статистических методов прямого и непрямого градиентного

анализа. Эти методы применялись и применяются в настоящее время при исследованиях приуроченности и флористического сходства сообществ и групп видов (Robertson et al., 1978; Hupp, 1986; Springel, 1990; Bornette, Amoros, 1991), при изучении распределения отдельно взятых видов (Schnitzler et al., 1991; Bornette, Amoros, 1991; Bendix, 1999), а также при анализе динамических рядов сообществ, в том числе и полученных путем прямых многолетних наблюдений (Duncan, 1993; Bornette, Amoros, 1996). Среди отечественных геоботаников, исследовавших поймы, оба подхода – детальное описание параметров внешней для растений среды и анализ количественных данных статистическими методами – применяли башкирские исследователи под руководством Б.М. Миркина (Миркин, Шведчиков, 1964; Миркин и др., 1968; Попова, 1971).

1.5.2. Динамический аспект в исследованиях пойменной растительности. Современные представления об общем ходе сукцессий биогеоценотического покрова в поймах были в отечественной литературе сформулированы Б.М. Миркиным (1970, 1974) в результате анализа и обощения информации как из отечественной, так и из зарубежной литературы. Он указал, что причинами сукцессионных процессов могут быть 1) общее развитие пойменного ландшафта, обусловленное не только русловыми процессами (азональным фактором), но в разных регионах также, например, мерзлотными явлениями или засолением почв (то есть зональными факторами), 2) взаимодействия в биогеоценотическом покрове (например, конкуренция между видами растений, взаимосвязи растительности и микробиологической активности почв), 3) периодические нарушения структуры растительного покрова, не связанные с геоморфологическим развитием ландшафта (антропогенные, пирогенные, зоогенные). В поймах растительные сообщества могут быть подвержены как первичным, так и вторичным сукцессионным преобразованиям. Ход первых обусловлен русловыми процессами и составляет специфику пойменной растительности. Ход вторых обусловлен всеми другими причинами и специфичен лишь отчасти.

Также Б.М. Миркин отметил, что обычно каждый сукцессионный процесс обусловлен сразу несколькими причинами, причем их комбинация изменяется с

течением времени. Следствием влияния на ход сукцессии множества факторов является неодновременность проявления изменений у разных компонентов биогеоценоза (почва консервативнее, чем растительность). Кроме того, скорость сукцессионных процессов отличается и в разных участках поймы (в притеррасной пойме она меньше, чем в центральной), поскольку в них различается соотношение интенсивности русловых и биогеоценотических процессов. Поэтому итоговое состояние сообществ в результате сукцессий – климакс – достигается через множество различных вариантов последовательности сукцессионных стадий и само может иметь разные варианты, что выражается, в частности, в различиях видового состава растительности (концепция поликлимакса). Климаксовым состоянием для пойменной растительности Б.М. Миркин, как и остальные исследователи (см.: Липатова, 1980), считает полный выход из-под влияния периодических затоплений и появление в видовом составе выраженных зональных признаков, то есть внедрение неустойчивых к затоплению видов, характерных для малонарушенных сообществ террас и водоразделов. Характерной особенностью сукцессий в пойме является их обратимость, связанная с горизонтальными смещениями русла реки и периодическим разрушением отдельных участков пойменной суши.

Важное место среди методов исследования сукцессий пойменной растительности Б.М. Миркин (1974, с.30-41) отводит построению эколого-динамических рядов сообществ, указывая, что основой для этого должно быть детальное изучение хода геоморфологических процессов, почвообразования, гидрологического режима. Как указывает В.В. Липатова (1980), этот метод вообще является традиционным для изучения растительности пойм. Однако у многих исследователей-геоботаников очевидный недостаток при его применении заключался в излишней схематичности представлений о сукцессии, отсутствии фактических данных о тех процессах, которые являются ее движущими силами. Например, Ф.С. Яковлев (1946) в пойме Дона и нижней Волги описал несколько ассоциаций ольшаников, в том числе: постоянно затопленные сообщества с гидрофильной травяной растительностью и быстро освобождающиеся после паводка от воды сообщества с гигромезофильными и мезофильными

травянистыми видами. Он высказал мнение, что обводненные ольшаники преобразуются в сухие в результате накопления илистого аллювия и одновременно растительного детрита (который при этом полностью минерализуется). Исследователь не принял во внимание, что скорости обоих этих процессов в реальности очень невелики, и за то время, пока будет происходить подобное преобразование субстрата, возможна смена более чем одного поколения лесообразователей, вследствие чего в таком местообитании может сформироваться древостой из мезофильных видов (эту стадию Ф.С. Яковлев также поместил в сукцессионный ряд, но уже после сухих ольшаников). Существование лесов с ольховым древостоем и не-гидрофильной растительностью должно, в связи с этим, иметь иное объяснение, но недостаточное внимание к процессам возобновления древесных видов, аккумуляции во внутренних участках поймы, возможным последствиям мелиоративных или иных хозяйственных мероприятий не позволило исследователю это объяснение сформулировать.

Как уже было сказано выше, Б.М. Миркин (1974) рекомендует корректировать построение эколого-динамических рядов пойменных растительных сообществ путем изучения хода русловых процессов, гидрологического режима, различных нарушений растительности и иных влияющих на растительность факторов. В.В. Липатова (1980) указывает, что эколого-динамические ряды сообществ следует строить для сходных типов местообитаний (например, отдельный ряд – для положительных форм мезорельефа, отдельный – для отрицательных) и сама следует этому принципу при анализе и обобщении данных разных исследователей. Как показывает анализ литературы последнего времени о поймах (Дутина, 1991; Сурков, 1998; Schnitzler, 1995; Bornette, Amoros, 1996), метод построения эколого-динамических рядов продолжает оставаться для многих геоботаников основным при изучении многолетней сукцессионной динамики, даже если сбор и анализ данных оснащены специализированным оборудованием и развитым математическим аппаратом. В связи с этим рекомендации Б.М. Миркина и В.В. Липатовой остаются актуальными и в настоящее время.

1.5.3. Исследования экологии растений в условиях поймы.

Особый аспект ботанических исследований в поймах всегда составляли аутэкологические работы. В них к настоящему времени накоплено большое количество информации об особенностях экологии различных древесных, кустарниковых и травянистых растений в поймах. Основное внимание при этом, естественно, привлекали вопросы об их отношении к специфическим экологическим факторам поймы – аллювиальности и поемности. Знакомство с работами, посвященными этим вопросам, позволяет сделать заключение, что воздействие данных факторов имеет разное значение для отдельных особей и для целых популяций.

Влияние аллювиальности на растительность поймы. При воздействии аллювиальности особи растений испытывают ухудшение аэрации корневых систем, поскольку увеличивается мощность почвенной толщи над ними. Как показали различные исследователи, занимавшиеся раскапыванием растений, частично погребенных аллювием в прирусловых местообитаниях, адаптацией к интенсивной аллювиальности является быстрый рост засыпанных побеговых систем по направлению к поверхности субстрата и образование на них новых придаточных корней (Денисов, 1954; Рубцов, Салмина, 1982, 1983). Л.Г. Раменский и его сотрудники по Институту луговедения в набор экологических шкал, содержащих балловые оценки отношения различных видов растений к ряду факторов окружающей среды (Раменский и др., 1956), включили шкалу отношения к аллювиальности, хотя охарактеризовали в ней только луговые и околоводные травянистые виды (всего – 335). По мнению Л.Г. Раменского (1938; Раменский и др., 1956), влияние отложения наносов на травянистые растения в большой степени определяется механическим составом аллювия: слой песчаных наносов, даже мощностью 5-10 см, после своего высыхания не препятствует аэрации корней и отрастанию новых побегов, так как становится рыхлым. Слой наилка, высыхая, образует твердую сплошную корочку, которая препятствует восстановлению травяного покрова. Однако при любом механическом составе аллювия отложение слоя мощностью не более 1-2 см существенного воздействия на травяной покров не оказывает, особенно в условиях влажной погоды. Ряд

исследователей (Титов, Нескрябина, 1982; Титов, Печенюк, 1990), проводя многолетние наблюдения за травяной растительностью в прирусловых участках поймы, отметили, что погребение почвы и развитого на ней растительного покрова под песчаным аллювием создает растениям субстрат для поселения, свободный от конкурентов, и периодически инициирует восстановительные сукцессии в травяной синузии. На начальных этапах этих сукцессий количественно преобладают малолетники, на последующих – многолетние виды.

Влияние поемности на растительность поймы. Поемность влияет на особи растений, в сущности, так же как аллювиальность – ухудшает аэрацию корневых систем в почве и надземных побегов. Степень ухудшения аэрации зависит от продолжительности затопления, его проточности и температуры воды. Поэтому большое значение имеет не только сам факт затопления, но и соотношение его сроков со сроками вегетации (Бяллович, 1957; Кулагин, 1958). В наибольшей степени изучалось влияние затопления на древесные растения в связи с проблемами управления природопользованием (лесным хозяйством, мелиорацией, работами по укреплению берегов). В ряде исследований проводились прямые вегетационные опыты с подростом различных видов, который подвергался искусственному затоплению разной продолжительности (Железнов, 1940; Лобанова, 1955; Кулагин, 1958; Lindsey et al., 1961; Hosner, Boyce, 1962).

Однако трудоемкость подобных опытов не позволяла охарактеризовать таким методом большое число видов. Поэтому большинство исследователей обычно применяли метод, близкий к популяционному подходу, – учеты встречаемости особей разных видов в природной обстановке на участках с различной продолжительностью затопления (Железнов, 1940; Денисов, 1954; Бяллович, 1957; Белькевич, 1960; Бельгард, 1971; Кульгин, Ревяко, 1985; Loucks, 1987). Е.И.Науменко (1952) проводил в экотопах с различной длительностью затопления наблюдения над ходом роста дуба черешчатого; такие же наблюдения над дубом, лещиной, липой, сосной проводил Ю.З. Кулагин (1958) в условиях постоянного подтопления растительности. В ряде исследований были также сделаны попытки оценить устойчивость к затоплению травянистых растений и выделить индикаторные виды для различных режимов поемности. Основным

методом этих исследований было выполнение общих геоботанических описаний с последующим анализом приуроченности видов, а также обоснование использования экологических шкал увлажнения почвы для индикации поемности (Куркин и др., 1986; Горяинова, 1993).

Полученные всеми перечисленными исследователями результаты показывают, что в дендрофлоре Европейской России наиболее устойчивы к поемности виды, произрастающие на наиболее молодых участках поймы – Salix alba L. (ива белая, ветла), Salix fragilis L. (ива ломкая), Salix triandra L. (ива трехтычинковая), Salix viminalis L. (ива корзиночная) и Populus nigra L. (тополь черный, осокорь), а также произрастающие на старых отрицательных формах пойменного рельефа – Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (ольха черная) и Salix cinerea L. (ива пепельная). Они способны переносить чрезвычайно длительное (более 3-х месяцев) затопление застойными и прогретыми водами уже во время вегетационного периода. Мезофильные и гигромезофильные виды деревьев и кустарников – например, Quercus robur L. (дуб черешчатый), Fraxinus excelsior L. (ясень обыкновенный), Ulmus laevis Pall. (вяз гладкий), Frangula alnus Mill. (крушина ломкая), Padus avium Mill. (черемуха птичья), Viburnum opulus L. (калина обыкновенная) – менее устойчивы к затоплению и переувлажнению почвы и переносят его в течение 1-2 месяцев, но только при условии проточности и низкой температуры воды. Ряд видов переносят затопление только не более 1-2 недель и только в условиях проточности и низкой температуры воды – это Acer platanoides L. (клен остролистный), Acer campestre L. (клен полевой), Tilia cordata Mill. (липа сердцелистная), Picea abies (L.) Karst. (ель европейская).

В то же время отмечалось, что поемность, как и аллювиальность, является для растительного покрова фактором нарушения и способствует освобождению субстрата, который мог быть ранее занят конкурирующими особями. Например, в лесах на низких уровнях поймы, затапливаемых на продолжительный срок, наблюдаются периодические массовые ветровалы и усыхание деревьев (Белькевич, 1960; Шульга, Семенихина, 1983). Описаны восстановительные сукцессии растительности, порожденные этим фактором (Hupp, 1986; Duncan, 1993; Bendix,

1999). Их периодическое возникновение благоприятствует поддержанию в растительном покрове пионерных видов наземной растительности.

Поэтому среди адаптаций растений к затоплению следует, видимо, различать индивидуальные физиологические адаптации организмов собственно к недостатку кислорода и адаптации биологических свойств вида в целом, позволяющие максимально эффективно использовать долгопоемные местообитания в тот период, когда они освобождаются от воды. К адаптациям первой группы относятся переход внутриклеточных окислительных процессов на анаэробные пути (у аллювиальных видов ив и тополей: Веретенников, 1989), способность развивать эфемерные придаточные корни высоко в наземной части, поблизости от уровня стояния воды во время паводка (у ивы белой: Матвеева, 1963; у ряда травянистых видов: Работнов, 1984), задержка распускания листьев до окончания затопления (у дуба: Железнов, 1940; Лобанова, 1955), торможение роста корней в период затопления или быстрая регенерация отмерших корней после его окончания (у различных древесных видов: Веретенников, 1989), образование из придаточных корней многолетних высоких образований типа кочек и отмирание между ними нижней части ствола (у ольхи черной: Евстигнеев, Сарычева, 1999). К адаптациям второй группы относятся приуроченность сроков созревания и опадения семян к окончанию затопления, быстрый рост всходов и взрослых особей древесных видов в долгопоемных местообитаниях после спада воды (Шингарева-Попова, 1935; Нечаев, 1956; Белькевич, 1960).

1.6. Популяционный подход к изучению растительности и его применение в исследованиях пойм.

1.6.1. Методология популяционного подхода. Динамика популяций растений является основой динамических процессов растительного покрова в целом. Подходы к изучению динамики популяций растений, в том числе древесных, в настоящее время достаточно подробно разработаны: в популяции выделяют учетные единицы (особи), проводят периодизацию их онтогенеза и описывают их дискретные онтогенетические (возрастные) состояния, для каждого из которых устанавливают продолжительность. Также выявляют условия, необходимые особям для нормального прохождения онтогенеза и размножения, выделяют

уровни жизненности, характеризующие вероятность перехода особи в следующее возрастное состояние, и описывают диагностические признаки каждого уровня (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988).

Т.А. Работнов (1950), предложив характеризовать ценопопуляцию растений, (то есть популяцию в рамках одного сообщества) спектром онтогенетических состояний и сформулировав диагностические критерии этих состояний, выделил несколько типов таких спектров и описал их динамическую «расшифровку». Согласно его классификации, инвазионный тип демографического спектра (имеются особи только прегенеративных возрастных состояний и отсутствуют генеративные) означает, что ценопопуляция в сообществе еще только начинает формироваться, регрессивный тип (численно преобладают особи старого генеративного и сенильного возрастных состояний, особи прегенеративных состояний могут отсутствовать) означает, что ценопопуляция может исчезнуть из состава сообщества, и нормальный тип (присутствуют и генеративные, и прегенеративные особи) позволяет предположить, что ценопопуляция в данном сообществе способна самоподдерживаться. В ряде последующих исследований классификация спектров получила количественное выражение в виде различных демографических индексов и была детализирована (Ценопопуляции растений, 1977, 1988). В частности, была описана ситуация, в которой отсутствие в популяции особей с репродуктивными органами или другими морфологическими признаками генеративного состояния объясняется тем, что их полному взрослению препятствует неблагоприятная ценотическая или экотопическая обстановка. При этом прегенеративные особи могут активно размножаться вегетативным способом, и в этом случае ценопопуляцию можно рассматривать как особую разновидность нормальной, несмотря на то что ее демографический (возрастной) спектр визуально похож на инвазионный (Рысин, Рысина, 1966).

Также было обращено внимание на непрерывность оборота поколений как на необходимое условие для самоподдержания ценопопуляции в сообществе и сохранения ее позиций. Для видов, у которых календарная продолжительность каких-либо прегенеративных или генеративных онтогенетических состояний во много раз превышает периодичность появления зачатков новых особей, отсутствие

в популяции особей в этих состояниях при наличии некоторого количества генеративных или вегетативно размножающихся означает, что ценотические условия неблагоприятны для прохождения онтогенеза и что через некоторый промежуток времени (когда исчерпается резерв вегетативных зачатков или генеративные особи утратят способность размножаться) возобновление популяции прекратится и она может полностью исчезнуть из состава сообщества. Демографический спектр подобной ценопопуляции получил название неполночленного (Ценопопуляции ..., 1988); он является индикатором ее вероятных сукцессионных преобразований. Крайний случай неполночленности – присутствие в ценопопуляции особей всего одного или двух онтогенетических состояний – получил название фрагментарного демографического (возрастного) спектра (Восточноевропейские ..., 1994). Этот признак характеризует ценопопуляцию как сильно флюктуирующую, у многолетних видов фрагментарность возрастного спектра свидетельствует о неустойчивости ценопопуляции в сообществе.

Было сформулировано также представление о характерном демографическом спектре ценопопуляций каждого вида. Особенности биологии (периодичность плодоношения, длительность генеративных и прегенеративных состояний, семенная продуктивность, интенсивность вегетативного размножения) разных видов выражаются в своеобразии характеристик даже полночленных спектров, прежде всего – в соотношении плотностей разных возрастных групп особей. Поэтому необходимым этапом изучения демографических процессов является описание для вида (на материале нескольких популяций и в условиях оптимальной для вида экотопической обстановки) типичного количественного соотношения особей разных групп, при котором обеспечивается непрерывность оборота поколений (Ценопопуляции ..., 1988; Восточноевропейские ..., 1994). Так, популяционными исследованиями выявлено, что для древесных видов характерным является левосторонний полночленный демографический спектр: с абсолютным максимумом численности (плотности) на особях прегенеративных онтогенетических состояний и локальным максимумом – на особях средневозрастного генеративного состояния. Первая особенность обусловлена резким увеличением площади поглощения у взрослых особей по сравнению с молодыми, а вторая –

большой продолжительностью средневозрастного генеративного состояния у этих видов (Популяционная ..., 1990; Диагнозы и ключи ..., 1989). Для травянистых видов и кустарников характерными часто являются центрированные полночленные спектры – с единственным абсолютным максимумом на генеративных особях. Возможны и различные вариации характерных спектров в зависимости от конкретной ценотической обстановки (Ценопопуляции ..., 1988; Восточноевропейские ..., 1994).

Методом многолетних наблюдений на постоянных пробных площадях показано, что демографическая структура ценопопуляций развивается во времени закономерно. Происходят флюктуации, или «движения малых волн», – сдвиги максимумов плотности с более ранних возрастных состояний на более поздние по мере развития когорт особей, а также сукцессии, или «движения больших волн», – направленные изменения общего возрастного уровня ценопопуляций, оцениваемого по значениям демографических индексов (Заугольнова, 1976; Жукова, 1980; Динамика ценопопуляций ..., 1985). Таким образом, есть основания интерпретировать ряды из популяционных локусов вида, одновременно описанных на разных участках и имеющих разную демографическую структуру, как стадии одного и того же динамического процесса. В лесоведении интерпретация демографической структуры популяций лесообразователей как показателя динамики сообщества давно применяется как один из основных методов исследования (Александрова, 1964; Дыренков, 1984; Watt, 1947).

Еще одной важной характеристикой популяций растений является минимальная площадь территории, необходимой для сосуществования всех особей, обеспечивающих устойчивый оборот поколений. Такая совокупность получила название элементарной демографической единицы (ЭДЕ) (Популяционная ..., 1990). Для видов деревьев площадь ЭДЕ составляет не менее 1-2 га, для кустарников – несколько десятых гектара, для травянистых видов часто достаточно 1 м^2 и даже менее (Смирнова, 1998). ЭДЕ может занимать целостную территорию или совокупность разобщенных участков. В последнем случае минимальная площадь ЭДЕ представляет собой сумму площадей участков, занятых различными группами особей (локусами популяции). Возможность подразделения популяции на

более или менее разобщенные части создает иерархическую пространственную организацию популяций растений. Основной уровень, с которым имеют дело исследователи-геоботаники, – это уровень ценопопуляции. Однако нередко задачи исследования заставляют рассматривать также популяционные системы более низкого уровня (локус особей в рамках биогеоценотической парцеллы) и более высокого (локальную популяцию, или совокупность ценопопуляций в комплексной растительности) (Восточноевропейские ..., 1994).

Свойства вида, определяющие демографическую структуру его ценопопуляций, являются частью его типа поведения (фитоценотипа) или экологической стратегии (Раменский, 1935; Grime, 1979). В настоящее время наиболее популярна классификация экологических стратегий по Дж. Граймy, включающая 3 основных типа – конкурентный, толерантный (стресс-толерантный) и рудеральный. Характер стратегии вида обычно невозможно классифицировать однозначно: каждый вид обладает свойствами различных стратегий и его конкретное поведение в сообществе является результатом их количественного соотношения (Grime, 1979; Смирнова, Чистякова, 1980). В связи с этим классификация Граймa нередко подвергается модификациям – дополняется различными промежуточными типами (Смирнова, 1987; Популяционная ..., 1990).

Детальное сопоставление видов по экологическим стратегиям уместно в рамках отдельно взятых синузий сообщества (древесной, кустарниковой, напочвенной травяно-кустарничковой, напочвенной мохово-лишайниковой, эпифитной). Это объясняется тем, что синузия включает виды, наиболее сопоставимые по таким признакам как размеры организма и продолжительность онтогенеза, отражающим продуктивность вида и активность его воздействия на окружающую среду. Например, выше были охарактеризованы различия видов древесной и травяной синузий по демографическим характеристикам ценопопуляций, важным для поддержания устойчивого оборота поколений. Кроме того, один и тот же промежуток времени у ценонопуляций, относящихся к разным синузиям, может включать различные динамические события: у древесных видов – переход особей из одного возрастного состояния в другое, у травянистых – полное или почти полное прохождение большой популяционной волны. Динамика лесных сооб-

ществ в наибольшей степени определяется популяционной динамикой видов деревьев-лесообразователей: например, процесс прохождения малой волны в популяции лесообразователя, возникшей на месте уничтоженного лесного сообщества, обычно сопровождается заметными изменениями видового состава напочвенного покрова и поэтому рассматривается как вторичная сукцессия (Восточноевропейские ..., 1994).

1.6.2. Популяционные подходы в исследованиях динамики пойменных растительных сообществ. Исследования пойменных лесов уже достаточно давно проводились с применением методов, сходных с современными популяционными, поскольку в них всегда в той или иной степени уделялось внимание процессам возобновления древесных видов. Уже в одной из наиболее ранних отечественных работ, посвященной тополевым и ветловым лесам в пойме Нижней Волги (Шингарева-Попова, 1935) были описаны учеты древесных и кустарниковых ив и тополя черного на новообразованных участках пойменной суши и дана динамическая интерпретация наблюдаемым различиям возрастного сотава и плотности особей этих видов на разных участках. Плотность проростков этих пионерных видов на прирусловых отмелях достигает нескольких сотен тысяч в пересчете на гектар, плотность 2-4-летних особей ниже в десятки раз, так как все формирующиеся популяции самоизреживаются из-за высокой конкуренции за свет. Тополь черный и ива белая при этом не всегда успешно конкурируют с кустарниковыми ивами и их плотность может понизиться больше, но за счет более длительного периода роста в онтогенезе их выжившие особи в конце концов обгоняют кустарниковые ивы по высоте, а за счет большей общей продолжительности жизни они переживают тот момент, когда заросли кустарниковых ив распадаются от старости. Таким образом происходят первые этапы формирования лесных пойменных сообществ (Шингарева-Попова, 1935; Бокк, 1968).

Важным фактором, определяющим дальнейший ход сукцессии, является невозможность приживания подроста ветлы и осокоря под пологом материнских растений. По этой причине при отсутствии рубок пионерные древесные виды уступают господствующее положение в сообществе другим видам, достаточно

устойчивым к затоплению в этих долгопоемных местообитаниях. Этими видами в обследованном Н.С. Шингаревой-Поповой (1935) регионе являются дуб черешчатый и вяз гладкий.

Приуроченность к прирусловым отмелям кустарниковых ивняков с участием деревьев ивы белой, ивы ломкой или тополя черного отметили и многие другие исследователи (Шенников, 1914; Игошина, 1927; Самбук, 1930; Фурсаев, Хвалина, 1946; Марков, Фирсова, 1955; Матвеева, 1963; Бокк, 1968; Шилов, 1971). Имеются данные о наличии в этих сообществах подроста и других древесных видов и кустарников: вяза гладкого – в пойме Хопра (Матвеева, 1963), розы коричной – в поймах средней Волги, нижней Камы и рек Башкирии (Марков, Фирсова, 1955; Попова, 1973), сосны обыкновенной, березы бородавчатой, смородины черной, смородины пушистой, дюшекии кустарниковой, жимолости голубой, рябины сибирской – в поймах Печоры и Вычегды (Самбук, 1930; Моисеев, Рубцов, 1980), березы бородавчатой, сосны обыкновенной – в пойме Оби (Бокк, 1968).

Также проводились исследования с целью выяснить продолжительность жизни кустарниковых ив: она была оценена в 40-50 лет (Рубцов, Салмина, 1982). Вызывает сожаление, что М.В. Рубцов и Н.Ю. Салмина не описали подробно свою методику определения возраста кустов, поскольку хорошо известно, что для кустарников точное определение абсолютного возраста – достаточно проблематичная задача (Серебряков, 1962). Кроме того, эти исследователи собирали материал в пойме Вычегды, то есть в достаточно высоких широтах, тогда как в условиях более теплого климата и более длинного вегетационного периода могут обнаружиться особи, живущие и дольше. Поэтому окончательно выясненным этот вопрос считать рано, но приведенные выше цифры можно использовать в прогнозах динамики пойменной растительности для ориентировки.

Детальное исследование видового состава и топографической приуроченности сообществ пионерных видов дало возможность ряду исследователей описать не один сукцессионный ряд сообществ, а отдельные ряды на положительных и на отрицательных формах мезорельефа (Липатова, 1980), что согласуется и с методическими рекомендациями В.Д. Александровой (1964). Так,

было отмечено, что в прирусловых межгривных понижениях поселяются ивы трехтычинковая и корзиночная, тогда как ива русская и ива остролистная поселяются преимущественно на повышенных частях отмелей (молодых пойменных гривах) (Шенников, 1914; Самбук, 1930; Марков, Фирсова, 1955; Бокк, 1968; Моисеев, Рубцов, 1980). Перечисленные выше данные о наборе древесных и кустарниковых видов, которые поселяются в ивняках и могут формировать сообщества после отмирания ив, относятся к молодым гривам. В наиболее обводненных прирусловых понижениях и ложбинах другие кустарники (не ивы) и подрост древесных видов практически отсутствуют, а в относительно дренированных отмечаются отдельные особи ольхи черной и ивы пепельной (Фурсаев, Хвалина, 1946; Марков, Фирсова, 1955).

Данные перечисленных исследователей позволяют также прогнозировать дальнейший ход сукцесии в сообществах после распада зарослей пионерных кустарниковых ив. Например, на среднем Дону и в поймах притоков Волги описаны переходные варианты между ветловыми и осокоревыми лесными сообществами на гривах прирусловой поймы, с примесью вяза в древостое и с подростом вяза, и сообществами на более удаленных от русла гривах с чисто вязовым древостоем (Марков, Фирсова, 1955; Арсенов, Свиридова, 1968). В поймах северных рек описано формирование на прирусловых гривах древостоев из сосны, березы пушистой или осины, но без подроста этих видов (Моисеев, Рубцов, 1980; Рыжова, 1981). Также на удаленных от русла гривах описаны дубово-вязово-липовые леса с примесью в древостое единичных деревьев осокоря и ветлы, которые были гораздо старше особей всех остальных, численно преобладающих видов (Марков, Фирсова, 1955; Миркин и др., 1970; Попова, 1973). Как уже обсуждалось (раздел 1.4), наличие особей тополя черного позволяет, по мнению Б.М. Миркина с соавторами (1970), определять не только динамические стадии, предшествующие формированию широколиственного леса, но и общую продолжительность сукцесии (по абсолютному возрасту этих особей).

Интересно отметить, что некоторые авторы, пользуясь данными о подросте, приходили к выводу о невозможности прямого преобразования прирусловых лесных сообществ в центральнопойменные, как это можно было бы предполагать,

исходя из их топографического расположения. Так, А.А.Матвеева (1963) указывала, что в пойме Хопра в ветляниках (лесах из ивы белой) никакого подроста не наблюдается по причине интенсивного выпаса, вследствие чего после старения и распада древостоя они трансформируются в луга центральной поймы, а уже в луговые сообщества внедряется подрост вяза гладкого, с которого начинается формирование лесов. Сходные наблюдения сделаны Э. Н. Бокком (1968) в пойме Оби.

В лесах центральной (или старой) поймы были описаны различия в видовом составе подроста на среднепоемных и краткопоемных высотных уровнях: подрост липы сердцелистной, клена остролистного, ели европейской и пихты сибирской обычно приурочен к более высоким участкам, подрост вязов гладкого и полевого, ольхи черной и осины обыкновенной – к склонам или достаточно хорошо дренированным пониженям, а подрост дуба – к местообитаниям с различной продолжительностью затопления (Денисов, 1954; Марков, Фирсова, 1955; Юркевич, 1960; Сидорович, 1960; Евстигнеев и др., 1993). Для объяснения причин этих различий исследователи анализировали экологические свойства древесных видов, влияющие на возможность их приживания, в первую очередь – устойчивость к затоплению и отношение к свету, а также влияние на этот процесс хозяйственной деятельности.

Некоторые исследователи пойменных лесов уже достаточно давно подошли к обсуждению вопроса о непрерывности оборота поколений как показателе тенденций дальнейшей динамики лесных сообществ. Так, А.К. Денисов (1948; 1954), описывая в полесьях Среднего Поволжья пойменные дубравы с обильным подростом дуба, высказал мнение, что периодически (хотя и достаточно редко) ценотическая обстановка благоприятствует развитию этого подроста во взрослые растения – это случается в период развала древостоя, состоящего из материнских особей; в результате формируется дубовый древостой следующего поколения. (Характерно, что А.К.Денисов, вопреки сложившейся у геоботаников традиции, не строил динамический ряд сообществ от пойменных дубрав к соснякам, широко распространным в этом регионе на террасах, поскольку видовой состав подроста древесных видов в пойменных лесах не давал для этого никаких оснований.)

Описанные А.К. Денисовым старовозрастные пойменные дубравы изучались и позже (Евстигнеев и др., 1993). В результате этих исследований представления о механизме, обеспечивающем непрерывный оборот поколений дуба были дополнены: успешное приживание светолюбивого дубового подроста возможно в среднепоемных сообществах, куда не внедряются теневыносливые, но плохо переносящие затопление древесные виды – липа, клен остролистный, ель и пихта. Эти виды способны обогнать дуб в росте и подавить формирование дубового древостоя, что и наблюдается в краткопоемных условиях.

Для отечественных исследований пойменных лесов более характерны методы разовых наблюдений и описание механизмов популяционной динамики древесных видов исключительно на основании анализа возрастной структуры популяций. В ряде зарубежных работ, особенно ранних, используется тот же прием (Buell, Wistendahl, 1955; Hosner, Minckler, 1963; Johnson et al., 1976; Duncan, 1993). Однако в течение последних 20 лет появляются исследования, в которых применены прямые наблюдения за диссеминацией и приживанием подроста древесных видов в пойменных лесах в течение нескольких лет (например, Walker et al., 1986; Streng et al., 1989; Jones et al., 1994). Большой интерес представляют, например, результаты L.R. Walker с соавторами, которые показали, что последовательность внедрения древесных видов в прирусловые местообитания и их исчезновения из состава сообществ закономерно связана не только с устойчивостью особей к затоплению, но также с интенсивностью семенного дождя на разном расстоянии от материнского древостоя и с избирательным выеданием древесных видов млекопитающими-фитофагами (Lepus americanus).

Исследования динамики травянистых видов в поймах были в отечественной науке многочисленны. Во многих работах количественными показателями динамичности травяной синузии служили изменения проективного покрытия и биомассы видов или их встречаемости в сообществе в разные годы наблюдений (Шенников, 1941; Куркин, 1976; Осипов, 1987; Титов, Печенюк, 1990). Также немалое число исследований динамики травянистых растений в поймах было выполнено с позиций популяционной биологии (Работнов, 1984; Ермакова, Жукова, 1985; Ермакова, Сугоркина, 1985; Жукова, 1967, 1995 и др.). Перечис-

ленными работами охарактеризованы флюктуационные и сукцессионные процессы в луговых сообществах пойм и их связь с гидрологическими и метеорологическими явлениями, режимом хозяйственного использования или зоогенными нарушениями растительности. Связь динамики травяного покрова с геоморфологическими процессами в поймах была описана уже давно (Шенников, 1914; Самбук, 1930), но на популяционном уровне до сих пор не рассматривалась. В пойменных лесных сообществах ценопопуляции травянистых видов вообще изучались отечественными исследователями очень мало (Давидюк, 1987; Мозговая, Кулагина, 1988). В зарубежной литературе последнего времени появились работы о влиянии паводков на популяционную жизнь наземных и водных травянистых растений (Carter, Grace, 1990; Sman et al., 1993; Cellot et al., 1998) и о прямых наблюдениях динамики популяций водных травянистых видов в старичных озерах (Barrat-Segretain, Amoros, 1996). Но в целом популяционный аспект динамики травяного покрова в пойменных местообитаниях все еще изучен недостаточно.

Обзор накопившихся к настоящему времени данных о пойменных лесах показывает, что они являются важным компонентом биологического разнообразия на Русской равнине и существенно повышают его во многих регионах. Более подробное изучение механизмов их сукцессионной динамики, особенно в мало освоенных поймах, позволит выработать биологически обоснованную стратегию сохранения этого разнообразия. При этих исследованиях целесообразно уделять больше внимания механизмам переселения популяций растений на новый субстрат и механизмам их самоподдержания при режиме затоплений постоянной интенсивности в течение жизни ряда поколений, а также различным нарушениям (геоморфологическим, антропогенным, зоогенным), которые создают в растительном покрове мозаичность и дополнительную динамику. Исследований пойменных лесов Русской равнины в этих аспектах до сих пор было очень мало; особенно это касается бореальных, по В.В. Липатовой (1980), пойм. Традиционные модели сукцессий пойменной растительности, описывающие изменения сообществ по мере уменьшения поемности суши, приобретают в настоящее время большее значение для прогнозов возможных последствий

хозяйственной деятельности. Однако существующие варианты этих моделей, предложенные большинством исследователей на основе анализа экологических рядов, необходимо уточнять с учетом реальных биологических возможностей для миграции и самоподдержания видов.

Глава 2. Общая характеристика поймы р. Неруссы и особенности структуры ее ландшафта.

2.1. Географическое положение.

Нерусса – равнинная река 3 порядка в бассейне Черного моря, левый приток р. Десны. Географические координаты ее истока – 52°36'с.ш. и 35°14'в.д., а устья – 52°34'с.ш. и 33°45'в.д. Исток Неруссы находится на западных отрогах Среднерусской возвышенности (Орловская обл. РФ), устье – на Придеснинской аллювиально-флювиогляциальной равнине, в верхнем течении Десны (Брянская обл. РФ) (Воробьев, 1974). Н.С. Миллер (1971б) относит всю левобережную часть долины Десны, к которой относится и долина Неруссы, к лесостепной зоне. Однако Б.В. Гроздов (1951) и Г.Т. Воробьев (1974) включают долину Неруссы в лесную зону. Протяженность Неруссы – 161 км, площадь бассейна – 5630 км² (Обозов, Горохова, 1979). Таким образом, по классификации рек В.М. Родевича (Реки и озера ..., 1971) Неруссу можно считать малой рекой, а по классификации ГОСТа «Гидрология суши» (1988) – средней рекой. Со средними реками ее сближают размеры и геоморфологическое строение поймы, с малыми – характер гидрологического режима (см. ниже). В среднем течении в нее впадают притоки Сож (Сожа, Усожа) и Сев.

2.2 Климат.

Юго-восточная часть Брянской области, где находится пойма р. Неруссы, характеризуется умеренно-континентальным климатом с теплым летом и умеренно-холодной зимой. Среднегодовая температура – +5,4°С, средняя температура самого холодного месяца (января) – от -7,2 до -9,0°С, средняя температура самого теплого месяца (июля) – от +18,0 до +19,0°С. Абсолютный минимум температур – -40°С, абсолютный максимум – +37°С. Вегетационный период начинается примерно 14 апреля, а заканчивается – примерно 17 октября; его продолжительность – 180-190 дней. Годовая сумма осадков – 500-600 мм, из них около 430 мм выпадает во время вегетационного периода. Сумма температур выше +10°С составляет за год 2300-2400°С; период активной вегетации продолжается 140-150 дней (с начала мая до последней декады сентября).

Заморозки весной прекращаются в первую декаду мая, а начинаются осенью в конце сентября – начале октября (Агроклиматический справочник..., 1960).

2.3 Гидрологический режим.

Среднегодовой расход воды в Неруссе – 24,0 м³/с, расход во время паводка – 2130 м³/с (Обозов, Горохова, 1979). Скорость течения в межень составляет 20-30 см/с. Распределение стока в течение года подчиняется тем же закономерностям, что и у других рек бассейна верхнего Днепра: примерно 60% приходится на весну, 10% – на лето, 20% – на осень и 10% – на зиму (Усов, Хитрово, 1925; Салазанов, 1964; Львович, 1971). По данным наблюдений водомерного поста в с. Радогощ (среднее течение) за 1950-80 гг., многолетний диапазон колебаний уровня воды в летне-осенний период составляет 253 см. Максимальный уровень весеннего паводка устанавливается в период с 24 марта по 10 апреля и держится 1-3 дня, многолетний диапазон его вариаций составляет 266 см (Многолетние данные ..., 1988). По данным наблюдений за ходом уровней воды в русле Неруссы на организованном в заповеднике «Брянский лес» водомерном посту Старое Ямное (нижнее течение), максимальный уровень весеннего паводка в 1990-1999 гг. устанавливался даже несколько раньше: с 8 марта по 10 апреля (Летопись природы ..., 1990-1999). Это свидетельствует о том, что: 1) весенний паводок обычно проходит до начала активной вегетации древесной растительности (хотя травянистые растения, особенно эфемероиды, уже начинают вегетировать в период половодья); 2) в летне-осенний период регулярно возникают дождевые паводки различной интенсивности; 3) гидрологический режим Неруссы сильно зависит от местных погодных условий, что свойственно малым рекам. На основе анализа 10-летних наблюдений за ходом уровня воды в русле на посту Старое Ямное в пойме Неруссы выделены следующие градации поемности по высотным отметкам (относительно условного нуля водомерного поста):

- более 400 см – незаливаемые,
- 266-400 см – краткопоемные,
- 216-265 см – среднепоемные,
- 166-215 см – долгопоемные,

менее 165 см – особо долгоноемные.

2.4. Геологическое строение поймы.

Придеснинская аллювиально-флювиогляциальная равнина, по которой протекает Нерусса, представляет собой более или менее плоскую поверхность с абсолютными высотами 140-180 м. В современном виде эта равнина сформировалась как результат заполнения Деснинского неотектонического прогиба Русской платформы желтыми кварцевыми флювиогляциальными песками с примесью валунов и гальки, нанесенными талыми водами четвертичных оледенений. Саму территорию равнины четвертичные оледенения не захватывали (Воробьев, 1974). Кристаллическое основание равнины перекрыто чехлом осадочных отложений: пермских (мергели, известняки, доломиты, морские пески и глины мощностью более 30 м), меловых (морские кварцево-глауконитовые пески мощностью 10-12 м, известняки мощностью 6-8 м) и четвертичных (флювиогляциальные и аллювиальные пески и супеси мощностью 8-12 м, лессовидные суглинки и глины мощностью до 20 м). Русло Неруссы врезано в меловые отложения (известняки), которые слагают цоколь 2-й и более высоких террас ее долины. Всего в долине Неруссы выделяют террас: в верхнем и среднем течении – 3, а вблизи от устья – 4, поскольку там она становится уже частью долины Десны. Пойма и 1-я аккумулятивная терраса целиком сложены аллювиальными и флювиогляциальными отложениями, на более высоких террасах эти отложения залегают на известняковом цоколе, на 3-й и 4-й террасах поверх флювиогляциальных и аллювиальных песков и супесей залегают лессовые отложения днепровского оледенения, не затронутые последним оледенением (Глазов, 1970; Миллер, 1971а).

2.5. Геоморфологическое строение и почвенный покров поймы.

Общая ширина дна долины Неруссы составляет в районе исследования 5-7 км. Абсолютные высотные отметки дна долины – от 135 до 140 м, падение русла Неруссы в среднем и нижнем течении составляет от 0.2 до 0.3 м на 1 км. Русло очень извилистое: коэффициент его извилистости (Кокорева, 1976) составляет от

1.4 до 1.8. Его излучины обычно имеют стрелу прогиба длиной 100-300 м и шаг 50-150 м. Ширина русла – 20-25 м. На всем протяжении среднего и нижнего течения хотя бы один его берег (а местами и оба) облесен, вследствие чего большинство его излучин имеют врезанный характер: даже у выпуклых берегов откосы крутые, высотные отметки берегов составляют не менее 1,5-2 м относительно меженного уровня воды, пологие намываемые участки берега располагаются только в вершинах меандров. По классификации Б.М. Миркина (1974) пойма Неруссы может быть названа затухающей сегментно-гривистой, т.к. молодые участки занимают в ней менее ¼ территории. В соответствии с геоморфологическими представлениями, изложенными в разделе 1.4, пойму Неруссы можно подразделить на переработанную и унаследованную части (рис. 2.1, 2.2). Обе части поймы характеризуются пойменной многорукавностью (Попов, 1968): в период паводка старичные понижения и крупные межгривные ложбины работают как протоки.

Переработанная пойма имеет ширину от 300 до 600 м (в общей сложности по обоим берегам). Она включает изолированные друг от друга пойменными протоками, сегментовидные или имеющие в плане более сложную форму участки площадью от 0.1-0.5 до 1-1.5 га с гривистым мезо- или микрорельефом. Эти участки мы считаем пойменными массивами, согласно определению И.В. Попова (1968). Среди них можно выделить более молодые и более старые. Молодые массивы примыкают к руслу на выпуклых берегах, где в период паводка происходит аккумуляция песчаного и илистого аллювия (рис. 2.3). Гривы в молодых массивах имеют относительные высотные отметки от 100 до 260 см, то есть их поемность, согласно принятым нами градациям (см. раздел 2.3), может быть охарактеризована как средняя, долгая или особо долгая. Межгривные понижения в молодых массивах характеризуются особо длительной поемностью. На ближайших к руслу долгопоемных гривах развиты аллювиальные дерновые кислые слоистые маломощные почвы на песках под ивняками (Приложение 1, разрез 1). На более удаленных от русла среднепоемных гривах развиты аллювиальные дерновые кислые маломощные почвы на супесях и песках под молодыми и средневозрастными ясеневыми лесами (Приложение 1, разрез 2). Гривы и

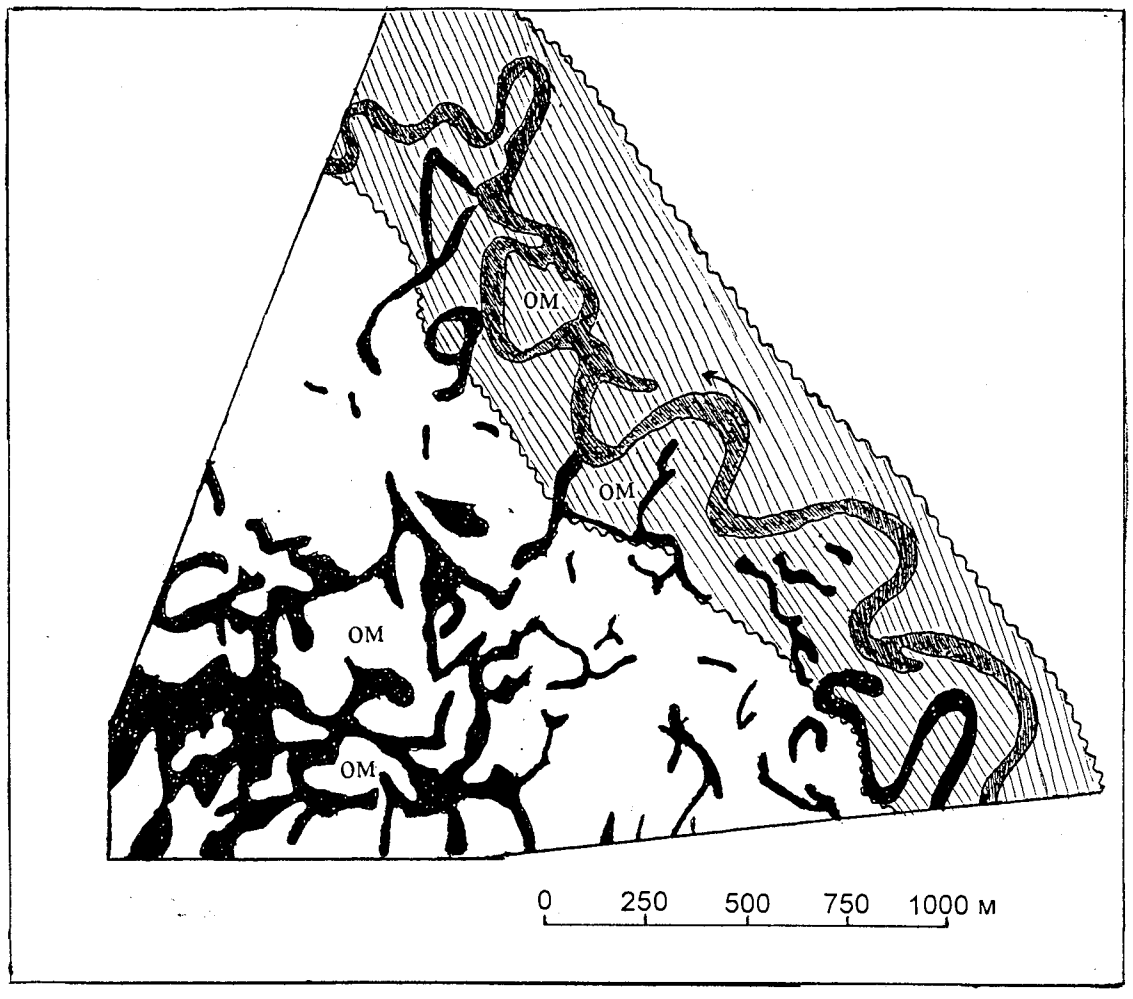


Рис. 2.1. Островные массивы в унаследованной и переработанной пойме.

– русло реки; ⟵ – направление течения; – старичные ложбины; ∿∿∿ – граница переработанной и унаследованной поймы; – участки суши в переработанной пойме; – участки суши в унаследованной пойме; ом – островные массивы.

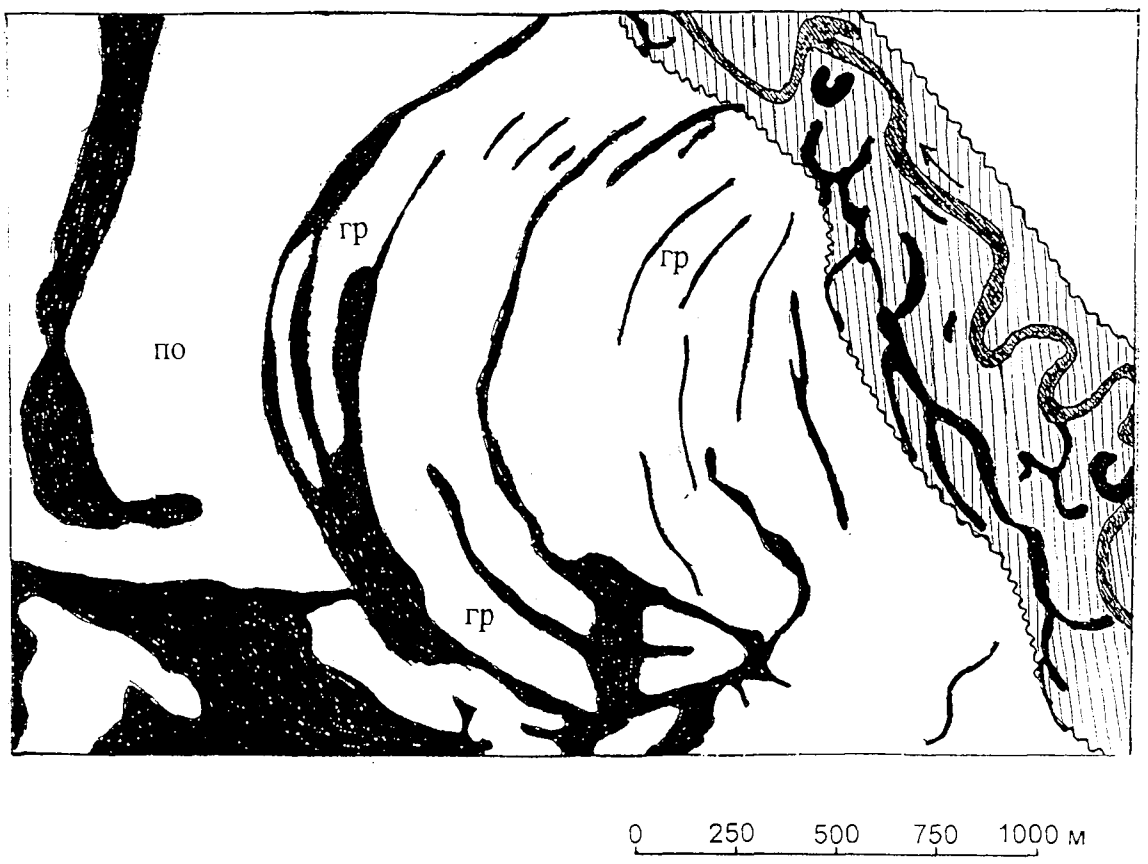


Рис. 2.2. Крупные гривы и псевдоостанцы в унаследованной пойме.

– русло реки; ⟵ – направление течения; – старичные ложбины; – граница переработанной и унаследованной поймы; – участки суши в переработанной пойме; – участки суши в унаследованной пойме; гр – крупные краткопоемные гривы; по – платообразные и гривистые псевдоостанцы.

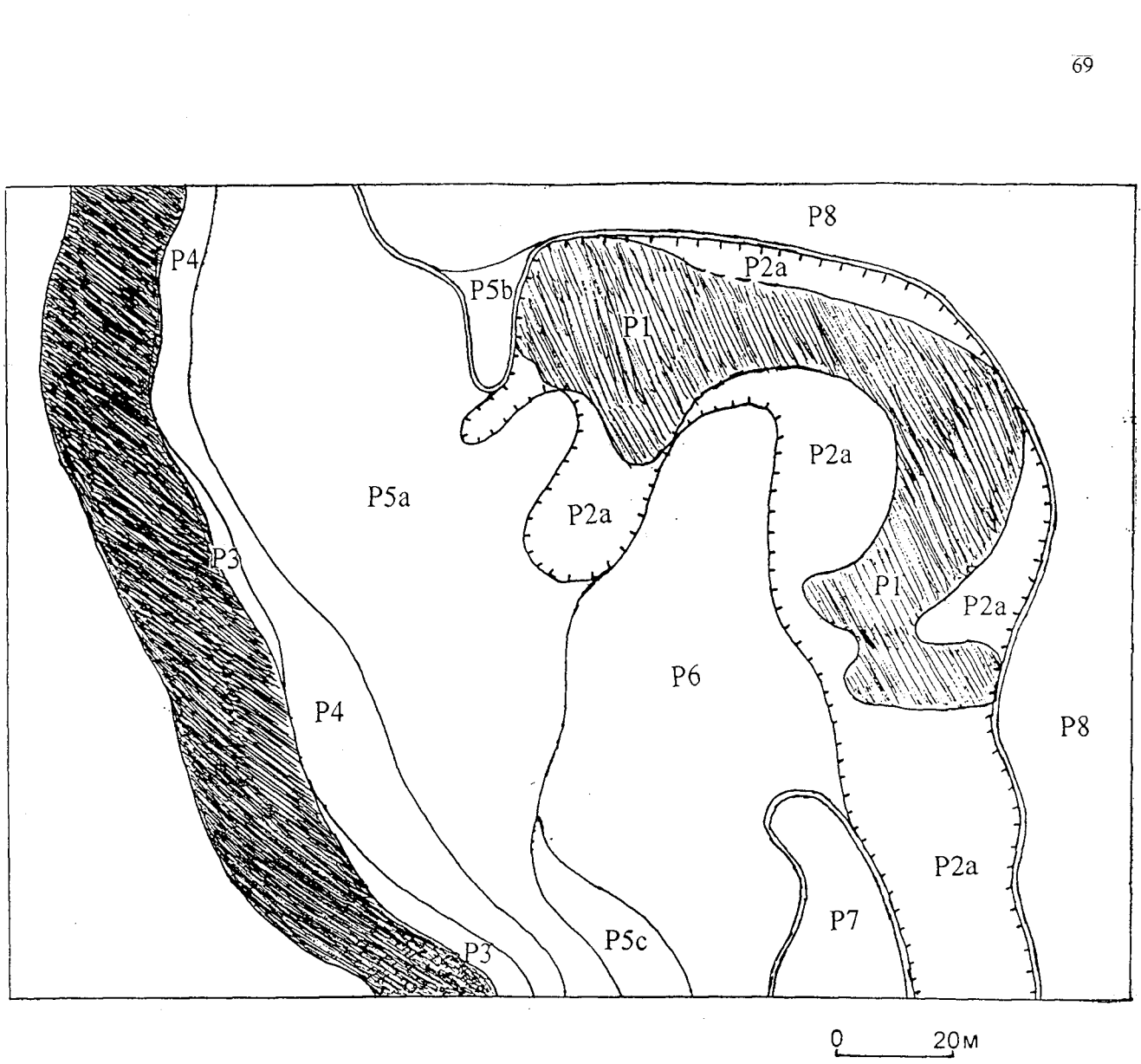


Рис. 2.3 Мозаичность малонарушенной растительности в переработанной пойме.

– русло реки; – старичное озеро; – граница старичной ложбины; – граница краткопоемного старого массива; ——— – граница между растительными фитохорами в молодом массиве; P1, P2a, P3, P4, P5a, P5b, P5c, P6, P7, P8 – типы фитохор (см. главу 4).

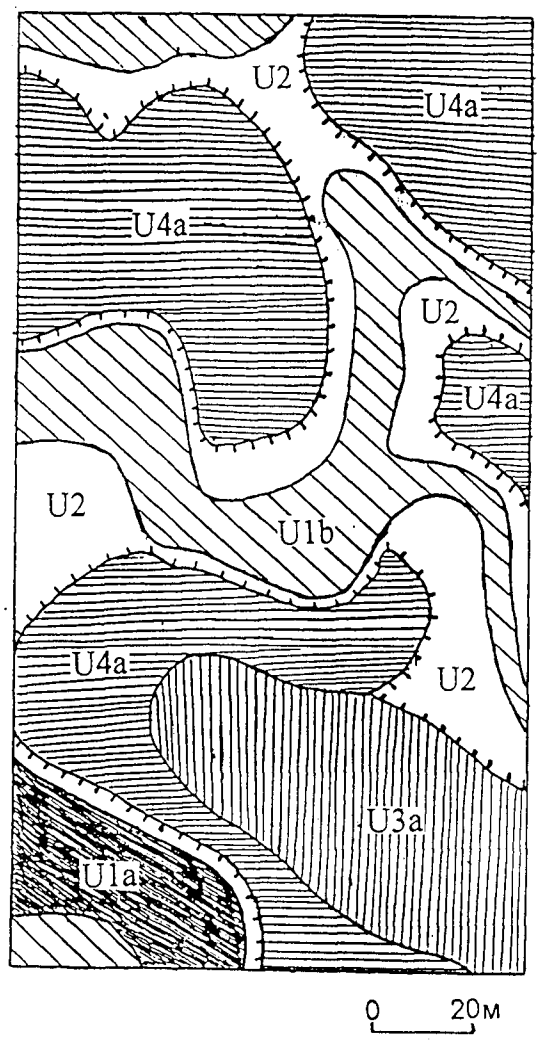


Рис. 2.4 Мозаичность малонарушенной растительности в унаследованной пойме.

– старичное озеро; – граница ложбины, разделяющей островные массивы; ——— – граница между фитохорами;

U1a, U1b, U2, U3a, U4a – типы фитохор (см. главу 4).

межгривные ложбины в составе молодых массивов имеют в плане небольшие размеры: ширина не более 5-7 м, площадь не более 0.1 га. Мелкоконтурные межгривные понижения и низкие гривы таких массивов часто можно классифицировать как формы не мезо-, а микрорельефа. Общая площадь молодого массива обычно не превышает 1 га, часто бывает не более 0.3-0.5 га.

Старые массивы переработанной поймы характеризуются наличием краткопоемных или даже незаливаемых грив с относительными высотными отметками от 300 до 440 см. Наиболее высокие участки этих грив имеют, как и в молодых массивах, площади по 0.05-0.1 га, но к ним примыкают еще среднепоемные склоны сходной или несколько большей площади. На этих высоких гривах и на их склонах развиты аллювиальные дерновые лесные почвы на супесях и песках (Приложение 1, разрез 3). Также в состав старых массивов, если они располагаются на выпуклом берегу и граничат с руслом, могут входить молодые долгопоемные гривы, аналогичные гривам молодых массивов по размерам, высотным отметкам и по характеру почвенного покрова. Геоморфологическая неоднородность старых массивов – это результат горизонтальных смещений русла и его повторных возвращений к более старым участкам пойменной суши, от которых оно уже отодвигалось ранее. Контуры межгривных понижений и в старой, и в молодой частях массива очень малы по площади и часто не превышают 0.02-0.03 га, перепады высот между гривами и понижениями часто составляют не более 50 см (диапазон, характерный для форм микрорельефа). Общая площадь старых массивов может в переработанной пойме достигать 1.5-2 га.

Массивы переработанной поймы обычно разделены особо долгопоемными, старичными по происхождению ложбинами шириной от 7 до 25 м (рис.2.3). Эти ложбины глубже и шире, чем межгривные понижения в составе массивов; также больше и их длина. Многие из них постоянно заполнены водой, но некоторые в межень могут пересыхать.

Унаследованная пойма имеет на каждом берегу ширину 1-2 км (в отдельных расширениях долины – до 3-4 км; в отдельных сужениях, к которым обычно приурочены расположенные на краю 1-й террасы деревни, – не более 500 м). Она включает массивы «островного» облика (рис. 2.1) с незаливаемыми, краткопоемны-

ми или среднепоемными гривами, на которых под широколиственными лесами развиты аллювиальные дерновые лесные кислые среднемощные почвы на супесях и песках (Приложение 1, почвенный разрез 4). На незаливаемых и краткопоемных участках глубина залегания грунтовых вод составляет в межень более 1,5 м. На склонах грив и в западинах развиты аллювиальные луговые лесные кислые маломощные почвы на суглинках и песках (Приложение 1, почвенный разрез 5) под широколиственными лесами или травяными сообществами. Массивы унаследованной поймы, в отличие от старых массивов переработанной, могут иметь общую площадь в несколько гектар. Гривы в них имеют ширину 25-50 м. Верхушки этих грив занимают по несколько десятых гектара, и по столько же – их склоны (рис. 2.4). Долгопоемные межгривные понижения в подобных массивах характеризуются примерно такими же площадями и размерами, как в старых массивах переработанной поймы. В них развиты аллювиальные дерново-луговые или дерново-луговые лесные кислые маломощные почвы на тяжелых суглинках под травяными сообществами или ольхово-широколиственными лесами (Приложение 1, почвенная прикопка 6).

Также в унаследованной пойме, в отличие от переработанной, в удаленных от русла участках нередко располагаются серии крупных параллельных дуговидных грив и межгривных понижений (рис. 2.2). Гривы в таких сериях могут иметь ширину более 100 м и длину до 1-1.5 км, их верхушки могут быть краткопоемными или незаливаемыми (высотные отметки от 290 до 360-430 см), а склоны характеризуются средней поемностью. Межгривные понижения в этих сериях обычно имеют ширину 20-50 м, высотные отметки дна у них могут составлять 200-250 см. Они характеризуются длительной или особо длительной поемностью: это проявление остаточной поемности (Раменский, 1938) вследствие плохого дренажа. В период паводка все такие понижения становятся протоками. В них развиты аллювиальные болотные иловато-торфянисто-глеевые почвы под черноольховыми лесами или травяными заболоченными сообществами (Приложение 1, почвенная прикопка 7). Такие серии крупных грив и понижений мы тоже рассматриваем как массивы, хотя определение точных территориальных границ между этими сериями и описанными

выше массивами «островного» облика часто представляет собой трудную задачу, требующую более подробных ландшафтных исследований.

Также в унаследованной пойме присутствуют псевдоостанцы. Они могут представлять собой обширные платообразные участки с незаливаемой верхушкой, имеющей площадь в несколько гектар, и со склонами сопоставимой площади. Также встречаются серии незаливаемых крупных грив (их размеры в плане такие же, как описано чуть выше), чередующихся с долгопоемными (или даже среднепоемными) крупными межгривными понижениями. Относительные высотные отметки незаливаемых участков могут доходить до 500-600 см. Платообразные незаливаемые псевдоостанцы отграничены от остальных массивов поймы долгопоемными ложбинами, но это разграничение часто не резко выражено в ландшафте из за небольшой ширины ложбин – не более 10 м. Серии высоких грив и долгопоемных понижений обычно тоже не отграничены от окружающей территории резко, хотя их целостность довольно хорошо выявляется на аэрофотоснимках и крупномасштабных картах (рис. 2.2). Псевдоостанцовые образования обеих этих разновидностей рассматриваются нами как пойменные массивы.

Большое разнообразие пойменных массивов и отдельных форм рельефа по размерам можно объяснить разной давностью их возникновения и различиями в характере сформировавших их русловых процессов. Массивы «островного» облика, наблюдаемые в переработанной и унаследованной пойме, изначально были пойменными сегментами и оказались «отрезанными» от остальной суши при спрямлении излучин русла. Сложная форма этих массивов и запутанная картина расположения на них грив и ложбин (рис. 2.1, 2.4) – результат того, что русловые протоки продолжали взаимодействовать с поверхностью и берегами этих массивов и создавали участки намыва и размыва уже после того, как была сформирована основная часть сегмента. Видимо, эти массивы, имеющие размеры, сопоставимые с размерами современных речных меандров, сформированы руслом, водность которого близка к современной. Относительно серий крупных грив и очень крупных массивов островного облика в унаследованной пойме (рис. 2.2) можно предполагать (см. раздел 1.4), что они формировались в более ранний геологический отрезок времени и что русло, создававшее их, имело более высокую водность, чем совре-

менное. Видимо, современная река, перемещающая аллювий очень малыми порциями, продолжает использовать сеть проток, выработанных предшествующим руслом более высокой водности, и может только переходить из одной протоки в другую, осложняя конфигурацию их берегов мелкими излучинами.

2.6. Система территориальных единиц в ландшафте поймы р. Нерусса.

Высокая мозаичность рельефа, описанная в разделе 2.5, и небольшие размеры многих экотопически однородных (по условиям поемности и почвенного покрова) участков осложняют задачу описания растительности в исследуемой пойме, особенно в ее переработанной части. Сложности заключаются в следующем. Во-первых, в составе одного пойменного массива (включающего различные элементы мезорельефа – верхушки грив, днища понижений, склоновые участки) можно выделить несколько фитохор (контуров растительности, Восточноевропейские …, 1994), различающихся не только по экотопическим условиям, но часто также и по синтаксономической принадлежности – на уровне ассоциаций или даже синтаксонов более высокого ранга. Во-вторых, бывают ситуации, когда в пределах одного достаточно крупного по размеру элемента мезорельефа – особенно в унаследованной пойме – располагается несколько различных небольших фитохор, которые сходны по экотопическим условиям, но различаются по ярусной структуре и видовому составу растительности, т.е. по условиям биотопа в понимании В.С. Ипатова и Л.А. Кириковой (1999). Обычно сочетание различных фитохор на одном элементе мезорельефа бывает связано с имевшими место в прошлом антропогенными нарушениями растительности и с ее последующим восстановлением. Растительность в таких фитохорах может различаться также и по синтаксономической принадлежности. В-третьих, площадь отдельно взятой экотопически и биотопически однородной фитохоры часто (особенно в переработанной пойме) оказывается меньше площади ЭДЕ различных древесных видов (см. раздел 1.6). Поэтому с точки зрения популяционного подхода к описанию лесной растительности в такой фитохоре находятся не ценопопуляции деревьев, а небольшие локусы, при анализе состава которых невозможно применять положение о непрерывности оборота поколений в качестве критерия устойчивости. То есть лесную фитохору такого размера следует рассматривать не как сообщество, а как

внутриценотическую территориальную единицу, у которой, однако, положение границ может быть зафиксировано на достаточно длительное время экотопическими условиями (режимом поемности), а флористический состав в связи с той же причиной может резко отличаться от окружающих фитохор. В то же время травяная фитохора подобного размера полностью вмещает ЭДЕ травянистых видов, поэтому есть основания рассматривать ее в ранге отдельного сообщества. Если она при этом отличается от окружающих фитохор по режиму поемности, условиям приживания древесных видов и флористическому составу, то это служит дополнительным аргументом в пользу такой точки зрения.

Результатом попыток учесть перечисленные сложности при описании растительного покрова поймы стал следующий подход: обособленная фитохора площадью не менее 100 м² рассматривается как фрагмент сообщества и является основным объектом описания в данной работе. Далее в тексте именно по отношению к таким выделам растительности будет употребляться термин "фитохора". Она может быть внутренне не полностью однородна по условиям экотопа или по ярусной структуре растительности, но если возникшие вследствие этой неоднородности контуры имеют площадь меньше 100 м², то они считаются элементами микромозаики (микросайтами) и не описываются в данной работе как самостоятельные объекты. Если при этом площадь описываемой фитохоры значительно меньше территории, необходимой для размещения ЭДЕ древесных видов, то популяционные системы деревьев и кустарников, произрастающих в ней, рассматриваются как локусы.

Популяционные системы деревьев и кустарников в пределах участка, площадь которого достаточна, чтобы вместить ЭДЕ древесных видов, рассматриваются в ранге ценопопуляций. Для такого участка возможны различные варианты внутренней горизонтальной структуры. 1) Он может включать несколько фитохор, различающихся и по экотопическим условиям, и по составу и ярусной структуре растительности. В этом случае его растительность рассматривается как комплекс разнотипных фитохор; такая ситуация очень характерна для "островных" массивов в переработанной и унаследованной пойме. Обычно объектом описания и анализа являются отдельные фитохоры в составе такого комплекса (и соответствующие им

локусы), а не весь комплекс (ценопопуляция) как целое. 2) Крупный участок может включать несколько фитохор, однотипных по экотопическим условиям, но различающихся по составу и ярусной структуре растительности. Это характерно для формирующихся вторичных лесов на крупных формах мезорельефа (гривах, ложбинах) в унаследованной пойме. В этом случае его растительность рассматривается как сообщество и часто (хотя и не во всех подобных случаях) описывается и анализируется как самостоятельный объект, как и соответствующая ценопопуляция. 3) Крупный участок может включать всего одну фитохору. Такая ситуация тоже обычно наблюдается во вторичных лесах унаследованной поймы. В этом случае фитохора рассматривается как сообщество и является самостоятельным объектом описания и анализа, как и соответствующая ценопопуляция.

В геоботанических исследованиях всегда неизбежно присутствует задача типизации выделяемых фитохор. Объекты типизации в данной работе не всегда имеют одинаковый ранг в иерархии пространственных единиц (это фитохоры-фрагменты сообществ и фитохоры-сообщества), но одинаково четко отличаются друг от друга по структуре растительности и/или своеобразию флористического состава. Для каждого из выделенных типов была описана по совокупности геоботанических описаний (см. главу 3) свойственная ему флора. В рамках подхода, предложенного Б.А. Юрцевым (1982), все эти флоры рассматриваются как части более крупной флористической системы – конкретной флоры Неруссо-Деснянского полесья (Федотов, Евстигнеев, 1999). В иерархии флористических систем уровень флоры, описанной по такой методике, предложено обозначать как “объединение парциальных флор однотипных естественных внутриландшафтных контуров (экотопов, биотопов или сообществ)” или как “объединенную парциальную флору типа (экотопов, биотопов или сообществ)” (Юрцев, Камелин, 1991). В данной работе для упрощения речевых оборотов каждая флора такого уровня обозначается как “флора типа фитохор”.

2.7. История и современное состояние природопользования в пойме.

Исследования истории природопользования на территории Неруссо-Деснянского полесья проводила Т.В. Беляева (1999). Путем изучения документов, хранящихся в РГАДА, и опубликованных археологических и историко-

краеведческих материалов она установила следующее. Поселения человека на этой территории появились по крайней мере в среднем палеолите (около 35 тыс. лет до н.э.), были приурочены большей частью к берегам рек и принадлежали в тот период племенам собирателей и охотников. В период присоединения Брянского края к Киевской Руси (984 г.) и, вероятно, в предшествовавшие ему одно-несколько столетий население занималось также и земледелием по подсечно-огневой системе. Плотность поселений в это время была невелика и они по-прежнему располагались преимущественно по берегам Десны и других крупных рек. В XIII-XVII веках татаро-монгольское, а затем польско-литовское нашествия стали причиной запустения этого края и полного обезлюдения местностей, удаленных от городов. Целиком облесенное левобережье Десны, где находится пойма Неруссы, было, по-видимому, именно таким местом. Одним из признаков, позволяющих судить об этом, является то, что документами Генерального межевания (последняя четверть XVIII века) в нем не зафиксированы населенные пункты, название которых включало бы слово "пустошь"(заброшенное старое поселение).

В конце XVII – начале XVIII вв. край начали постепенно заселять беглые украинские и русские крестьяне. Их поселения возникали в труднодоступных лесных местностях и были ориентированы преимущественно на лесные промыслы, а не на земледелие. Так, в период проведения Генерального межевания Брянской губернии (1781 г.) уже существовали все села и деревни, которые и в настоящее время расположены поблизости от р. Неруссы (на 1-й террасе в сужениях долины). Они насчитывали по несколько десятков дворов и по 100-400 жителей. Но, как свидетельствуют "Экономические примечания" к планам Генерального межевания, у ряда этих деревень (Ямное, Буда Погощь, Красная слобода, Смелиж, Чухраевка, Буда Чернь) пашни было довольно мало или не было вовсе. При этом межеватели характеризовали пашню как "средственную" (посредственную).

Лесные промыслы, которыми занималось население деревень левобережья Десны, в том числе и долины Неруссы, – это плавильное дело, производство древесного угля, смолы, дегтя и поташа. Для всех этих промыслов производилась заготовка большого количества дров. Кроме того, лес заготавливался для продажи на Украину, а также продавались изделия из дерева, главным образом – из дуба:

колеса, ступицы, дуги, бочки. Для этих промыслов использовались приписанные к деревням лесные угодья, из которых многие располагались в пойме Неруссы, поскольку поблизости от реки стояли и сами деревни. Интенсивная заготовка древесины в лесах поймы приводила к образованию в них полян, которые попутно использовались как покосы (на планах Генерального межевания многие значки сенокосов были поставлены прямо в угодьях, обозначенных как лес), или же в них устраивались борти (пасеки) и винокурни. Материалы Генерального межевания характеризуют пойменные леса XVIII века довольно скупо, но обращают на себя внимание 2 обстоятельства: 1) во всех лесных дачах при перечислении древесных пород на первое место поставлен дуб (что может означать его количественное преобладание), а на второе место – осина; также упоминаются из широколиственных пород клен и вяз, 2) указываемые размеры деревьев – высота около 17 м и диаметр "в отрубе" 30-40 см – свидетельствуют о том, что леса не были старовозрастными (если и были старые деревья, то настолько мало, что об этом не было упомянуто). Леса террас Неруссы и водораздела Неруссы и Навли относились к государственному (казенному) владению и официально крестьянские промыслы в них были запрещены. Однако и для этих лесов межеватели указали размеры деревьев, свидетельствующие о нестаром возрасте.

В конце XVIII века численность населения на территории Трубчевского уезда, к которому тогда относилась территория Неруссо-Деснянского полесья, составляла еще 5565 чел., а его плотность – 5-6 чел./км^2. Но к концу XIX века, согласно переписи, проведенной в 1886 г. одновременно со Специальным межеванием, население Трубчевского уезда возросло вдвое. Большая часть населения проживала в старых крупных деревнях по правому берегу Десны в окрестностях Трубчевска, но был отмечен и быстрый рост многих малых деревень левобережья, где находится долина Неруссы. Как было указано в материалах Специального межевания, среди лесных промыслов в тот период преобладало изготовление различной деревянной утвари, но из-за уничтожения большинства дубовых лесов и ухудшения качества остальных многие промыслы приходили в упадок, становились отхожими, т.е. лес приходилось привозить из других местностей. В связи с ухудшением лесных промыслов роль земледелия в крестьянском хозяйстве несколько повысилась:

пашни появились почти при каждой деревне. Несмотря на примитивность агротехники, подсека, по-видимому, не применялась, и поля использовали подолгу. Но лесные промыслы и торговля их продуктами по-прежнему были для крестьян основным средством существования. Продолжалось также и использование изреженных лесов для сенокошения и пастьбы.

Документированная информация о характере природопользования в Неруссо-Деснянском полесье в начале XX века практически отсутствует. Можно предполагать, что оно сохраняло прежние черты: беспорядочный лесной промысел, выборка дуба, сенокошение и выпас в лесах. Кроме того, в это время начались посадки культур сосны – в том числе на незаливаемых гривах и псевдоостанцах поймы. Эти культуры сохранились до настоящего времени и имеют возраст около 90 лет, согласно материалам лесоустройства заповедника «Брянский лес» 1987 г. Относительно предвоенного десятилетия (30-е годы) у нас имеются данные опроса жителей д.Смелиж, сообщивших, что изготовление оглобель и санных полозьев из дуба на продажу еще было в тот период распространено. Другой особенностью хозяйственной деятельности в начале XX века было возникновение выселков из крупных старых деревень. Несколько таких выселков по 10-15 дворов располагались в пойме на незаливаемых псевдоостанцах. Вокруг них, помимо покосов, существовавших там и ранее, создавались небольшие пашни. В целом посещаемость леса, интенсивность сенокошения и выпаса в нем должны были в этот период возрасти.

Таким образом, архивные материалы, проанализированные Т.В. Беляевой, и данные опросов свидетельствует о том, что уже в течение всего времени с середины XVIII в. до середины XX в. активная хозяйственная деятельность населения поддерживала ландшафт в пойме Неруссы полуоткрытым, не полностью лесным. В связи с регулярным изъятием части деревьев, старовозрастные леса могли формироваться только в наиболее труднодоступных, ограниченных по площади участках, откуда было тяжело вывозить древесину. Такими участками могли быть мелкие массивы «островного» облика в унаследованной пойме, окруженные сетью широких болотистых понижений. Но изредка выборочные рубки могли проводиться и там. Наоборот, незаливаемые и краткопоемные пойменные массивы использовались населением в хозяйстве достаточно интенсивно. Однако в течение всего этого

времени в истории Неруссо-Деснянского полесья случались периоды упадка хозяйственной деятельности продолжительностью в одно-несколько десятилетий, связанные с общими социальными процессами в стране. В такие периоды необлесенные территории поймы могли зарастать молодым лесом. Так происходил постепенный оборот мелкоконтурных нелесных угодий и лесов разного возраста.

В середине XX века, после окончания Великой Отечественной войны 1941-45 гг., в пойме Неруссы были проведены 2 широкомасштабных и очень интенсивных по своему воздействию на природные процессы хозяйственных мероприятия. Первое из них – сплошные рубки в большинстве лесов поймы, которые стали проводить сформированные сразу после окончания войны государственные лесозаготовительные организации. Жители д. Ямное – бывшие рабочие, участвовавшие в этих заготовках на территории Денисовского л-ва Суземского ЛПХ, – сообщили, что вырубленные тогда леса современного заказника «Колодезь» уже были преимущественно мелколиственными (березовыми, осиновыми), хотя содержали и примесь широколиственных пород – дуба и ясеня. Жители д. Нерусса, участвовавшие в послевоенный период в заготовках на территории Краснослободского л-ва, сообщили, что вырубались леса из дуба и ясеня. При заготовках оставлялась водоохранная прирусловая полоса леса, хотя не везде соблюдалась ее ширина, положенная по нормативам, – 100 м. Заготовленный лес шел на стройматериал и на тару, все порубочные остатки вывозились с лесосек. Колхозы также вели в пойменных лесах заготовки сплошными рубками для местных строительных нужд, поскольку другими лесами не владели. Вследствие массовых заготовок 40-50-х годов на большей части территории поймы произрастают в настоящее время вторичные мелколиственные леса с подростом широколиственных видов деревьев. Однако, в результате оставления при заготовках недорубов в водоохранной прирусловой полосе и в наиболее труднопроходимых местах, в пойме сохранились участки широколиственных лесов, в которых в настоящее время наиболее старые деревья дуба и ясеня достигли 100-150-летнего возраста.

Государственные лесные предприятия создавали в пойме (правда, только в самых легкодоступных участках) культуры сосны, ели и дуба. Точными сведениями о технологии посадок мы не располагаем, но, по-видимому, они практически не

были механизированы, то есть не сопровождались сплошной распашкой вырубок и уничтожением напочвенного покрова. В составе древостоя некоторых выделов в современных средневозрастных лесах поймы дуб доминирует, что является, видимо, следствием добросовестного ухода за культурами, но такие выделы единичны. Межколхозное лесохозяйственное предприятие, созданное в 1969 г., не создавало культур дуба в пойме или же не вело за ними ухода. В колхозных лесничествах доминирование дуба в средневозрастных пойменных лесах не наблюдается.

Вторым широкомасштабным хозяйственным мероприятием стала в пойме Неруссы мелиорация, проведенная в 50-е годы. В нижнем течении реки подверглось осушению Конское болото – пойменная местность, располагавшаяся в расширении долины и изобиловавшая русловыми протоками и старицами. Эти водоемы были круглогодично заполнены водой, аккумулировавшейся после паводков и выпадения дождей. При осушении Конского болота в притеррасной части поймы левого берега были прорыты для ускорения стока воды сеть канав и магистральный канал, выводящий собранную ими воду в русло. Данная мелиоративная система способствовала ускорению стока не только с самого Конского болота, но и с лежащих выше него по течению участков поймы, для которых оно ранее создавало подпор. В ряде участков поймы в среднем и верхнем течении были проложены собственные системы осушительных канав и каналов. Так, например, был спрямлен и углублен мелкий приток Неруссы в среднем течении – ручей Колодезь, ставший водоприемником для мелиоративных канав. Как можно заключить, анализируя литературу (Булавко, 1961; Шикломанов, 1970), осушительные мероприятия в поймах обычно вызывают прежде всего 1) сокращение сроков паводка, 2) сработку многолетнего запаса грунтовых вод и сокращение периода их высокого стояния в пойме во время межени. По-видимому, аналогичные изменения гидрологического режима произошли после мелиорации и в пойме Неруссы, после чего в ней увеличилась площадь местообитаний, пригодных для поселения мезофильной растительности.

Также в послевоенный период XX века на территории поймы Неруссы активно велись сенокошение и выпас скота. Жители дд. Ямное, Смелиж и Нерусса сообщили, что колхозные стада коров в этих деревнях насчитывали в 50-70-е годы по 2-4 сотни голов, а поголовье личных коров достигало 1-2 сотен. Их пасли на пойменных

лугах, окруженных участками леса. Дальность ухода стад от каждой деревни могла составлять до 4-5 км. Для нужд колхозного стада выкашивались крупные краткопоемные луговые массивы поймы, а владельцы личного скота косили на всех неудобьях, в том числе на вырубках в пойменных лесах, в междурядьях молодых культур и на небольших влажных полянах, расположенных в многочисленных межгривных понижениях поймы. С целью предотвратить закочкаривание этих полян проводилось специальное срезание осоковых кочек. Участки поймы в окрестностях этих деревень, числящиеся территорией колхозных лесничеств, жители всегда называли «лугом», несмотря на чередование лужков с многочисленными перелесками, изолирующими их друг от друга. Информации о лесных промыслах в пойме в послевоенное время опросы не дали. Возможно, это свидетельствует о том, что уже в середине XX века в исследуемом районе не было для этих промыслов достаточной сырьевой базы и они заглохли, но может быть они со слабой интенсивностью продолжались еще некоторое время – до окончательного прекращения спроса на кустарные деревянные изделия, деготь и т.д. и замены их в хозяйстве промышленной продукцией.

Однако этот период наиболее интенсивной хозяйственной деятельности в пойме был не очень продолжительным. Как известно, в 50-80-е годы постепенно происходил отток населения из деревень. Этот процесс шел и в Неруссо-Деснянском полесье. Его результатом стало укрупнение деревень в 60-е годы, в результате чего были ликвидированы располагавшиеся в пойме небольшие выселки. Лесистость поймы Неруссы в начале 70-х годов, по оценке Н.С. Миллера (1971б), составляла от 30 до 60% для разных участков. К середине 70-х годов массовые лесозаготовки в пойме практически прекратились из-за отсутствия на спроса древесину широколиственных видов и исчерпания лесосечного фонда по остальным видам деревьев. В конце 70-х годов прекратилось также и создание в пойме любых лесных культур, судя по возрастному составу тех, которые значатся в лесоустроительных материалах в настоящее время. В уцелевших широколиственных лесах поймы, как свидетельствуют, например, лесоустроительные материалы Краснослободского л-ва за 1973 г., в начале 70-х годов иногда предпринимались попытки вести постепенные рубки. Анализ отметок о лесохозяйственных мероприятиях в таксационных описаниях

лесничества 1973 г. показал, что обычно проводился только первый прием таких рубок, а последующие приемы уже не делались. В выделах со старовозрастными широколиственными лесами проводились выборочные санитарные рубки, при которых удалялись наиболее старые, засыхающие деревья. Предпринимались также единичные попытки провести в таких выделах сплошные санитарные рубки, но по той же причине (плохой сбыт древесины) площадь каждой вырубки составляла менее 1 га. В мелколиственных колхозных лесах сплошные рубки проводились в середине 80-х годов, но также охватили небольшую площадь (например, в лесничестве колхоза «Новый путь» – около 5 га в общей сложности на всей территории).

Согласно данным опросов, пастбищная и сенокосная нагрузка на территорию поймы постепенно снизилась к концу 80-х годов, вследствие уменьшения численности населения и поголовья индивидуальных и колхозных стад во всех деревнях. В конце 80-х – начале 90-х годов облесенные участки поймы, включающие наряду с мелколиственными также старовозрастные широколиственные леса, были взяты под охрану в организованных заказниках «Неруссо-Севный» (Краснослободское л-во, год организации – 1990) и «Колодезь» (Денисовское л-во, год организации – 1992) и в заповеднике «Брянский лес» (год организации – 1987). В настоящее время в пойме Неруссы проводятся только сенокошение и выпас в крупных луговых массивах вблизи от деревень (на территории заказников – нерегулярно), а в пределах заповедника хозяйственная деятельность прекращена полностью.

Таким образом, в настоящее время снова наступил период ослабления хозяйственной нагрузки на территорию поймы Неруссы, который будет в некоторых ее облесенных участках продолжаться достаточно долго. Исследование растительного покрова поймы в данный момент позволяет оценить степень его устойчивости к резким нарушениям предыдущего периода (конец XIX века – XX век) и сделать прогноз о возможных вариантах его саморазвития в дальнейшем, что тесно связано с рекомендациями относительно специальных мер по сохранению его разнообразия.

Глава 3. Методы исследования растительности и ландшафта в пойме р. Нерусса.

Геоботаническое исследование всегда предполагает выявление связи свойств растительного покрова с различными факторами окружающей среды. Сбор данных о воздействиях этих факторов часто является особой задачей, которая не решается чисто геоботаническими методами. При исследовании пойм, растительность которых тесно связана с абиотическими факторами, эта задача становится особенно важной. Не менее важно учитывать также и влияние хозяйственной деятельности на растительность в настоящем и в прошлом, для чего тоже необходимо анализировать не только ботанические данные. В связи с этим при выполении данной работы проводился сбор геоморфологической и гидрологической информации, позволяющей оценить поемность различных местообитаний растительности, а также сбор исторических данных о природопользовании в пойме Неруссы, не отраженных в существующей краеведческой литературе о Неруссо-Деснянском полесье. Ниже приводится описание методов, которые использовались при решении как геоботанических, так и других задач исследования.

3.1. Геоморфологические исследования.

Измерения высотных отметок поймы проводились при помощи гидроуровня по методике, описанной в ряде руководств и методических разработок (Кавунец, 1961; Григоренко и др., 1981). В общей сложности измерения были проведены в 11 пойменных массивах в среднем и нижнем течении Неруссы. В разных массивах точками отсчета при измерениях служили условные нулевые отметки – уровни воды на временных реперах, выставленных в период весеннего паводка 1999 г. Для уровня, выбранного в качестве условной нулевой отметки, указывалась дата наблюдения. Для того, чтобы обеспечить сопоставимость относительных высот, измеренных этим способом в разных массивах, использовались рекомендации Л.Н. Алексеенко (1973) относительно условий удовлетворительной увязки измерений, проведенных на большом расстоянии друг от друга. Было известно, что в исследуемом районе поймы Нерусса не принимает значительных притоков, существенно меняющих ее водность на разных отрезках течения (район располагается ниже

впадения рр. Усожа и Сев). Кроме того, в соответствии с рекомендациями Л.Н. Алексеенко, в период паводка 1999 г. была проверена увязка хода уровней воды на постоянном водомерном посту заповедника «Брянский лес» (кордон Старое Ямное) и на временном водомерном посту, организованном в 20 км выше по течению. Увязка была удовлетворительной: в частности, максимального уровня вода достигла на 2-х постах в один и тот же день и держалась на нем одинаковое время. Также маршрутные наблюдения в период весеннего паводка показали, что все водоемы поймы (как постоянные, так и временные) в это время сообщаются между собой и имеют общую водную поверхность.

Поэтому, используя ежедневные данные 2-х постов о ходе уровней воды в период паводка 1999 г., для каждого репера вычисляли тот уровень, которого вода должна была достигнуть на нем в день максимального подъема. Вычисление проводилось путем прибавления к уровню воды, отмеченному на репере, разницы между уровнем того же дня на ближайшем к реперу водомерном посту и уровнем максимума паводка, зафиксированном на этом посту. Для того, чтобы соотнести значения относительных высотных отметок каждого массива с условной нулевой отметкой постоянного водомерного поста Старое Ямное, значение максимального уровня воды, вычисленное для каждого репера, было впоследствии приравнено к максимальному уровню весеннего паводка 1999 г. на этом посту (300 см) и все результаты промеров рельефа в массивах были пересчитаны соответствующим образом. Это позволило использовать для характеристики среднемноголетней продолжительности затопления обследованных массивов данные 10-летних наблюдений за уровнями воды на посту Старое Ямное (см. раздел 3.2).

Морфометрические данные о геоморфологическом строении долины, поймы и отдельных форм мезорельефа, приведенные в разделе 2.5, были получены при анализе топографических карт масштаба 1:200 000 и 1:25 000 (План лесонасаждений ..., 1987; Брянская область ..., 1996) и лесоустроительных аэрофотоснимков масштаба 1:10 000. При анализе картографических материалов проводилось в том числе измерение длины отдельных участков русла при помощи курвиметра для определения таких характеристик русла как падение и коэффициент извилистости (Кокорева, 1976).

3.2. Анализ гидрологических данных.

Для характеристики поемности разных участков ландшафта были использованы данные 10-летних (1990-1999 гг.) наблюдений за ходом уровней воды в Неруссе, проведенных в заповеднике «Брянский лес» на гидропосту Старое Ямное. Для каждого года наблюдений учетным считался период с 1 апреля по 30 сентября, охватывающий период вегетации растительности с начала и почти до самого конца и полностью включающий период активного роста (см. раздел 2.2). Значения уровней, измеренные относительно условной нулевой отметки гидропоста с погрешностью 1 см, были разбиты на диапазоны по 10 см. Для каждого диапазона в каждый месяц учетного периода вычислено среднее число дней, когда уровень воды находился в данном диапазоне, стандартное отклонение и статистическая ошибка этой величины, а также повторяемость (частота) этого события в течение 10 лет. Среднемноголетняя продолжительность затопления каждого высотного диапазона считалась равной общему числу дней (в пределах стандартных отклонений), в течение которых вода находилась на уровне данного диапазона и на уровне ближайшего вышележащего. Результаты анализа гидрологических данных представлены в Приложении 2. По ним в пойме Неруссы были предварительно (поскольку 10-летняя продолжительность наблюдений не считается в практике гидрологических исследований репрезентативной) выделены градации поемности местообитаний, описанные в разделе 2.3. При выделении этих градаций за основу взята классификация Л.Г. Раменского (1938) (см. раздел 1.3).

3.3. Почвенные исследования.

Для характеристики почвенного покрова поймы в наиболее характерных для поймы фитохорах были описаны 11 почвенных разрезов и прикопок по стандартной методике (Программа ..., 1966). Описания помещены в Приложении 1. Названия почв даны по сводке «Классификация и диагностика почв СССР» (1977).

3.4. Полевые геоботанические исследования.

По результатам маршрутного обследования поймы в 1996 г. и анализа лесотаксационных описаний кв. 86, 87, 101-115 заповедника «Брянский лес» (1987 г.), кв. 81, 82, 84 и 85 Краснослободского л-ва Суземского ЛПХ и кв. 1-10 лесов колхоза «Новый путь» была составлена классификация фитохор поймы, включающая 32 их

типа (13 типов – в переработанной пойме, 19 типов – в унаследованной пойме). Для классификации фитохор использовались характеристики экотопов (положение в мезорельефе, наличие/отсутствие открытой водной поверхности, особенности режима природопользования), а также структурные признаки развитой в них растительности (выраженность и проективное покрытие древесной и кустарниковой синузий и соответствующих им ярусов A и B) и ее синтаксономическая принадлежность.

Каждый выделенный тип был охарактеризован выборкой геоботанических описаний. Объем этой выборки составил в разных типах от 4 до 54 описаний и зависел от распространенности соответствующих фитохор в пойме, от степени варьирования видового состава описываемой растительности на разных учетных площадках и от наличия в некоторых случаях задачи наиболее полного выявления соответствующей флоры. Сведения об объемах выборок описаний в различных типах фитохор приводятся в Приложении 3. Всего в пойме р. Неруссы было выполнено 598 геоботанических описаний.

Геоботанические описания выполнялись на временных пробных площадях величиной 100 м². В описании отмечалось наличие ярусов A (древесного), B (кустарников и подроста деревьев), C (травяно-кустарничкового и всходов деревьев и кустарников), D (напочвенных мхов и лишайников); указывалось общее проективное покрытие каждого яруса на пробной площади в процентах. Для ярусов A, B и C составлялся полный список видов, присутствующих на пробной площади, с указанием обилия каждого вида в баллах по шкале Браун-Бланке. Ярус D в большинстве описываемых фитохор практически не был развит, и в этих случаях для присутствующих там отдельных куртин мхов указывалось общее проективное покрытие на пробной площади в процентах (оно составляло, как правило, не более 1%). Список видов в ярусе D был составлен для фитохор типа U5d (незаливаемые старовозрастные культуры сосны).

Также при выполнении каждого геоботанического описания указывалось положение пробной площади в ландшафте поймы (в переработанной или в унаследованной), положение в мезорельефе (на отмели, на верхушке гривы, на платообразном псевдоостанце, на склоне гривы или останца, в межгривном понижении, в старич-

ной ложбине), высотные отметки (в тех пойменных массивах, где они были измерены при помощи гидроуровня), хозяйственное использование описываемого сообщества. В зависимости от ситуации могло быть указано также наличие нано- и микрорельефа и его происхождение (флювиальный, вывальный, приствоповой, кочкарный, муравейниковый и т.д.), наличие мелкоконтурной мозаичности в ярусе С, связанной с деятельностью копытных или ветровалом, наличие и мощность свежих аллювиальных наносов, площадь зеркала воды. Для пробных площадей, располагавшихся вблизи от постоянных или временных водоемов, указывалась вероятная глубина стояния грунтовых вод (равная уровню воды в водоеме). Все эти параметры использовались при обработке геоботанических описаний для определения типа фитохоры, а также для анализа особенностей экологического состава флоры и структуры растительности в каждом типе фитохор.

3.5. Флористический анализ геоботанических описаний.

Для каждого из типов фитохор был составлен общий список выявленной флоры сосудистых растений с указанием константности каждого вида в выборке описаний и крайних балловых значений его проективного покрытия, как это принято делать в синоптических таблицах при эколого-флористической классификации растительности (Миркин и др., 1989а). Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995). Величины константности указывались по следующим классам: I – от 0 до 20%, II – от 21 до 40%, III – от 41 до 60%, IV – от 61 до 80%, V – от 81% до 100%. (В типах, охарактеризованных малыми выборками описаний – менее 10, – классы константности для видов не определялись.) Виды I и II классов в дальнейшем рассматривались как малоконстантные, а виды III-V классов – как константные в фитохорах данного типа. По каждой выборке описаний был составлен общий флористический список. Ниже он обозначается как флора данного типа фитохор (Юрцев, Камелин, 1991). По всей совокупности этих списков был составлен общий видовой список пойменной флоры. В каждом типе фитохор по всей выборке описаний было определено среднее значение видовой насыщенности на 100 м², а для типов, охарактеризованных выборками объемом не менее 10 описаний, – также дисперсия, среднее квадратичное отклонение, минимальное и максимальное значение, абсолютная ошибка среднего. Полученные результаты обсуждаются в

главе 4 как показатели биологического разнообразия исследованной пойменной растительности.

Выборки геоботанических описаний позволили определить синтаксономическую принадлежность растительности фитохор каждого типа в эколого-флористической классификации Ж. Браун-Бланке (Миркин, 1989). Целью этой диагностической процедуры было обеспечить сопоставимость материалов данной работы с геоботаническими материалами других исследователей, поскольку с позиций эколого-флористического подхода в настоящее время подробно охарактеризована растительность не только зарубежной Европы, но и многих регионов Европейской России (Миркин, 1989). Однако точная диагностика синтаксономической принадлежности описанной растительности не входила в задачи данной работы, поэтому принадлежность к ассоциациям указана по существующим синтаксономическим сводкам для Неруссо-Деснянского полесья (Морозова, 1999; Федотов, 1999) и только для тех сообществ, которые были охвачены исследованиями этих авторов. Для сообществ остальных типов диагностика проводилась до уровня союза по сводке Б.М. Миркина с соавторами (1989б).

Сопоставление видового состава флор разных типов было проведено путем их ординации на основе флористического сходства в 3-х-осевом пространстве. Ординация проводилась с использованием пакета программ PC-ORD for Windows vers. 3.11 (McCune, Mefford, 1997) по алгоритму непараметрического многомерного ранжирования (Non-Metric Multivariate Scaling) с использованием в качестве меры расстояния между флористическими списками коэффициента Съеренсена – Чекановского, вычисляемого по формуле

$$k = \sum_{j=1}^{p} |a_{ij} - a_{hj}| \Big/ \left(\sum_{j=1}^{p} a_{ij} + \sum_{j=1}^{p} a_{hj}\right),$$

где h и i – номера флористических списков, a_{ij} – количественная характеристика j-го вида в i-м списке (McCune, Mefford, 1997). В качестве a_{ij} использовалось значение класса константности. Матрица коэффициентов сходства представлена в Приложении 4. Расстояние между списками вычислялось по формуле:

PD = 100% x (1 – k) (McCune, Mefford, 1997).

3.6. Экологический анализ геоботанических описаний.

Во флоре каждого типа фитохор был проанализирован состав экологических групп видов. Объем групп был принят в соответствии с отнесением видов к одним и тем же ступеням в следующих шкалах Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1995): увлажнения почвы (шкала F), содержания в почве азота (шкала N), кислотно-щелочной реакции почвы (шкала R), освещенности (шкала L). Во флоре каждого типа анализировались: 1) общий спектр групп (отдельно по отношению к каждому из перечисленных факторов), 2) долевое участие каждой группы в спектре. Для типов фитохор, охарактеризованных крупными выборками описаний, все спектры строились отдельно по общему флористическому списку и по списку константных видов. Построенные спектры экологических групп каждой флоры по каждому из перечисленных выше факторов приведены в Приложении 5.

Кроме того были получены балльные оценки этих же факторов по экологическим шкалам для каждого геоботанического описания. Оценки вычислялись по методу взвешенного среднего с учетом балльных оценок проективного покрытия видов. Для каждого типа фитохор по всей выборке его описаний были получены средние значения оценок 4-х перечисленных экологических факторов, а для типов, охарактеризованных крупными выборками, – также остальные выборочные статистические характеристики оценок. При выполнении ординации типов в 3-х-осевом пространстве (см. раздел 3.5) было проверено наличие связи между их флористическим сходством и сходством значений их средних оценок экологических факторов. Показателем связи служил ранговый коэффициент корреляции Кендэлла, вычисляемый при выполнении алгоритма непараметрического многомерного ранжирования в пакете программ PC-ORD for Windows и проверенный на достоверность по критерию Стьюдента при 99%-ном доверительном уровне вероятности (Грейг-Смит, 1967).

Также был проведен анализ участия различных эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов во флорах пойменных фитохор. В анализ были включены 9 эколого-ценотических групп, выделенных ранее во флоре нечерноземного центра Европейской России и описанных в информационно-аналитической системе, созданной коллективом авторов в Пущинском научном центре (Заугольнова и др.,

1995; Сохранение и оценка ..., 2000). Это группы: бореальная, неморальная, боровая, лугово-опушечная, нитрофильная, водно-болотная, внутриводная, сорная. Как и при анализе экологических групп, для флор всех типов строились спектры участия ЭЦГ (в крупных выборках – отдельно для общего флористического списка и для списка константных видов). Они приведены в Приложении 5.

3.7. Демографические исследования популяций деревьев и кустарников

Описание демографической структуры популяций древесных и кустарниковых видов проводилось на временных пробных площадях величиной от 0.02-0.03 га (в фитохорах лугов и редколесий) до 0.1-0.2 га (в лесных и кустарниковых фитохорах) методом сплошного пересчета особей. Учетными единицами (особями) считались одноствольные или многоствольные деревья, одноосные или многоосные парциальные образования у кустарников. Для каждой особи отмечалось онтогенетическое состояние и жизненность по общепринятым критериям (Серебряков, 1962; Диагнозы и ключи ..., 1989). Особи ювенильного и имматурного состояния учитывались на площадях величиной 100 м² в 3-4 кратной повторности на фитохору.

В 3-х случаях демографические учеты были проведены во внутренне неоднородных фитохорах, имеющих ранг сообщества, но без различения внутри них отдельных локусов. Это сообщества вторичных краткопоемных широколиственных лесов типа P9b, вторичные особо долгопоемные сообщества, объединяющие фитохоры типов U1c1 и U1c2 (черноольшаники и заросли ивы пепельной), и вторичные сообщества, объединяющие фитохоры типов U4d и U3b3 (краткопоемные осинники и их среднепоемные опушки). Поэтому ниже при характеристике древесной и кустарниковой синузий в этих фитохорах (глава 5) приводятся описания ценопопуляций, а при характеристике флористического состава (глава 4) типы U1c1, U1c2, U4d и U3b3 описываются по отдельности друг от друга.

При обработке полевых данных рассчитывалась в пересчете на 1 га общая плотность и плотность особей каждого возрастного состояния для каждого вида. Для кустарников и входящих в ту же синузию деревьев-кустов (Padus avium) учеты ювенильных и имматурных особей были объединены. Это было связано с тем, что многие из этих видов (Viburnum opulus, Euonymus europaea, E. verrucosa, Swida sanguinea, Padus avium) переходят под пологом леса в стланиковую жизненную

форму с активным вегетативным размножением уже в имматурном состоянии (Восточноевропейские ..., 1994), вследствие чего анализ случайных вариаций в соотношении числа имматурных и числа ювенильных особей был признан нецелесообразным. Для прочих видов кустарников (Corylus avellana, Ribes nigrum) это было сделано в целях сопоставимости с перечисленными видами. По результатам учетов в каждом типе фитохор определялись для каждого вида средние значения плотностей особей каждого возрастного состояния, общей плотности популяции, а также коэффициенты вариации этих величин.

Для типов фитохор, охарактеризованных не менее чем 4 демографическими учетами, проводилось сравнение: 1) в одном и том же типе – разных видов по общей плотности популяций и плотностям особей одинаковых возрастных состояний, 2) в разных типах – одного и того же вида по общей плотности популяций и по плотностям особей одинаковых возрастных состояний, 3) в одном и том же типе – плотностей особей разных возрастных состояний одного и того же вида (в отдельных случаях). Для сравнения использовался непараметрический 2-сторонний критерий Уилкоксона при доверительном уровне вероятности 99%. Сравнение проводилось отдельно среди видов древесной и среди видов кустарниковой синузий.

С целью более наглядно продемонстрировать особенности древесной и кустарниковой синузий в некоторых характерных растительных сообществах через них были проложены профили, вдоль которых по методу Вальтера было зарисовано размещение деревьев и кустарников в масштабе 1: 250. Глубина проекции на профиль составляла 5 м.

3.8. Ландшафтные исследования.

Характеристика распространения на территории поймы фитохор различных типов была получена при помощи геоинформационной системы (ГИС) заповедника «Брянский лес», созданной О.И. Евстигнеевым и В.Н. Коротковым на основе СУБД «Ника» (автор – А.П. Романов). На основе содержащейся в ГИС лесотаксационной и синтаксономической информации для модельного участка поймы в пределах заповедника (кв. 101-115, площадь – 1447,2 га) были определены доли площадей, занятых фитохорами различных типов, в составе площади всего участка.

Для большей наглядности описания элементов ландшафтной структуры некоторые пойменные массивы были закартированы в масштабе 1:1000 при помощи разметки их территории пикетами на квадраты со стороной 15 или 20 м. На план были нанесены контуры форм и элементов мезорельефа и приуроченных к ним фитохор разных типов. Картирование сопровождалось промером высотных отметок, выполнением геоботанических описаний и демографических учетов древесных и кустарниковых видов, описанием почвенных разрезов и прикопок во всех закартированных фитохорах.

3.9. Сбор данных по истории природопользования.

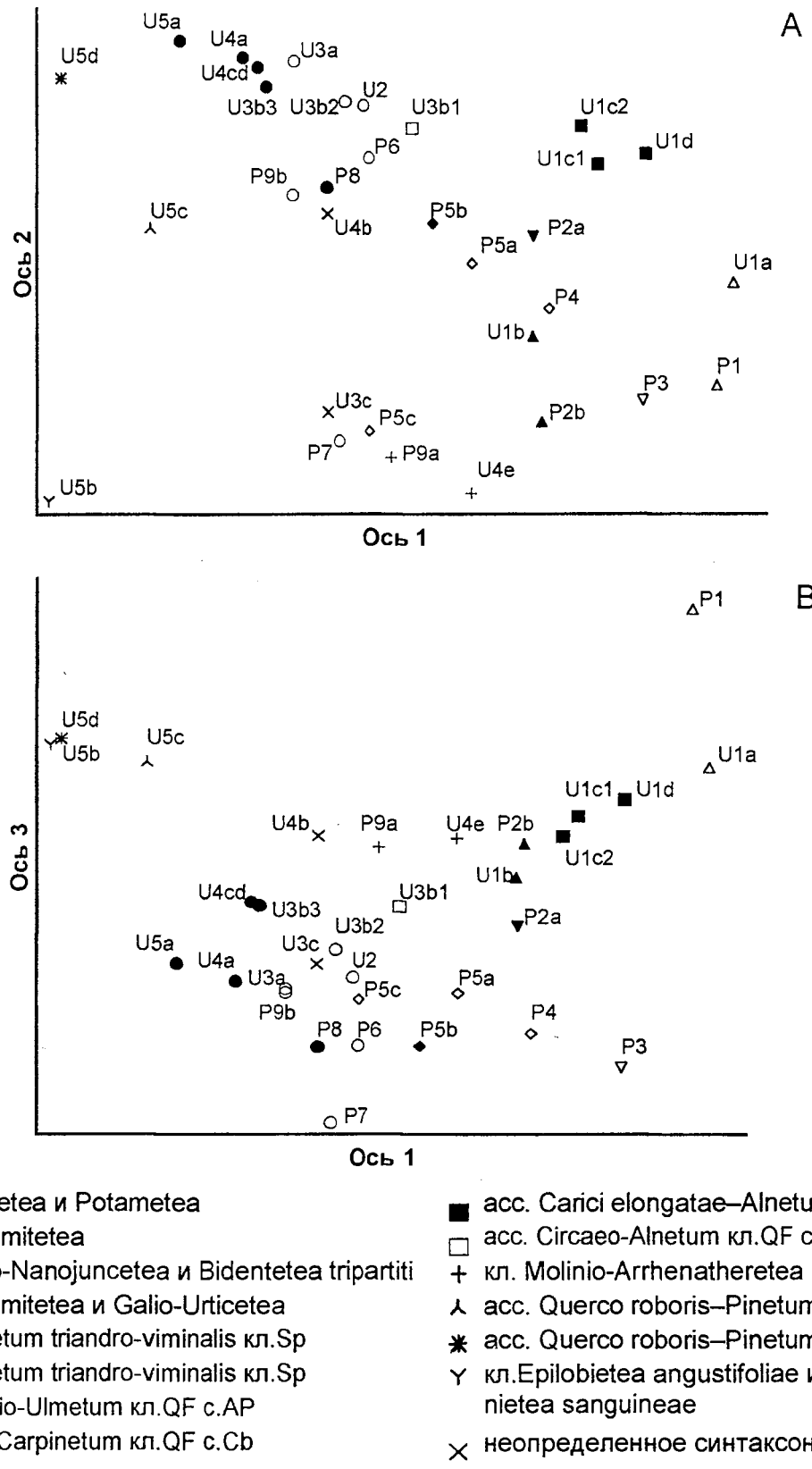
Данные об истории природопользования в пойме Неруссы в советский период были собраны 1) путем анализа материалов лесоустройств лесов колхоза «Новый путь» Суземского районного объединения «Межколхозлес» (за 1981, 1994 гг.) и Краснослободского л-ва Суземского ЛПХ (за 1973, 1983, 1992 гг); 2) путем опросов жителей деревень Нерусса, Денисовка, Смелиж, Ямное Суземского р-на, проживавших в этих деревнях до Великой Отечественной войны 1941-1945 гг. или работавших в лесничествах Трубчевского и Суземского ЛПХ после нее.

Глава 4. Растительность поймы р.Нерусса.

В этой главе приводится сравнительное описание выделенных в растительности поймы типов фитохор вместе с экологической характеристикой их видового состава и показателями свойственного им биологического разнообразия. Полные флористические списки типов и другие данные о соответствующих фитохорах (значения относительных высотных отметок, проективного покрытия всех ярусов растительности, балльных оценок экологических факторов по шкалам Элленберга) приведены в Приложении 3. Для удобства представления материала в табличной форме типам фитохор были присвоены условные обозначения в виде аббревиатур, используемые ниже в этой и последующих главах. При этом аббревиатуры всех типов сообществ переработанной поймы начинаются с символа "P", а всех типов сообществ унаследованной поймы – с символа "U". Данные о составе экологических групп во флорах различных фитохор, на которые ниже делаются ссылки в тексте, представлены в Приложении 6. Принятая в этой главе последовательность характеристики типов фитохор соответствует их приуроченности к различным высотным уровням мезорельефа (в последовательности от низких уровней к высоким) и степени развитости в них разных синузий растительности (в последовательности от травяных фитохор к лесным).

4.1. Общая характеристика растительности.

Причиной разнообразия типов фитохор, выявленных в пойме Неруссы, – 32 типа – является воздействие на растительность нескольких экологических факторов, которые по-разному сочетаются между собой в разных фитохорах и определяют свойственный им флористический состав. Степень флористического сходства/различия типов, определенная через коэффициент Съеренсена, показана на рис. 4.1, A и B в виде ординационных диаграмм в 3-х-осевом пространстве. Соотношение ординации типов по флористическому составу со средними для каждого типа значениями балльных оценок экологических факторов представлено в таблице 4.1. Из нее видно, что наблюдаемые сходства и различия флористического состава фитохор разных типов наиболее тесно связаны с



△ кл. Lemnetea и Potametea
▲ кл. Phragmitetea
▽ кл. Isoëto-Nanojuncetea и Bidentetea tripartiti
▼ кл. Phragmitetea и Galio-Urticetea
◇ acc.Salicetum triandro-viminalis кл.Sp
◆ acc.Salicetum triandro-viminalis кл.Sp
○ acc. Ficario-Ulmetum кл.QF с.AP
● acc. Tilio-Carpinetum кл.QF с.Cb
■ acc. Carici elongatae–Alnetum кл. AG с.AG
□ acc. Circaeo-Alnetum кл.QF с.AP
+ кл. Molinio-Arrhenatheretea
⅄ acc. Querco roboris–Pinetum кл.VP с.DP
✱ acc. Querco roboris–Pinetum кл.VP с.DP
Y кл.Epilobietea angustifoliae и Trifolio- Geranietea sanguineae
× неопределенное синтаксон. положение

Рис. 4.1. Ординация типов фитохор по 3-м осям на основе флористического сходства.
Условные обозначения для диаграмм А и В одинаковы.

увлажнением почвы и освещенностью. Так, значения оценок увлажнения почвы положительно коррелируют с ординацией флор типов вдоль оси 1 (ранговый коэффициент корреляции τ = 71,5%), а значения оценок освещенности отрицательно коррелируют с ординацией вдоль оси 2 (τ = – 66, 8%).

Таблица 4.1. Значения рангового коэффициента корреляции между координатами типов фитохор на 3-х ординационных осях и средними значениями балльных оценок экологических факторов в каждом типе.

Экологические факторы	Коэффициент корреляции, %		
	Ось 1	Ось 2	Ось 3
Увлажнение почвы	71,5	xx*	xx
Кислотно-щелочная реакция почвы	xx	xx	-53,3
Содержание азота в почве	xx	xx	-52,4
Освещенность	44,2	-66,8	xx

Примечание. * – достоверная корреляция отсутствует.

Оценки увлажнения почвы являются показателями режима остаточной поемности (Раменский, 1938; Куркин, 1987), которая тесно связана с положением фитохоры в мезорельефе и с ее литологической основой и имеет даже большее значение для растительности в условиях исследуемой поймы, чем затопление непосредственно во время весеннего паводка. Освещенность в фитохорах в большой степени определяется присутствием/отсутствием развитой древесной синузии, то есть, прежде всего, режимом антропогенных нарушений. Однако до некоторой степени ярусная структура фитохор и освещенность в них обусловлены и условиями увлажнения. Так, таблица 4.1 показывает, что освещенность проявляет слабую положительную корреляцию (τ = 44,2%) с осью 1, то есть с той же, с которой положительно коррелирует и увлажнение. Этот факт объясняется

тем, что большинство древесных видов данного региона мезофильны или гигромезофильны и не могут создавать сомкнутый ярус в постоянно обводненных сообществах. В переувлажненных местообитаниях основную часть флоры составляют травянистые водные и околоводные виды (ступени шкалы увлажнения 9-12), которые в большинстве своем светолюбивы (ступени шкалы освещенности 7-9), поэтому соответствующим типам фитохор свойственны высокие оценки в шкале освещенности. И наоборот, в краткопоемных и незаливаемых фитохорах с развитой древесной синузией многие травянистые мезофильные виды (ступени 4-6) являются полутеневыми и теневыми (ступени 2-5) и обусловливают более низкие оценки этих фитохор в шкале освещенности.

Экологическое своеобразие каждого типа фитохор не исчерпывается полностью сочетанием этих 2-х факторов. Так, слабую отрицательную корреляцию с ординацией вдоль оси 3 проявляют средние оценки типов по шкалам кислотности почвы и содержания азота в почве (см. таблицу 4.1). Однако для выявления роли этих факторов в распределении растительности необходимы дополнительные прямые исследования их режима. Оценки реакции почвы и содержания в ней азота, полученные при помощи экологических шкал, могут быть до некоторой степени связаны с оценками освещенности и увлажнения, поскольку многие виды – индикаторы кислых и бедных азотом почв (ступени 1-3 в соответствующих шкалах Элленберга) характеризуются светолюбием (ступени 7-9 в шкале освещенности) и приуроченностью к местообитаниям с экстремальными условиями увлажнения (ступени 1-3 и ступени 9-12 соответствующей шкалы). Что касается реальной природной обстановки, то условия увлажнения и освещенности могут являться причиной определенных эдафических условий в экотопе. По крайней мере, содержание азота в почве зависит от ее микробиологической активности, которая обусловлена режимом увлажнения и освещенности (Добровольский, 1968).

Во всяком случае ординация типов фитохор в исследуемой пойме выявляет, что флористический состав их растительности наиболее тесно связан с увлажнением (поемностью) и освещенностью. В таблице 4.2 охарактеризовано

Таблица 4.2. Общая характеристика типов фитохор в растительности поймы р. Нерусса.

№	Обозначения типов в тексте и в приложениях	Краткая синтаксономическая характеристика растительности фитохор*	Доля площади в пойме, %	Характеристика структуры растительности (в скобках – развитые ярусы)	Градации фитохор по антропогенной нарушенности	Градации фитохор по поемности
I	II	III	IV	V	VI	VII
1	U5a	acc.Tilio-Carpinetum, кл.QF, c.Cb	см. № 4**	Лесная (A,B,C)	Малонарушенные	Незаливаемые
2	U5c, U5d	acc.Querco rob.-Pinetum кл.VP, c.DP	3,63	Лесная (A,B,C)	Глубоконарушенные	
3	U5b	кл.Ea c.Fv —* кл.TGs c.Gs	н/опр, <2***	Травяная (C)		
4	P8, U4a**	acc.Tilio-Carpinetum, кл.QF, c.Cb	2,97	Лесная (A,B,C)	Малонарушенные	Краткопоемные
5	U4cd	acc.Tilio-Carpinetum, кл.QF, c.Cb	22,04	Лесная (A,B,C)	Глубоконарушенные	
6	P9b	acc.Ficario-Ulmetum, кл.QF, c.AP	см. № 9	Лесная (A,B,C)		
7	U4b	кл.QF — кл.MA	1,72	Молодая лесная (B,C)		
8	P9a, U4e	кл.MA c.Fp, c.Cyn, c.Ap, c.Cal	7,56	Травяная (C)		
9	P6, P7, U2, U3a	acc.Ficario-Ulmetum, кл.QF, c.AP	2,78	Лесная (A,B,C)	Малонарушенные	Среднепоемные
10	U3b2	acc.Ficario-Ulmetum, кл.QF, c.AP	13,00	Лесная (A,B,C)	Глубоконарушенные	
11	U3b3	acc.Tilio-Carpinetum, кл.QF, c.Cb	см. № 5	Лесная (A,B,C)		
12	P5b	acc.Salicetum triandro-vim.,кл.Sp,c.Sa	см. № 19	Кустарниковая (B,C)		
13	P5c, U3c	кл.MA c.Cal	н/опр, <1	Травяная (C)		

Продолжение таблицы 4.2.

I	II	III	IV	V	VI	VII
14	U3b1	acc.Circaeo-Alnetum, кл.QF, с.AP	см. № 15	Лесная (A,B,C)	Глубоко-нарушенные	Долгопоемные
15	U1c2	acc.Carici elong. Alnetum,кл.Ag,с.Ag	36,08	Лесная (A,B,C)		
16	U1c1	acc.Salicetum pent.-ciner.,кл.Ag,с.Ag	5,02	Кустарниковая (B,C)		
17	P2b, U1b	кл.PM с.Me; кл.MA с.Cal	2,36	Травяная (C)		
18	U1d	acc.Carici elong.-Alnetum,кл.Ag,с.Ag	1,01	Лесная (A,B,C)	Малонарушенные	Особо долго-поемные
19	P4, P5a	acc.Salicetum triandro-vim.,кл.Sp,с.Sa	0,09	Кустарниковая (B,C)		
20	P2a	кл.PM с.Me —кл.Sp,с.Sa —кл.GU с.Nl	н/опр, <1	Молодая лесная (B,C)		
21	P3	кл.IN с.E-Eo; кл.Bt с.Bt; кл.GU с.Nl	н/опр, <1	Травяная (C)		
22	P1, U1a	кл.L с.Lm; кл.P с.N; кл.PM с.Pc	1,75	Травяная (C)		

Примечания.

* Символ «—» обозначает промежуточное положение между указанными синтаксонами.

кл.QF, с.AP – кл.Querco-Fagetea союз Alno-Padion; **с.Cb** – союз Carpinion betuli; **кл.VP, с.DP** – кл. Vaccinio-Piceetea союз Dicrano-Pinion; **кл.Ea с.Fv** – кл.Epilobietea angustifoliae союз Fragarion viridis; **кл.TGs с.Gs** – кл.Trifolio – Geranietea sanguinei союз Geranion sanguinei; **кл.Ag, с.Ag** – кл. Alnetea glutinosae союз Alnion glutinosae; **кл.Sp с.Sa** – кл. Salicetea purpureae союз Salicion albae; **кл.PM с.Me** – кл.Phragmiti-Magnocaricetea союз Magnocaricion elatae; **с.Pc** – союз Phragmition communis; **кл.MA с.Fp** – кл.Molinio-Arrhenatheretea союз Festucion pratensis; **с.Ap** – союз Alopecurion pratensis; **с.Cyn** – союз Cynosurion; **с.Cal** – Calthion; **кл.IN с.E-Eo** – кл.Isoëto-Nanojuncetea союз Elatini-Eleocharition ovatae; **кл.Bt с.Bt** – кл. Bidentetea tripartiti союз Bidention tripartiti; **кл.GU с.Nl** – кл.Galio-Urticetea союз Nardosmion laevigatae; **кл.L с.Lm** – кл. Lemnetea союз Lemnion minoris; **кл.P с.N** – кл. Potametea союз Nymphaeion.

** В ГИС, при помощи к-рой определялись доли площади, не проводится различение данных типов.

*** Фитохоры данных типов не встречаются в пределах модельного участка поймы или не таксированы в ГИС, поэтому доля их площади для всей территории поймы оценена ориентировочно.

соотношение синтаксономической принадлежности фитохор различных типов с градациями режимов поемности и антропогенных нарушений. Также в этой таблице приведены данные о распространении (доле площади) фитохор разных типов в пределах модельного участка исследуемой поймы (кв.101-115 заповедника «Брянский лес»). Как уже говорилось в главе 2, наибольшую площадь занимают в пойме Неруссы вторичные леса, сформировавшиеся после сплошных рубок: долгопоемные – 36,08% (тип U1c2), краткопоемные – 22,04% (тип U4cd), среднепоемные – 13,00% (тип U3b2). Малонарушенными лесами тех же местообитаний (типы U1d, U4a, U3a и ряд других) занято менее 7% территории поймы.

Ординационные диаграммы на рис. 4.1, А и В показывают, что флористический состав малонарушенных и вторичных лесов довольно сходен. То есть флора поймы не трансформировалась сильно под влиянием сплошных рубок с последующим спонтанным лесовосстановлением, даже несмотря на то, что во многих участках рубки, по-видимому, проводились не первый раз за последние 200 лет (см. главу 5). На этом основывается общая оценка растительного покрова исследуемой поймы как относительно хорошо сохранившегося. (Однако, как показано в главе 5, при сплошных рубках резко трансформируется популяционная структура эдификаторов лесных сообществ – древесных видов, вследствие чего некоторые из них могут быть утрачены из растительного покрова.) Наиболее резкие флористические отличия фитохор возникают в том случае, когда антропогенные нарушения растительности сопровождаются глубокими нарушениями почвенного покрова (например, при посадке культур сосны, типы U5b, U5d) или регулярно повторяются в течение многих лет (например, на сенокосах и пастбищах, типы P9a, U4e). Таблица 4.2 позволяет видеть, что фитохоры этих типов распространены в пойме Неруссы менее широко, чем вторичные леса.

Также из таблицы 4.2 видно, что в пойме Неруссы очень незначительно распространена растительность, свойственная геоморфологически молодым местообитаниям, – травяные группировки и ивняки на прирусловых отмелях (типы

P3, P4, P5a). Это характеризует эрозионно-аккумулятивную деятельность речного русла как слабую и воздействующую на растительность очень локально. Тем не менее, в результате этого воздействия в пойме существуют фитохоры перечисленных типов, очень своеобразные по своей флоре (раздел 4.2), и создается определенное своеобразие флоры некоторых лесных фитохор (типы P7, P8), попадающих в зону влияния геоморфологической деятельности русла (раздел 4.5).

В унаследованной пойме различных типов фитохор было выделено больше (19), чем в переработанной пойме (13). Это связано с более высоким разнообразием в ней режимов обоих основных экологических факторов. На территории унаследованной поймы присутствуют, наряду с экотопами различной поемности, также незаливаемые экотопы. В них местами сохранилась малонарушенная лесная растительность, выделенная в отдельный тип (U5a). Если же в незаливаемых экотопах велась хозяйственная деятельность, то создаваемые ею нарушения растительного покрова были более разнообразны, чем в собственно пойменных: это могли быть не только рубки с последующим выкашиванием участков (тип U5c), но и посадка культур сосны (тип U5d) и периодические лесные пожары (тип U5b).

4.2. Растительность особо долгопоемных экотопов.

Фитохоры всех типов, характеризуемых в данном разделе, отнесены к категории малонарушенных (табл. 4.2), поскольку полевые наблюдения и сбор данных об истории природопользования в пойме Неруссы не выявили фактов недавнего широкомасштабного антропогенного уничтожения их растительности. Не исключено, что в отношении некоторых из этих типов фитохор такая точка зрения ошибочна, однако использованные в настоящем исследовании методы и общая информация о соответствующей растительности, имеющаяся в предшествующей геоботанической литературе (Липатова, 1980), не позволяют судить об этом однозначно.

Постоянно обводненные травяные фитохоры переработанной поймы (тип **P1**) описаны в затонах и старицах речного русла, имеющих низкие высотные отметки дна (сопоставимые с отметками дна русла). Дно таких водоемов обычно покрыто

слоем ила мощностью не менее 15 см. Растительность этого типа фитохор – плавающая или прекрепленная водная – относится к классам Lemnetea R. Tx. (пор. Lemnetalia R. Tx. союз Lemnion minoris R. Tx. и пор. Hydrocharietalia союз Hydrocharion Rübel) и Potametea Klika (пор. Potametalia W. Koch союз Nymphaeion Oberd.). Соответственно, наиболее константными являются в них виды: Lemna trisulca L., Hydrocharis morsus-ranae L. и Spirodela polyrrhiza (L.) Shleid., Ceratophyllum demersum L., Potamogeton natans L. и Nuphar luteum (L.) Smith, а также ряд гелофитов – Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb., Equisetum fluviatile L., Rorippa amphybia (L.) Bess., Carex acuta L.; все остальные виды также характеризуются гидрофильностью. Кроме того, для ценофлоры этого типа характерно выраженное светолюбие: все отмеченные в фитохорах виды относятся в шкалах Элленберга к ступеням освещенности с 6 (полусветовые) по 9 (виды исключительно светлых местообитаний). В фитохорах затонов и старичных водоемов отсутствуют древесные виды и почти совсем отсутствуют кустарники, кроме 1 устойчивого к затоплению вида – Salix triandra L., создающего иногда фрагменты яруса B с покрытием не более 5%. Покрытие травяной синузии (ярус C) составляет от 30 до 100%. Видовая насыщенность этих фитохор (здесь и далее – на 100 м^2) очень мала – от 7 до 13; общее число видов, отмеченных в данном типе – 29.

Постоянно обводненные травяные фитохоры унаследованной поймы (тип **U1a**) также описаны в старичных водоемах различной величины и глубины (рис. 2.4). Их растительность, как и у предыдущего типа, относится к классам Lemnetea (пор. Lemnetalia союз Lemnion minoris и пор. Hydrocharietalia союз Hydrocharion) и Potametea (пор. Potametalia союз Nymphaeion). При этом ординационная диаграмма (рис. 4.19) показывает, что различия флор этих 2-х типов по видовому составу достаточно велики. Это связано с тем, что во многих водоемах типа U1a хорошо развита мелководная растительность из травянистых гелофитов (отнесенных в шкале содержания азота в почве к ступеням 5-8), и поэтому общий видовой состав флоры этого типа (72 вида) богаче, чем в типе P1. По той же причине фитохорам типа U1a свойственны более высокие значения видовой насыщенности (13-29). В

водоемах унаследованной поймы ярус А тоже не развит совсем и покрытие яруса В не превышает 30%. В составе яруса В отмечается редкий подрост видов, устойчивых к затоплению стоячими водами, – Salix cinerea L. и Alnus glutinosa (L.) Gaertn. Проективное покрытие яруса С варьирует от 20 до 100%, его высокие значения обусловлены преимущественно обилием мелких плавающих видов – Lemna minor L. и Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. Также константными доминантами этих сообществ являются гелофиты – Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb., Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., Carex acuta L. Флора фитохор этого типа в целом и состав константных видов сходны между собой по спектру экологических групп и характеризуются гидрофильностью (более 80% – виды ступеней 8-12 шкалы увлажнения), светолюбием (более 70% – полусветовые и световые виды ступеней 7-9 шкалы освещенности) и почти равным долевым участием самых разных групп по отношению к содержанию азота в почве (ступени с 4 по 8).

Травяные фитохоры на прирусловых отмелях отнесены к типу **Р3**. Они располагаются в диапазоне высотных отметок 35-100 см на заиленном песке (Приложение 1, почвенная прикопка 8) и включают группировки травянистых растений, относящиеся к классам Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. (пор. Nanojuncetalia Klika союз Elatini-Eleocharition ovatae Pietsch), Bidentetea tripartiti Tx. (пор. Bidentetalia tripartiti союз Bidention tripartiti Rübel) и Galio-Urticetea Passarge (пор. Petasito-Chaerophylletalia Morariu союз Nardosmion laevigatae Klotz et Klock). Синузии деревьев и кустарников в них находятся в самой начальной стадии формирования: присутствуют только прегенеративные особи аллювиальных пионерных ив Salix triandra L., Salix viminalis L., Salix alba L. (несколько реже – Salix fragilis L.), большинство из которых относится к ярусу С. Общее покрытие яруса В обычно не превышает 30%. Общее покрытие яруса С варьирует от 10 до 90%, что связано с периодическими нарушениями травяного покрова при затоплениях или вытаптывании скотом и людьми. Аллювиальность на эти отмели, по-видимому, воздействует слабо, поскольку невелика водность речного русла. Высокая константность и обилие свойственны в этих фитохорах

ряду гигрофильных и гидрофильных видов (ступени шкалы увлажнения от 8 до 10) – например, Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert, Ptarmica cartilaginea (Ledeb. ex Reicheb.) Ledeb., Alisma plantago-aquatica L., Leersia oryzoides (L.) Sw., Rorippa amphybia (L.) Bess. Также, с константностью более 40%, но с малым обилием, встречаются мезофильные виды (ступени 4 и 5) – например, Plantago major L., Herniaria glabra L., Chenopodium album L., Tanacetum vulgare L. Присутствие в этих особо долгопоемных местообитаниях мезофильных видов объясняется тем, что все они в той или иной степени проявляют свойства реактивной стратегии и регулярно рассеивают семена, прорастающие на отмелях во второй половине лета. Но позиции таких видов не являются стабильными в данных фитохорах, на что указывает их невысокое обилие. Реактивными свойствами характеризуются во флоре этого типа также и многие гигрофильные виды, – например, малолетники Bidens tripartita L., Filaginella uliginosa (L.) Opiz, Juncus bufonius L. На отмелях они способны и прорастать, и вегетировать до взрослого состояния, поэтому могут создавать проективное покрытие до 10-15% каждый. Данная флора характеризуется широкими экологическими спектрами и по отношению к другим эдафическим факторам: среди константных видов есть относящиеся в шкале кислотно-щелочной реакции почвы к ступеням от 3-й до 7-й, в шкале содержания азота в почве – к ступеням от 2-й до 8-й. Среди малоконстантных видов есть представители и более экстремальных экологических групп по этим факторам. Кроме того, флора этого типа в целом достаточно светолюбива, но включает и некоторые полутеневые виды (ступени 4-5 шкалы освещенности). По видовой насыщенности – от 27 до 66, в среднем 47 – фитохоры данного типа относятся к наиболее богатым в растительном покрове поймы; общее число видов во флоре фитохор типа Р3 – 138. Такое флористическое и экологическое разнообразие обусловлено периодическими интенсивными нарушениями растительности, ослаблением конкурентных отношений между видами после них, благоприятными условиями для гидрохорной, анемохорной и зоохорной инвазии видов из различных других фитохор и выраженным различием микросайтов в пределах этих фитохор по условиям увлажнения. Ординационные диаграммы (рис. 4.1, А и

В) показывают, что флора этого типа, хотя она и близка к флорам различных других светлых и влажных наземных местообитаний (типы P2b, P4, U1b), довольно своеобразна по сравнению с ними.

Другой тип наземных особо долгопоемных фитохор переработанной поймы – *несомкнутые группировки на пологих берегах стариц* (тип **P2a**). Экотопы, к которым они приурочены, отличаются от прирусловых отмелей подтоплением застойными старичными водами в межень и большим геоморфологическим возрастом (такие берега формировались как прирусловые отмели в тот период, когда современные старицы были участками речного русла). В этих фитохорах имеются древесная и кустарниковая синузии, но нередко их проективное покрытие очень мало – не более 50% в совокупности. В состав этих синузий входят особи гигрофильных пионерных реактивных видов – Salix fragilis L. и Salix triandra L. (наиболее константные виды), Salix alba L., Alnus glutinosa (L.) Gaertn., Salix viminalis L., а также гигромезофильных конкурентных Fraxinus excelsior L. (константность около 50%) и толерантных Salix cinerea L., Padus avium Mill., Ribes nigrum L., Euonymus europaea L. (имеют невысокую константность и малое обилие). Покрытие яруса С варьирует от 15 до 100%, причем покрытие подроста деревьев и кустарников в его составе может в наименее затененных фитохорах достигать 10-15%. В травяной синузии наибольшие константность и обилие свойственны полусветовым и световым видам влажных и переувлажненных местообитаний с достаточно богатыми почвами (Rubus caesius L., Urtica dioica L., Calystegia sepium (L.) R. Br., Lysimachia vulgaris L., Galium palustre L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim.). Но общий состав флоры данного типа включает еще ряд экологических групп по отношению к каждому из этих факторов. Это отчасти связано, так же как и у типа P3, с переменностью их режима, а также объясняется примыканием данных фитохор к краткопоемным (см. рис. 2.3), откуда внедряются некоторые малоконстантные для флоры этого типа виды. В частности, с последним обстоятельством связано то, что на берегах стариц отмечены древесные и травянистые неморальные виды, доля которых составляет 13% от общего числа видов (91) флоры этого типа. Видовая насыщенность этих фитохор меньше, чем в

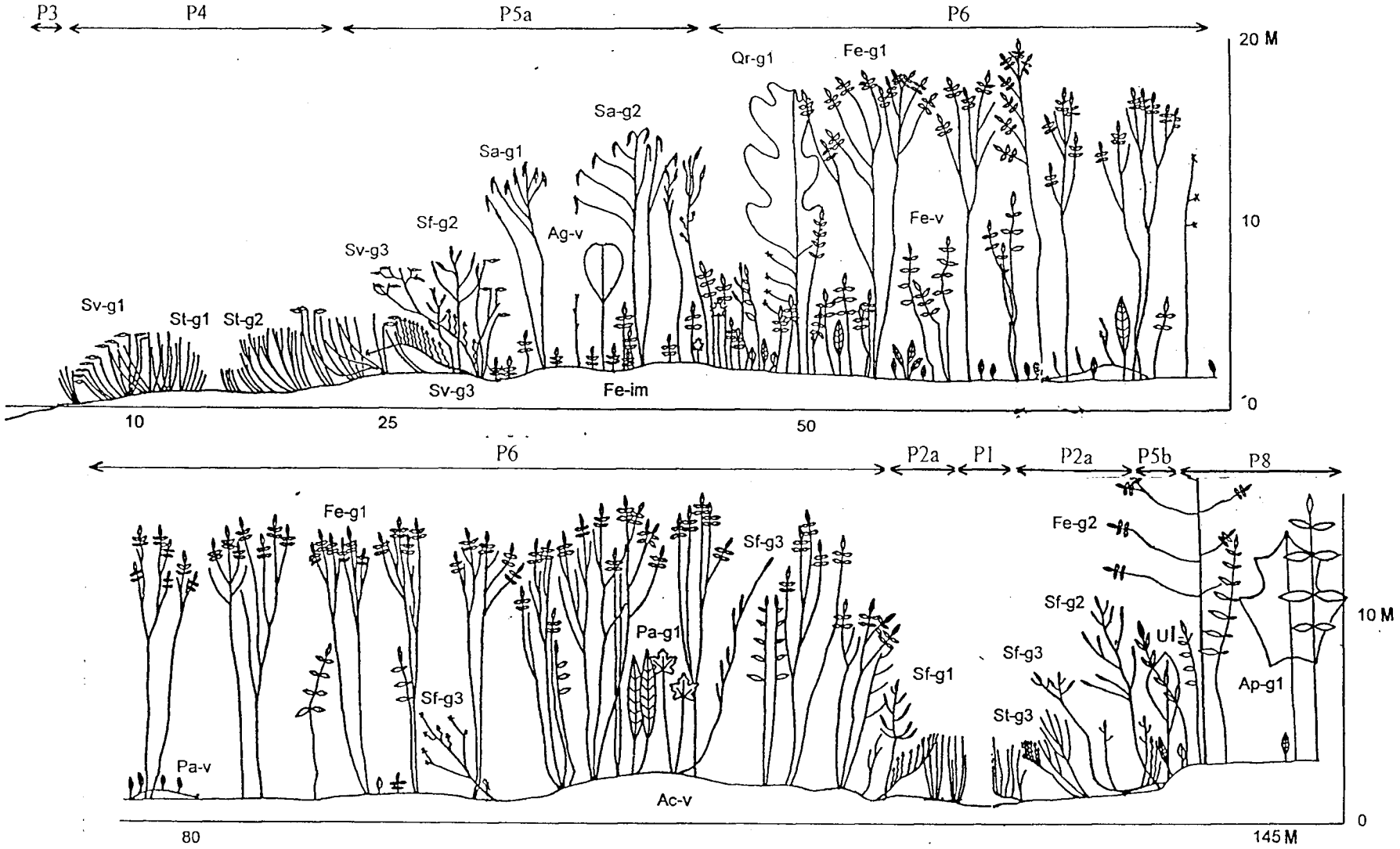


Рис. 4.2. Вертикальная структура малонарушенной растительности в переработанной пойме. Виды растений: Sa – ива белая, Sf – ива ломкая, St – ива трехтычинковая, Sv – ива корзиночная, Qr – дуб черешчатый, Fe – ясень обыкновенный, Ul – вяз гладкий, Ac – клен полевой, Ap – клен остролистный, Ag – ольха черная, Pa – черемуха птичья. im, v, g1, g2, g3 – стандартные обозначения онтогенетических состояний. P1, P2a, P3, P4, P5a, P5b, P6, P8 – типы фитохор (см. текст).

предыдущем типе P3, – от 27 до 33. В синтаксономическом отношении растительность этих фитохор занимает промежуточное положение (рис. 4.1, А и В) между ивняками класса Salicetea purpureae Moor (типы P4, P5a, P5b), влажными лугами класса Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak (типы P2b, U1b) и черноольховыми лесами класса Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. (типы U1c1, U1c2, U1d).

Фитохоры 2-х следующих типов, хотя и относятся к категории особо долгопоемных по значениям их высотных отметок, достаточно свободно дренируются в межень, благодаря близкому расположению русла, а также включают повышенные среднепоемные микросайты. В тип **P4** объединены *фитохоры молодых ивняков на прирусловых отмелях*, растительность которых относится к acc. Salicetum triandro-viminalis Lohm. класса Salicetea purpureae Moor (пор. Salicetalia purpureae Moor союз Salicion albae (Soo) Tx.). Участки отмелей, к которым они приурочены, занимают более высокое положение, чем фитохоры типа P3, и не контактируют с руслом в межень непосредственно (рис.4.2). Таким участкам свойственны слаборазвитые аллювиальные дерновые кислые слоистые почвы с очень малой мощностью гумусового горизонта (Приложение 1, почвенная прикопка 9). Также тип P4 отличается от типа P3 хорошо сформированной синузией кустарников, в которой представлены реактивные пионерные виды ив Salix triandra L., Salix viminalis L., Salix acutifolia Willd. и некоторые устойчивые к затоплению толерантные виды (например, Padus avium Mill.). Общее покрытие яруса B, создаваемое этими кустарниками, – от 50 до 90% и более. Древесная синузия в фитохорах типа P4 находится в стадии формирования: обычен подрост Salix fragilis L., Salix alba L., а также Fraxinus excelsior L., Quercus robur L., Alnus glutinosa (L.) Gaertn. и ряда других видов, но он относится преимущественно к ярусу C, а взрослые особи древесных видов отсутствуют. Покрытие яруса C, как и у описанных ранее типов, сильно варьирует – от 20 до 80%. Для травяной синузии этих фитохор характерно преобладание видов свежих, влажных и переувлажненных почв – Mentha arvensis L., Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert, Ptarmica cartilaginea (Ledeb. ex Reicheb.) Ledeb., Rubus caesius L., Glechoma

hederacea L., Equisetum arvense L. и др. (их спектр по отношению к содержанию азота в почве – от 2-й до 8-й ступени соответствующей шкалы). Также в этих фитохорах наблюдается высокая константность некоторых многолетних светолюбивых мезофильных видов, например, Bromopsis inermis (Leyss.) Holub (обилие достигает 2 баллов), Tanacetum vulgare L., Achillea millefolium L. Однако несмотря на это, в целом флора данного типа по видовому составу сходна с флорами других типов особо долгопоемных наземных местообитаний, особенно с типом U1b (рис.4.1, А). Большинство видов флоры данного типа относится к 6-8-й ступеням шкалы освещенности, присутствуют в ней также виды 9-й ступени, то есть она достаточно светолюбива, как и флоры, описанные ранее. По видовой насыщенности (от 46 до 65, в среднем - 56) и общему числу видов флоры (148) данный тип фитохор является в растительном покрове поймы одним из самых богатых. Как и для типа P3, это является следствием частых нарушений растительности и благоприятных условий для инвазии видов различными способами.

Фитохоры старых древесно-кустарниковых ивняков в молодых массивах переработанной поймы – тип **P5a** – отличаются от фитохор только что рассмотренного типа P4 степенью развития кустарниковой и древесной синузий. Особи доминирующих в них кустарниковых видов ив Salix triandra L., Salix viminalis L., Salix acutifolia Willd., находятся в средневозрастном или старом генеративнном состоянии. Присутствуют в этих фитохорах также генеративные особи Salix fragilis L. и Salix alba L., формирующие ярус А, который других древесных видов не включает и часто характеризуется малым проективным покрытием. Покрытие яруса В составляет от 20 до 90%. В его составе в различных фитохорах этих типов отмечен, кроме упоминавшихся кустарниковых видов ив, подрост Fraxinus excelsior L., Acer negundo L и Alnus glutinosa (L.) Gaertn. Видовой состав подроста древесных видов в ярусе С несколько расширяется в этих фитохорах, по сравнению с предыдущим типом, за счет малоконстантных видов (Malus sylvestris Mill., Acer platanoides L., Acer negundo L.). В синтаксономическом отношении растительность фитохор типа P5a относится к acc. Salicetum triandro-

viminalis (класс Salicetea purpureae, пор. Salicetalia purpureae, союз Salicion albae). Перечисленные выше отличия фитохор старых ивняков типа **P5a** от молодых ивняков (тип P4) обусловлены расположением первых: они больше удалены от русла и одновременно приближены к старым массивам переработанной поймы (рис. 2.3). В то же время, в отличие от фитохор типа P2a на берегах стариц, фитохоры ивняков типа P5a лучше дренируются в межень. Благодаря такому расположению, из луговых и лесных фитохор старых массивов в ивняки типа P5a распространяются различные мезофильные или гигромезофильные многолетние виды (ступени 5 и 6 шкалы увлажнения) – Urtica dioica L., Glechoma hederacea L., Calystegia sepium (L.) R. Br., Lysimachia nummularia L., Bromopsis inermis (Leyss.) Holub, Aegopodium podagraria L.), которые в фитохорах рассмотренных ранее типов (P3, P4, P2a) всегда занимают подчиненное положение или совсем отсутствуют. Они имеют возможность там приживаться и достигать довольно стабильных позиций (высокого покрытия), поскольку нарушения растительности в старых ивняках не настолько регулярны, как на отмелях. Наряду с ними высокую константность и обилие проявляют в старых ивняках более гигрофильные многолетние виды (ступени 7-9) – Rubus caesius L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Angelica archangelica L., Agrostis gigantea Roth, Mentha arvensis L., которые для молодых ивняков тоже менее характерны. Общее проективное покрытие яруса С в старых ивняках варьирует от 40 до 90%. Возможно, его меньшая (по сравнению с молодыми ивняками) вариабельность связана с меньшей интенсивностью вытаптывания этих фитохор, которые труднопроходимы из-за большого количества валежа. Состав экологических групп по отношению к содержанию азота в почве у флоры этого типа достаточно сходен с рассмотренными ранее. Спектр константных видов по отношению к освещенности у нее тоже сходен с предыдущими типами. Можно отметить также, что среди видов с малой константностью и низким обилием (не имеющих стабильных позиций) в этих старых ивняках отмечено даже несколько теневыносливых (ступень 2) неморальных видов: Mercurialis perennis L., Epipactis helleborine (L.) Crantz. Видовая насыщенность фитохор этого типа достигает довольно высоких для

исследуемого района значений – от 21 до 53, в среднем – 32; общее число видов их флоры – 164.

Очень своеобразны по сравнению со всеми рассмотренными ранее типами фитохоры *обводненных малонарушенных черноольховых лесов* (тип **U1d**), располагающиеся в особо долгопоемных и долгопоемных ложбинах и межгривных понижениях (рис. 4.3). Выявить эти фитохоры помогает анализ лесоустроительных материалов, в которых приводятся данные о возрасте их древостоя – 80-90 лет (максимальный возраст черноольшаников на территории исследуемой поймы). Это свидетельствует о том, что сплошные рубки не проводились в них в течение периода примерно такой продолжительности. В настоящее время в пойме Неруссы их очень мало (см. таблицу 4.2). Характерной особенностью этих лесных фитохор является невысокое проективное покрытие яруса А (40-75%) и резкая мозаичность микрорельефа, созданного среди затопленного пространства приствольными повышениями доминирующего древесного вида Alnus glutinosa (L.) Gaertn. и кочкообразующими травянистыми видами (Сарычева, 1998; Евстигнеев, Сарычева, 1999). Проективное покрытие яруса В – от 5 до 50%. В нем отмечается подрост ольхи черной, березы пушистой, вяза гладкого, дуба и клена остролистного (последних двух видов – единично) и различные кустарниковые виды – Salix cinerea L. Ribes nigrum L. Padus avium Mill., Frangula alnus Mill. (последние 2 приурочены только к приствольным повышениям ольхи). В связи с постоянной обводненностью этих фитохор только плавающие травянистые виды, например, Lemna trisulca L. и Hottonia palustris L., достигают в них покрытия до 3-4 баллов. Также в травяной синузии проявляют константность виды переувлажненных и влажных почв: Galium palustre L., Caltha palustris L., Cicuta virosa L., Carex pseudocyperus L., Thyselinum palustre (L.) Rafin., Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb., Carex elongata L., Impatiens noli-tangere L., Athyrium filix-femina (L.) Roth, Thelypteris palustris Schott (последние 4 из них являются полутеневыми – относятся в шкале освещенности к ступеням 4 и 5, а остальные – полусветовые и световые). В системе эколого-флористической класификации растительность этих черноольховых фитохор принадлежит к асс. Carici elongatae –

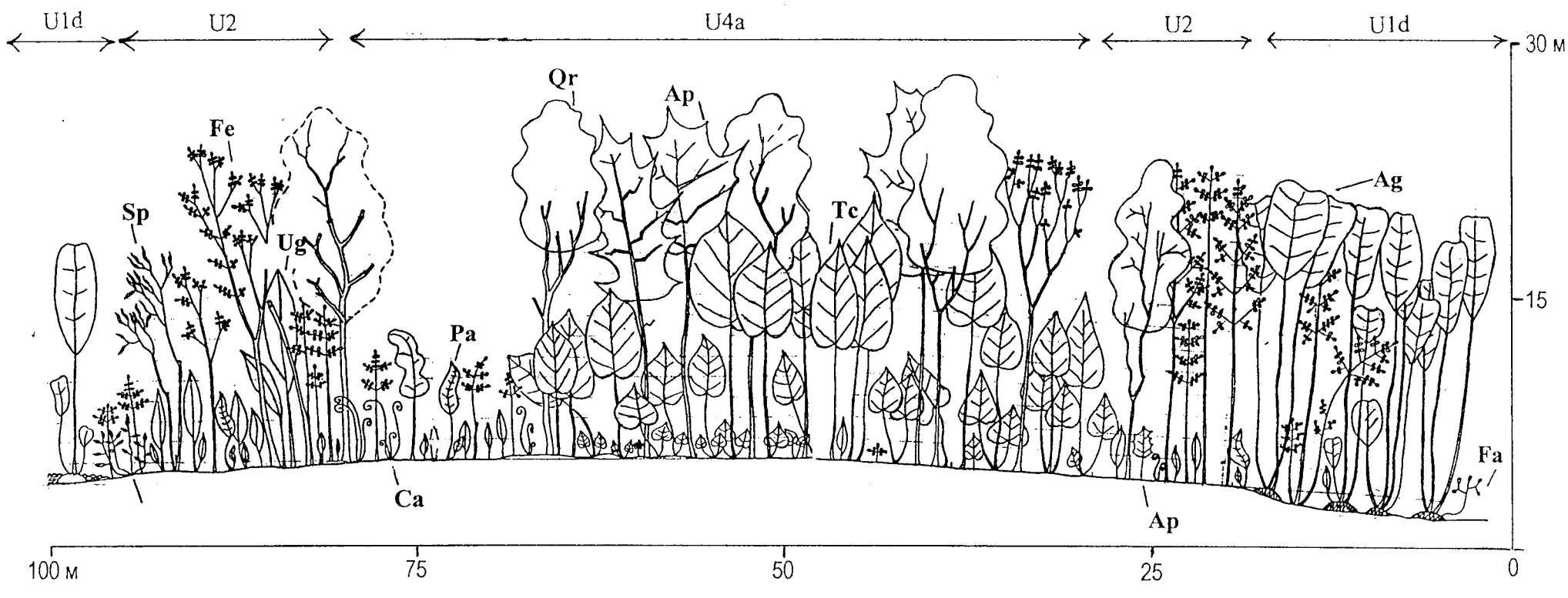


Рис. 4.3. Вертикальная структура малонарушенной лесной растительности в унаследованной пойме. Виды растений: Qr – дуб черешчатый, Fe – ясень обыкновенный, Ap – клен остролистный, Ag – ольха черная, Sp – ива пятитычинковая, Pa – черемуха птичья, Ca – лещина обыкновенная, Sc – ива пепельная, Fa – крушина ломкая. Пунктиром обозначены мертвые деревья. U1d, U2, U3a, U4a – типы фитохор (см. текст).

Alnetum Koch (класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx., пор. Alnetalia glutinosae Tx., союз Alnion glutinosae Müller et Görs). Их видовая насыщенность – 36-43, в среднем – 41 (несколько выше, чем в наземных лесных сообществах), общее число видов – 66. В исследуемой пойме наиболее высокое сходство с фитохорами этих типов по флористическому составу (рис. 4.1, А и В) проявляют типы U1c1 и U1c2, тоже отнесенные к классу Alnetea glutinosae, и другие типы особо долгопоемных и долгопоемных фитохор (P2a, P2b, U1a, U1b).

4.3. Растительность долгопоемных экотопов.

Фитохоры всех типов, охарактеризованных в этом разделе, располагаются в отрицательных формах мезорельефа. Несмотря на то, что высотные отметки многих этих местообитаний формально принадлежат к категории среднепоемных (см. Приложение 2), в них проявляется остаточная поемность (Раменский, 1938; Куркин, 1987) за счет плохого дренажа и высокого стояния грунтовых вод в межень. В наибольшей степени это замечание относится к типам фитохор унаследованной поймы: они сильно удалены от русла реки, в которое должны поступать стекающие с поймы воды, и поэтому некоторые из них в дождливые годы обводнены постоянно. Обследование этих фитохор показало также, что все они глубоко нарушены хозяйственной деятельностью, которой эпизодически или регулярно подвергались в последние десятилетия. Наиболее очевидным признаком их нарушенности является отсутствие в них в настоящее время сформированной древесной синузии (яруса А) или демографическая структура этой синузии (см. главу 6) в фитохорах тех типов, где она присутствует.

Влажные травяные фитохоры переработанной поймы (тип **P2b**) располагаются в межгривных понижениях старых массивов с высотными отметками дна 230-270 см или в разделяющих массивы крупных ложбинах. В связи с остаточной поемностью этих местообитаний среди константных видов флоры фитохор данного типа более 50% составляют виды влажных почв (такие как Carex acuta L., Lysimachia vulgaris L., Scutellaria galericulata L., Ranunculus repens L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Galium palustre L., Lycopus europaeus L., Epilobium palustre L., Geum rivale L., Alopecurus pratensis L.), еще около 25% – виды свежих почв

(например, Potentilla anserina L., Lysimachia nummularia L., Urtica dioica L., Festuca pratensis Huds.), и чуть менее 10% – виды переувлажненных наземных местообитаний (Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb., Equisetum fluviatile L.), а среди видов с малой константностью есть и земноводные виды (Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray, Callitriche cophocarpa Sendter). Однако также около 3% константных видов мезофильны, а с учетом видов с малой константностью доля мезофильных видов достигает во флоре этого типа почти 20%, причем некоторые из них бывают и доминантами (Achillea millefolium L., Phleum pratense L., Geum urbanum L.). Это связано с большой площадью среднепоемных склонов во многих понижениях и с периодическими летними засухами, при которых даже в понижениях сильно снижается уровень грунтовых вод. Также более половины всех видов этой флоры (и более половины константных видов – тоже) характеризуется светолюбием и только около 20% их – полусветовые (например, Galium palustre L., Ranunculus repens L.) и полутеневые (например, Stellaria palustris Retz., Geum urbanum L.). Общее проективное покрытие яруса С составляет в этих фитохорах от 80 до 100%. Видовая насыщенность в этом типе – от 27 до 45 (несколько меньше, чем в ивняках молодых массивов и в более сухих травяных фитохорах типа Р9а), общий объем флоры – 143 вида. Растительность фитохор данного типа занимает промежуточное положение между классами Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak (пор. Magnocaricetalia Pignatti союз Magnocaricion elatae Koch) и Molinio-Arrhenatheretea Tx. (пор. Molinietalia Koch союз Alopecurion pratensis Passarge); видимо, различные конкретные фитохоры этого типа можно относить либо к одному из этих классов, либо к другому. Древесная и кустарниковая синузии в таких понижениях практически не развиты. Это связано, прежде всего, с регулярным сенокошением и выпасом, которые проводились по всей переработанной пойме до недавнего времени (а во многих из описанных фитохор проводятся и сейчас). Единично в фитохорах этого типа отмечены взрослые особи Salix fragilis L. и имматурные или ювенильные особи некоторых других древесных видов (Salix alba L., Pyrus communis L., Quercus robur L.) и кустарников (Salix cinerea L., Salix triandra L.).

Фитохоры следующих 3-х типов располагаются в одних и тех же экотопах – углублениях мезорельефа унаследованной поймы – и нередко вместе входят в состав переувлажненных глубоконарушенных сообществ. Причина их нарушенности, видимо, заключается в том, что в засушливые годы эти ложбины пересыхают в середине лета и становятся доступны для посещения, проведения сенокошения и рубок. В последние десятилетия интенсивность и регулярность этих нарушений резко снизились, однако этого периода было недостаточно для восстановления древесной синузии на всей территории таких ложбин. Для приживания в этих фитохорах семенного возобновления деревьев необходимо наличие валежа или пристволового микрорельефа, как и в фитохорах типа U1d, поскольку в дождливые годы ложбины унаследованной поймы отстаются затопленными все лето и даже в засушливые годы долго подтапливаются грунтовыми водами. Поэтому сейчас, после многолетнего проведения хозяйственной деятельности и изъятия взрослых деревьев, в этих сообществах мало соответствующих микросайтов, сильно затруднено восстановление древесной синузии и резко выражена мозаика фитохор, имеющих разную ярусную структуру.

Влажные травяные фитохоры унаследованной поймы (тип **U1b**) довольно сходны с фитохорами типа P2b по общему составу флоры (рис. 4.1, A и B) и синтаксономическому положению – между классами Phragmiti-Magnocaricetea (пор. Magnocaricetalia, союз Magnocaricion elatae) и Molinio-Arrhenatheretea (пор. Molinietalia, союз Alopecurion pratensis). Они описаны в углублениях мезорельефа с высотными отметками дна 160-260 см. Проективное покрытие яруса A в них составляет 0-50%, яруса B – 0-40% (высокие значения покрытия этих ярусов создаются рядом с опушками кратко- и среднепоемных лесов, за счет бокового затенения; см. рис. 2.4). Из древесных видов в них отмечены с невысокой константностью Fraxinus excelsior L., Alnus glutinosa (L.) Gaertn., из кустарниковых – Salix cinerea L. Проективное покрытие яруса C составляет 30-100%. В нем изредка отмечается подрост Quercus robur L. и Fraxinus excelsior L. Константными доминантами травяной синузии являются виды влажных и переувлажненных почв Stachys palustris L., Symphytum officinale L., Galium palustre L., Lysimachia vulgaris

L., Mentha arvensis L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Carex acuta L. (ступени 7-9 шкалы увлажнения). Также в них проявляет высокую константность гигромезофильный реактивный вид Urtica dioica L. (ступень 6), который осуществляет семенную инвазию в наиболее долгопоемные и свободные от наземной растительности микросайты этих фитохор, когда они пересыхают летом. С константностью не более 60% в этих фитохорах также встречаются такие виды переувлажненных почв как Carex vesicaria L., Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb. и гигромезофильный вид Calystegia sepium (L.) R. Br. Видовая насыщенность этих фитохор – 18-33, общее число видов – 165.

Кустарниковые фитохоры в межгривных понижениях унаследованной поймы (тип **U1c1**) описаны на высотных отметках 200-250 см. Их растительность относится к acc. Salicetum pentandro-cinereae (Almq.) Passarge (класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. пор. Alnetalia glutinosae Tx. союз Alnion glutinosae Müller et Görs). Ярус А в них практически не развит: присутствуют единичные взрослые деревья Alnus glutinosa (L.) Gaertn. или Betula pubescens Ehrh., создающие проективное покрытие 0-20%. Доминантом яруса В является Salix cinerea L., создающая покрытие до 95%. В связи с сильным затенением, созданным зарослями ивы пепельной, проективное покрытие травяной синузии в ярусе С может составлять не более 15%, но в разрежениях ивняка достигает 100%. В этих фитохорах константны травянистые виды влажных и переувлажненных почв (Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Galium palustre L., Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., Carex vesicaria L., Solanum dulcamara L., Stachys palustris L.). На микроповышениях (остатках приствольных повышений, валеже) в этих фитохорах отмечаются имматурные особи Frangula alnus Mill. и Ribes nigrum L. Видовая насыщенность обводненных ивняков типа U1c1 составляет 23-42, общее число видов – 87.

Тип **U1c2** включает фитохоры *вторичных средневозрастных (40-60 лет) черноольховых лесов унаследованной поймы*, также расположенные на высотных отметках 200-250 см. Флора фитохор данного типа по видовому составу близка к флорам типов U1c1 и U1d (рис. 4.1, А), а также U1b и P2b (рис. 4.1, В). Их

растительность, вместе с типом малонарушенных черноольховых лесов U1d, отнесена к асс. Carici elongatae – Alnetum. Как и фитохоры типа U1d, вторичные черноольховые леса типа U1c2 характеризуются невысоким проективным покрытием яруса А (30-60%), в котором были отмечены Alnus glutinosa (L.) Gaertn., Betula pubescens Ehrh. и Quercus robur L. Невелико у них и покрытие яруса В (5-50%), включающего обычно Salix cinerea L. и Ribes nigrum L., а также Padus avium Mill, Corylus avellana L., подрост Acer platanoides L. и Sorbus aucuparia L. (последние 4 вида – с низкой константностью и очень малым обилием, только на приствольных повышениях ольхи). Проективное покрытие яруса С составляет 30-80%. Константные доминирующие травянистые виды этих фитохор – Carex vesicaria L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Galium palustre L., Cicuta virosa L., Solanum dulcamara L., Carex elongata L., Impatiens noli-tangere L., Lycopus europaeus L. (то есть практически те же виды влажных и переувлажненных почв, что и в фитохорах типов U1d и U1c1). Видовая насыщенность вторичных черноольховых лесов – 26-39, общее число отмеченных в них видов – 60. Как можно видеть из таблицы 4.2, в модельном участке поймы средневозрастные леса асс. Carici elongatae – Alnetum занимают около 36% территории. Эти данные не совсем точны, поскольку в ГИС, при помощи которой они были получены, недостаточно отражена комплексность растительного покрова, характерная для каждого таксационного выдела поймы. В действительности указанную долю площади в модельном участке поймы занимают сложные комплексы, включающие вместе с фитохорами типа U1c2 некоторые фитохоры типов U1c1 и U1b, а также фитохоры типа U3b1 (см. ниже).

Фитохоры типа **U3b1** также являются *вторичными средневозрастными (40-70 лет) черноольховыми лесами унаследованной поймы*, но отличаются от предыдущего типа тем, что располагаются не в ложбинах, а на положительных формах рельефа с высотными отметками 230-250 см – низких гривах, нижних частях склонов высоких грив. Эти экотопы дренируются в межень, но постоянно испытывают подтопление грунтовыми водами (Приложение 1, почвенная прикопка 10). В древостое фитохор этого типа всегда преобладает Alnus glutinosa

(L.) Gaertn., также нередко отмечается Fraxinus excelsior L., а как примесь и с константностью не более 40% – Betula pendula Roth, Quercus robur L., Ulmus laevis Pall., Acer platanoides L. Общее проективное покрытие яруса А составляет 20-80%, яруса В – 5-70%. Доминирует в кустарниковой синузии Padus avium Mill., также в ней часто, но с небольшим покрытием, отмечаются Ribes nigrum L. и Corylus avellana L. Таким образом, компонентом древесной и кустарниковой синузии в фитохорах этого типа являются неморальные виды, наряду с видами черноольховой ЭЦГ. Проективное покрытие яруса С составляет от 30 до 95%. Доминирующими и наиболее константными травянистыми видами в нем являются Urtica dioica L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Glechoma hederacea L., Lysimachia vulgaris L., Humulus lupulus L. Менее константны (до 60%) такие доминирующие виды как Geum urbanum L., Impatiens noli-tangere L., Rubus caesius L., а также некоторые ассектаторы – Aegopodium podagraria L., Chrysosplenium alternifolium L. То есть большинство константных видов флоры этого типа относятся к 6-8-й ступеням шкалы увлажнения (виды влажных почв), но общий видовой состав включает также виды 5 и 9 ступеней. Также флору этого типа можно охарактеризовать как достаточно светолюбивую: в общем списке преобладают полусветовые виды 7-й ступени, хотя есть и неморальные теневые виды 2-й и 3-й ступеней (Mercurialis perennis L., Galium odoratum (L.) Scop.), как и в краткопоемных лесных фитохорах. Видовая насыщенность этих фитохор составляет – 20-35, общее число видов их флоры – 108. Перечисленные особенности флористического состава (сочетание во всех синузиях неморальных и черноольховых видов) позволяет отнести растительность этого типа к асс. Circaeo-Alnetum Oberd. (класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, пор. Fagetalia sylvaticae Pawlowski, союз Alno-Padion Knapp). Как можно видеть на рис. 4.1 (А и В), фитохоры этого типа по видовому составу флоры занимают промежуточное положение между остальными долгопоемными фитохорами (типы U1c1, U1c2, U1d, P2b, P2a) и среднепоемными лесными фитохорами (типы U2, U3b2, P6). Также они расположены на ординационной диаграмме (рис. 4.1, А) достаточно близко от краткопоемных травяных фитохор типов U4e и P9a, вследствие того что ряд полусветовых видов

(Veronica longifolia L., Ranunculus repens L., Lysimachia nummularia L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Geum rivale L.) произрастают как на сенокосных лугах, так и в этих вторичных черноольховых лесах. Данных о распространении лесов этого типа на территории поймы Неруссы в настоящее время нет (см. табл. 4.2), поскольку они обычно входят в состав сложных комплексов растительности, которые при проведении лесоустройства и создании ГИС были целиком охарактеризованы как принадлежащие к асс. Carici elongatae – Alnetum.

4.4. Растительность среднепоемных экотопов.

В отдельный тип фитохор – **P5c** – выделены в переработанной пойме *небольшие поляны в молодых пойменных массивах*, немногочисленные и включающие долгопоемные и среднепоемные микросайты. Развитые ярусы А и В на таких полянах отсутствуют (могут присутствовать единичные особи деревьев и кустарников, создающие проективное покрытие до 50-70%, но при этом всегда существует боковая подсветка). Общий видовой состав флоры этих полян сходен, с одной стороны, с флорами других осветленных фитохор переработанной и унаследованной поймы (лугов типов P9a и U4e, небольших полян типа U3c) (рис. 4.1, А). Это обусловлено присутствием таких световых и полусветовых видов как Achillea millefolium L., Poa angustifolia L., Phleum pratense L., Elytrigia repens (L.) Nevski, Galium mollugo L., Rumex confertus Willd., Lathyrus pratensis L. и др. Также флора прирусловых полян по присутствию ряда видов (Glechoma hederacea L., Rubus caesius L., Mentha arvensis L., Urtica dioica L., Lycopus europaeus L. и др.) сходна с флорами прирусловых ивняков и широколиственных лесов (типы P5a, P5b, P6, P8), фитохоры которых располагаются обычно поблизости от этих полян. По тем же видам она отчасти сходна и с флорой экотонных опушечных фитохор унаследованной поймы типа U2 (рис. 4.1, В). Видимо, растительность этого типа следует относить к союзу Calthion Tx. пор. Molinietalia Koch. кл.Molinio-Arrhenatheretea Tx, но до конца ее синтаксономическая принадлежность сейчас не ясна.

Обращает на себя внимание то, что в фитохорах полян типа P5c наблюдается довольно высокое проективное покрытие подроста древесных широколиственных видов Quercus robur L. и Acer platanoides L. (до 10-15% у каждого), причем этот

подрост включает особей не только ювенильного и имматурного, но и виргинильного онтогенетического состояния. Проективное покрытие яруса С на таких полянах всегда бывает не ниже 60%, даже несмотря на большую вероятность затопления и вытаптывания. Однако из-за усиленного вытаптывания некоторых полян и одновременно краткопоемного режима на них видовая насыщенность в фитохорах этого типа может быть существенно ниже, чем в ивняках, – от 19 до 43, в среднем – 31. Общее число видов их флоры – 83. Происхождение и поддержание таких полян может быть связано как с антропогенными причинами (вся переработанная пойма регулярно используется либо для выпаса скота, либо с рекреационными целями), так и с зоогенными (в прирусловых молодых и старых ивняках часто отмечаются случаи уничтожения кустарников бобрами). Однако крупных полян, целиком созданных бобрами, в современном растительном покрове переработаной поймы не наблюдается из-за ее постоянного посещения людьми и низкой плотности бобровой популяции в настоящее время. Поэтому антропогенный фактор, вероятно, следует все же считать основной причиной существования фитохор данного типа.

Фитохоры *небольших лесных среднепоемных полян унаследованной поймы* (тип **U3c**) немногочисленны в пойме Неруссы; все они имеют антропогенное происхождение. Проективное покрытие яруса А в них не превышает 10% и создается только боковым затенением древостоя соседних лесных фитохор. В ярусе В отмечен обильный подрост и взрослые деревья Ulmus laevis Pall., а также подрост Betula pendula Roth, Fraxinus excelsior L., Quercus robur L., Populus tremula L. Общее проективное покрытие этого яруса может составлять от 5 до 60%. Таким образом, как и в переработанной пойме, наличие полян создает возможность для приживания подроста дуба и других светолюбивых видов, не возобновляющихся под пологом леса. Из кустарниковых видов в ярусе В отмечены Padus avium Mill. (иногда доминирует с покрытием до 3 баллов) и Corylus avellana L. (с небольшим покрытием). Покрытие яруса С составляет 90-100%. В нем могут доминировать световые и полусветовые виды Rubus caesius L., Urtica dioica L., Geum rivale L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Calamagrostis canescens (Web.) Roth, Ptarmica

cartilaginea (Ledeb. ex Reicheb.) Ledeb., а также могут присутствовать Glechoma hederacea L., Lysimachia vulgaris L., Aegopodium podagraria L., Convallaria majalis L. (последние 2 – полутеневые). Видовая насыщенность на этих полянах – 24-47, то есть бывает на том же уровне, что и в лесных сообществах, но может достигать и таких значений, которые отмечаются на крупных лугах типов U4e и P9a. Общее число выявленных на этих полянах видов – 88. По видовому составу эта флора сходна с флорой лугов (типы U4e и P9a) и небольших полян переработанной поймы (тип P5c), а также с флорой окружающих эти фитохоры среднепоемных лесов типов U3b2, U3a и P9b (рис. 4.1, A и B). Синтаксономическое положение растительности этих полян, видимо, сходно с указанным для типа P5c: союз Calthior пор. Molinietalia кл.Molinio-Arrhenatheretea.

Фитохоры среднепоемных старых ивняков (тип **P5b**) располагаются так, что непосредственно контактируют с краткопоемными фитохорами широколиственных лесов типа P8 в старых пойменных массивах и с ивняками типа P5a (рис. 2.3). Структура и состав ярусов A и B у фитохор этого типа сходны с описанными для типа P5a (раздел 4.2). Основное отличие фитохор типа P5b от ивняков типов P5a и P4 связано с тем, что первые не только примыкают к старым широколиственным лесам, но и сами включают краткопоемные микросайты. Поэтому в их ярусе C отмечается подрост не только Fraxinus excelsior L., но и Acer platanoidesL., Ulmus laevis Pall., а также различные мезофильные полутеневые (ступени шкалы освещенности 4 и 5) травянистые виды. Так, довольно высокое покрытие (до 3 баллов) наблюдается в этих фитохорах у неморального вида Aegopodium podagraria L., также в них встречаются и другие полутеневые виды: неморальные – Geum urbanum L., Lamium maculatum (L.) L., Elymus caninus (L.) L., и бореальный – Moehringia trinervia (L.) Clairv. На ординационных диаграммах (рис. 4.1, A и B) ивняки типа P5b также занимают промежуточное положение между остальными прирусловыми ивняками и типами широколиственно-лесных фитохор переработанной поймы (P6, P8). В синтаксономическом отношении их можно охарактеризовать как принадлежащие к acc. Salicetum triandro-viminalis Lohm. Видовая насыщенность в среднепоемных старых ивняках несколько ниже, чем в других

типах ивняков этой ассоциации – от 33 до 43; общее число видов во флоре данного типа – 91.

Большие значения высотных отметок у тех форм рельефа, к которым приурочены фитохоры типа P5b, свидетельствуют, что участки под ними являются в переработанной пойме более старыми, чем участки под фитохорами с ивняками типа P5a или полянами типа P5c. Видимо, фитохоры типа P5b вторично формируются после нарушений предшествующей растительности, так как в них в настоящее время отсутствуют взрослые особи широколиственных древесных видов, которые произрастают на соседних с ними среднепоемных и краткопоемных участках. В таком случае наблюдаемый современный флористический состав этих фитохор объясняется тем, что инвазия древесных и травянистых видов в нарушенные участки происходит как с ближайших прирусловых отмелей и ивняков, так и из широколиственных лесов примыкающих старых массивов. При этом древесные виды широколиственных лесов по скорости инвазии явно отстают от пионерных реактивных ив, а соотношение скоростей инвазии трав может быть различным.

Тип **P6** включает фитохоры *молодых и средневозрастных ясеневых лесов переработанной поймы*, расположенных в молодых массивах в диапазоне высотных отметок 200-260 см, то есть включающих долгопоемные и даже особо долгопоемные микросайты. Относительно происхождения их растительности можно повторить то же замечание, которое было сделано в начале раздела 4.2: свидетельств ее явной вторичности при обследовании не обнаружено, поэтому в данной работе эти леса рассматриваются как первичные и малонарушенные. Ординационная диаграмма на рис. 4.1, B показывает, что их флора близка к флоре других фитохор переработанной поймы – среднепоемных (типы P5b, P5c, P7) и краткопоемных (тип P8), имеющих различную синтаксономическую принадлежность. В то же время диаграмма на рис. 4.1, A показывает заметное сходство флоры типа P6 с флорами среднепоемных лесов унаследованной поймы типов U2 и U3b2, относящихся к acc. Ficario-Ulmetum Knapp (класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, пор. Fagetalia sylvaticae Pawlowski, союз Alno-Padion Knapp). Поэтому и леса фитохор типа P6 были отнесены именно к этой ассоциации.

Для них характерно наличие яруса А и яруса В, в которых доминирует Fraxinus excelsior L., и высокое суммарное проективное покрытие этих ярусов – до 80-90%. Кроме ясеня в состав яруса А входят Salix fragilis L. (с константностью около 80%) и Salix alba L. (с константностью не более 40%). В составе яруса В из древесных видов может присутствовать Acer platanoides L. и, изредка, Acer campestre L. – оба с невысоким проективным покрытием. Из кустарниковых видов в составе яруса В постоянно присутствует Padus avium Mill., а также отмечены Euonymus europaea L., Corylus avellana L., Salix triandra L. При этом бересклет европейский является постоянным компонентом яруса С, где клоны его ювенильных и имматурных особей могут создавать покрытие до 20%.

Большинство видов флоры ясеневых лесов типа Р6 – полусветовые и световые. Из них доминантами в травяном покрове являются Glechoma hederacea L., Urtica dioica L., Rubus caesius L. – гигромезофильные виды, широко распространенные в самых разных пойменных фитохорах. В то же время почти 1/3 константных видов во флоре этого типа относятся к полутеневым (среди типов долго- и среднепоемных фитохор переработанной поймы это – наиболее высокая доля). Из константных древесных и кустарниковых видов полутеневыми являются виды кленов, черемуха, бересклет европейский, смородина черная, а из травянистых – Geum urbanum L., Lamium maculatum (L.) L., Festuca gigantea (L.) Vill., Scrophularia nodosa L., Milium effusum L. То есть большинство константных полутеневых видов этой флоры относятся к неморальной ЭЦГ. Среди малоконстантных видов в этих фитохорах отмечены и теневые неморальные – Paris quadrifolia L. и Polygonatum multiflorum (L.) All. Также особенностью данной флоры по сравнению с рассмотренными ранее можно назвать более высокую долю мезофильных видов (ступень 5 шкалы увлажнения) среди константных. Это обусловлено константностью в этих лесах не только полутеневых неморальных видов, но и мезофильных полусветовых и световых (например, Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., Arctium lappa L., Carduus crispus L.). Вместе с тем, вследствие мозаичности микросайтов в фитохорах типа Р6, общий состав их флоры включает те же группы видов по отношению к увлажнению, что и в старых ивняках – ступени с 5-й по 9-ю. Спектр общего

состава флоры по отношению к содержанию азота в почве тоже широк, как в прирусловых ивняках, и включает группы от 3-й ступени до 9-й. Видовая насыщенность в молодых и средневозрастных ясеневых лесах переработанной поймы ниже, чем в прирусловых ивняках, и сходна с наблюдаемой в остальных наземных лесных сообществах унаследованной поймы – от 17 до 36, в среднем – 26. Общий список флоры типа P6 включает 81 вид.

Фитохоры типа **P7** – это *старовозрастные малонарушенные ясеневые леса переработанной поймы*, которые располагаются на склонах старых пойменных массивов в диапазоне высотных отметок 210-280 см. Помимо ясеня в составе их ярусов A и B присутствует Salix fragilis L. в жизненной форме дерева. Это является основным отличием древесной синузии этих фитохор от ясеневых и дубово-ясеневых лесов унаследованной поймы (типы U2, U3a, U3b2; см. ниже) и связано с расположением поблизости от них молодых пойменных массивов (рис. 2.3), в которых ива ломкая произрастает в довольно большом количестве. Ярус A характеризуется в фитохорах типа P7 не очень высоким проективным покрытием – не более 50%, покрытие яруса B может быть несколько выше за счет высокой плотности виргинильных особей ясеня. В составе кустарниковой синузии в этих фитохорах преимущественно отмечены толерантные виды – Padus avium Mill., Euonymus europaea L., Ribes nigrum L., а также в наиболее высоких участках может произрастать Corylus avellana L. Проективное покрытие яруса C в этих фитохорах варьирует от 60 до 80%. Доминантами в травяной синузии обычно являются Glechoma hederacea L., Aegopodium podagraria L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., а в самых разреженных из них – также Bromopsis inermis (Leyss.) Holub и Rubus caesius L. Флора, выявленная в фитохорах этого типа, состоит на 40% из видов влажных почв, а также включает виды свежих почв (около 30%) и виды, относящиеся к 4-й ступени шкалы увлажнения (промежуточной между свежими и сухими) – менее 10%. Отношение этой флоры к освещенности характеризуется тем, что около 20% видов в ней – световые, около 50% – полусветовые и еще около 20% – полутеневые. Видовая насыщенность в фитохорах типа P7 составляет 22-42, общее число выявленных видов – 44. Эти фитохоры ясеневых лесов

отнесены к асс. Ficario-Ulmetum, к которой в исследуемой пойме относятся и другие типы среднепоемных лесных фитохор. Вместе с тем ординационная диаграмма на рис. 4.1, В показывает, что по флористическому составу фитохоры этого типа близки к среднепоемным и краткопоемным безлесным фитохорам типов P5c, P9a, U3c и U4e.

Тип **U2** объединяет *опушечные фитохоры старовозрастных малонарушенных широколиственных лесов унаследованной поймы*, расположенные на склонах островных пойменных массивов и крупных грив (рис.2.4, рис. 4.3). Растительность этих фитохор принадлежат к асс. Ficario-Ulmetum. Фитохоры опушек включают микросайты с разными высотными отметками: от 170-180 см (долгопоемных) до 300 см (краткопоемных). Эти опушки представляют собой экотоны между краткопоемными старовозрастными широколиственными лесами (фитохоры типа **U4a**) и долгопоемными влажными травяными фитохорами в понижениях (тип **U1b**). Со стороны необлесенных понижений опушки получают небольшую подсветку. В их древостое обычно доминирует Fraxinus excelsior L., а в качестве примеси отмечены Quercus robur L. и Alnus glutinosa (L.) Gaertn. В зависимости от онтогенетического состояния особей ясеня хорошо развит либо ярус А, либо ярус В; покрытие развитого яруса может достигать 90%. Из древесных видов в составе яруса В отмечены также немногочисленные особи некоторых древесных видов, плохо переносящих затопление, – Acer platanoides L., Acer campestre L., Tilia cordata Mill. Все они приурочены к самым верхним частям опушечных склонов. Из кустарников в ярусе В постоянно присутствуют и доминируют Padus avium Mill. и Corylus avellana L., а также отмечаются с константностью около 50% и с малым обилием Euonymus europaea L. и Swida sanguinea (L.) Opiz. Для яруса С часто характерно высокое покрытие (до 3 баллов) подроста Ulmus laevis Pall. Константные и доминирующие виды травяной синузии – Glechoma hederacea L., Urtica dioica L., Rubus caesius L., Aegopodium podagraria L., Impatiens noli-tangere L., то есть полусветовые и полутеневые виды свежих и влажных почв. Константные, но не обильные травянистые виды – Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande, Arctium lappa L., Festuca gigantea (L.) Vill., Lamium maculatum (L.) L. –

принадлежат к тем же экологическим группам. Характерно, что перечисленные виды, кроме Aegopodium podagraria L., характеризуются реактивной стратегией. Видимо, при воздействии длительных затоплений мезофильная и гигромезофильная травяная растительность в опушечных экотонных местообитаниях почти ежегодно уничтожается, а затем восстанавливает свои позиции, и наиболее адаптивны при этом такие частные свойства реактивной стратегии как большое количество оставляемых диаспор и высокая энергия роста. В то же время в опушечных фитохорах присутствуют как малоконстантные многие гидрофильные светолюбивые виды (Calla palustris L., Alisma plantago-aquatica L., Carex vesicaria L., Iris pseudacorus L., Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., Scutellaria galericulata L. и др.). Они обычно создают малое покрытие и приурочены к нижним частям склонов, микрозападинам на пологих склонах. Видимо, причины их невысокой активности в опушечных фитохорах – ограниченная площадь долгопоемных микросайтов и слишком сильное затенение древостоем. Видовая насыщенность опушечных ольхово-широколиственных фитохор составляет 21-31 (эти значения ближе к краткопоемным широколиственным лесам, чем к долгопоемным черноольховым); общее число видов их флоры – 82.

Фитохоры *старовозрастных ясеневых лесов унаследованной поймы* (тип **U3a**), наиболее типично представляют в растительном покрове поймы Неруссы acc. Ficario-Ulmetum Knapp (класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, пор. Fagetalia sylvaticae Pawlowski, союз Alno-Padion Knapp). Они описаны на низких гривах и длинных пологих склонах краткопоемных грив с высотными отметками 230-250 см (рис.2.4). Условия поемности не создают в этих экотопах резких ограничений для распространения древесных видов, поэтому большая часть территории в фитохорах типа U3a покрыта пологом древостоя и боковой подсветки не получает. Проективное покрытие яруса А в них достигает 80%, но может быть и значительно меньше в мелких окнах, образующихся при выпадении старых деревьев ясеня и дуба. Наиболее распространены в древостое этих фитохор Fraxinus excelsior L. и Quercus robur L. Проективное покрытие яруса В – 30-80%, в нем отмечены Ulmus laevis Pall., Acer platanoides L., Corylus avellana L., Padus avium Mill. Последний

вид, а также еще один кустарниковый вид – Euonymus europaea L. – постоянно присутствуют в этих фитохорах и в составе яруса С. Покрытие яруса С составляет 60-95%. В нем очень часто господствует Urtica dioica L. (покрытие от 2 до 5 баллов), а также доминантами могут быть константные виды Glechoma hederacea L., Geum urbanum L., Impatiens noli-tangere L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Aegopodium podagraria L., Pulmonaria obscura Dumort., Milium effusum L. Из весенних эфемероидов в них отмечены Ficaria verna Huds., Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte, Anemonoides ranunculoides (L.) Holub. Во флоре фитохор этого типа полутеневыми являются 60% константных видов (и 40% общего видового состава), но при этом среди константных довольно велика и доля полусветовых видов (ступени 6 и 7) – в общей сложности 30%. Не очень широк спектр данной флоры по отношению к увлажнению: нет мезофильных видов 4-й ступени, распространенных в краткопоемных широколиственных сообществах (типы U4a и U4d); виды ступеней 9 и 10 малоконстантны и вместе составляют менее 10% общего видового состава флоры. Среди константных видов этой сообществ наибольшую долю (35%) составляют гигромезофильные виды (ступень 6), участие видов других групп (ступени 8, 7, 5,) убывает в порядке перечисления. Таким образом, экологическая структура флоры этого типа по отношению к освещенности и увлажнению сходна с описанной для флоры старовозрастных опушечных фитохор типа U2. Видовая насыщенность в фитохорах типа U3a – 19-30, общее число видов – 72.

В тех же среднепоемных экотопах, которые характерны для ясеневых фитохор типа U3a, в настоящее время очень широко распространены вторичные леса 40-70-летнего возраста, сформировавшиеся на месте вырубок. Фитохоры типа **U3b2** – *вторичные средневозрастные (40-70 лет) ясеневые леса унаследованной поймы* – отмечены в диапазоне высотных отметок 180-270 см на пологих склонах крупных грив и псевдоостанцовых повышений. Из таблицы 4.2 видно, что доля территории, которую они занимают в пойме (13%), значительна по сравнению с долями фитохор большинства других типов, в том числе почти в 4 раза превышает долю территории, занятой малонарушенными среднепоемными лесами. Растительность

фитохор типа U3b2 тоже принадлежит к acc. Ficario-Ulmetum. Древостой в них образуют Fraxinus excelsior L., Populus tremula L., Ulmus laevis Pall., Acer platanoides L., Quercus robur L. Проективное покрытие яруса А может составлять 20-90%. Покрытие яруса В варьирует от 10 до 90%, в нем обычны Padus avium Mill., Corylus avellana L., Euonymus europaea L., Swida sanguinea (L.) Opiz, а также Tilia cordata Mill. и Ulmus laevis Pall. Покрытие яруса С составляет от 40 до 100%. Состав константных доминантов травяной синузии довольно сходен с предыдущим типом – это Urtica dioica L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Glechoma hederacea L., Geum urbanum L., Rubus caesius L., Impatiens noli-tangere L. Среди видов с константностью не более 60% отмечены Aegopodium podagraria L., Lysimachia nummularia L., Convallaria majalis L. Выявленный общий видовой состав флоры в фитохорах вторичных ясеневых лесов не включает видов 9-й ступени шкалы увлажнения (в отличие от типов U2 и U3a), а наибольшая доля в нем приходится на мезофильные виды 5-й ступени. Среди константных видов этой флоры большинство – гигромезофильные (6-я ступень шкалы увлажнения). Также флора фитохор данного типа, наряду с преобладанием в ней полусветовых видов, включает и полутеневые, как и флора малонарушенных среднепоемных ясеневых лесов типа U3a. Видовая насыщенность вторичных ясеневых лесов составляет 19-31, общее число видов – 85.

Фитохоры *вторичных 40-70-летних опушечных осинников унаследованной поймы* (тип **U3b3**) могут быть приурочены к высотным отметкам от 200 до 300 см, то есть занимать самые высокие участки среди всех среднепоемных фитохор, описываемых в данном разделе, хотя перекрывание их высотного диапазона с предыдущими типами значительно. Эти фитохоры описаны на склонах крупных грив, у которых краткопоемные участки заняты вторичными осинниками типа U4cd (см. раздел 4.5). Доминантом древостоя в фитохорах типа U3b3 тоже является Populus tremula L. Также в нем нередко присутствуют Fraxinus excelsior L., Quercus robur L., Betula pubescens Ehrh. и Acer platanoides L. Общее проективное покрытие яруса А составляет 40-90%. В ярусе В доминирует Corylus avellana L., также обычны Padus avium Mill., Acer platanoides L., Tilia cordata Mill., реже

присутствуют Ulmus laevis Pall. и Swida sanguinea (L.) Opiz. Общее проективное покрытие яруса B варьирует от 5 до 90%. В таких же пределах – 5-95% – варьирует и проективное покрытие яруса C. В нем константны кодоминирующие травянистые виды Aegopodium podagraria L., Glechoma hederacea L. и Urtica dioica L., а также имеющие небольшое покрытие (не более 1 балла) Rubus caesius L., Convallaria majalis L., Geum urbanum L., Polygonatum multiflorum (L.) All. и Paris quadrifolia L. Среди константных видов флоры этого типа почти ¼ являются мезофильными (5-я ступень шкалы увлажнения) и столько же приходится на долю видов 6-й ступени, то есть данная флора несколько более мезофильна, чем у типов U3b1 и U3b2. В спектре по отношению к освещенности среди константных видов преобладают полутеневые 4-й и 5-й ступеней (48% в общей сложности), а доля теневых видов 2-й и 3-й ступеней в общей сложности составляет 16%. Однако общий видовой состав флоры вторичных среднепоемных осинников включает довольно много полусветовых видов 7-й ступени (их доля – 27%), и даже некоторые световые. Видовая насыщенность сообществ этого типа – 26-36, общее число видов – 103. По видовому составу и экологическому спектру флоры фитохоры рассматриваемого типа U3b3 ближе к краткопоемным лесным фитохорам типа U4cd (опушками которых они являются) и типа U4a (рис.4.1, A и B), чем к остальным среднепоемным лесам, флора которых заметно более гигрофильна и светолюбива. Поэтому растительность фитохор типа U3b3 отнесена к acc. Tilio-Carpinetum Tracz. (класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, пор. Fagetalia sylvaticae Pawlowski, союз Carpinion betuli Issler) и доля площади, занимаемой ими в модельном участке поймы, не отчленена от доли, занятой фитохорами типа U4cd (табл. 4.2).

4.5. Растительность краткопоемных экотопов.

Краткопоемные травяные фитохоры в старых массивах переработанной поймы (тип **P9a**) располагаются на гривах с высотными отметками 290-310 см. Это луга, которые длительное время использовались как сенокосы и/или пастбища, и используются так и в настоящее время (за исключением тех из них, которые

расположены на территории заповедника). В синтаксономическом отношении они принадлежат классу Molinio-Arrhenatheretea Tx. (союзы Festucion pratensis Sipajlova et al. и Cynosurion Tx. порядка Arrhenatheretalia Pawlowski). В связи с многолетними интенсивными антропогенными нарушениями ярусы А и В в них практически не сформированы как структурные компоненты растительности, хотя присутствуют отдельные высокие деревья дуба (специально сохраненные на сенокосах в некоторых местах). Естественно, особенностью флоры фитохор этого типа является хорошо выраженное светолюбие: исключительно световые виды 8-9-й ступеней шкалы освещенности составляют в ней около 25%, а полусветовые виды 7-й ступени – более 40%. Присутствие небольшого числа полутеневых видов (Aegopodium podagraria L., Equisetum pratense Ehrh., Festuca gigantea (L.) Vill.) связано с расположением некоторых учетных площадок возле опушек широколиственных лесов. По отношению к увлажнению данная флора имеет смешанный характер: около 25% общего видового списка и списка константных видов составляют виды наземных местообитаний с более или менее влажными почвами (ступени 6-8 шкалы увлажнения почвы), например, такие как Agrostis gigantea Roth, Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Veronica longifolia L., Ranunculus repens L., Alopecurus pratensis L., Festuca pratensis Huds. Но и мезофильные виды 4-й и 5-й ступеней составляют в каждом варианте списка почти 30% (среди них Achillea millefolium L., Bromopsis inermis (Leyss.) Holub, Galium mollugo L., Phleum pratense L., Vicia cracca L., Veronica chamaedrys L.). С малой константностью и с низким покрытием в этих фитохорах присутствуют и виды переувлажненных почв (9-я и 10-я ступени) – например, Carex acuta L., Iris pseudacorus L. Их присутствие связано с наличием в рельефе единичных микрозападин. Характерной отличительной особенностью флоры краткопоемных лугов является при этом большой набор светолюбивых ксеромезофильных или ксерофильных видов кислых и бедных почв (8-9-я ступени шкалы освещенности, 1-3-я ступени всех остальных шкал). Каждый из этих видов в отдельности характеризуется малой константностью и/или низким покрытием: это, например, Poa angustifolia L., Potentilla argentea L., Sedum acre L., Agrostis tenuis Sibth., Rumex acetosella L., Viola canina L.,

Dianthus deltoides L. Проективное покрытие яруса С составляет 60-100% (значения 60-70% характерны для постоянных пастбищ). Общее число видов флоры этих фитохор – 212. Видовая насыщенность почти так же велика, как в ивняках молодых массивов, – от 27 до 56, в среднем – 42.

Следует отметить, что на таких лугах имеются условия для восстановления древесной и кустарниковой синузий. Так, в ярусе С с постоянством около 60% отмечен ювенильный и имматурный подрост дуба, иногда создающий там проективное покрытие до 20%. Он отсутствует только в сообществах с современным пастбищным или сенокосным режимом использования, но практически всегда отмечается на заброшенных сенокосах в заповеднике и поблизости от него. Довольно широк набор других древесных и кустарниковых видов, подрост которых присутствует в ярусе С менее массово или единично: это Acer platanoides L., Fraxinus excelsior L., Malus sylvestris Mill., Pyrus communis L., Ribes nigrum L., Salix triandra L., Tilia cordata Mill., Ulmus laevis Pall., Frangula alnus Mill., Padus avium Mill. (последние 4 вида – только поблизости от лесных опушек). В составе фрагментов яруса В отмечены из древесных видов Quercus robur L., Alnus glutinosa (L.) Gaertn., Malus sylvestris Mill., из кустарников – Salix cinerea L.

Фитохоры *краткопоемных лугов унаследованной поймы* (тип **U4e**) так же, как и тип P9a, относятся к классу Molinio-Arrhenatheretea Tx., но варианты их возможной синтаксономической принадлежности в этом классе более разнообразны: пор. Arrhenatheretalia Pawlowski союз Festucion pratensis Sipajlova et al. и пор. Molinietalia W.Koch союзы Alopecurion pratensis Passarge и Agrostio stoloniferae – Beckmannenion eruciformis Mirkin in Barabash et al. Фитохоры, описанные в этом типе, отличались от лугов переработанной поймы (тип P9a) отсутствием пастбищного режима, поскольку были расположены в труднодоступном для выпаса участке поймы. Ярус А в них отсутствует, подрост древесных видов и кустарники не формируют выраженного яруса В и только на некоторых участках создают проективное покрытие не более 1%. Все это является следствием многолетнего сенокошения. Покрытие яруса С в этих сообществах составляет 85-100%. В травяной синузии константны и доминируют Alopecurus

pratensis L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Geum rivale L., Galium mollugo L., Ranunculus repens L., Festuca pratensis Huds. Флора этих луговых фитохор тоже характеризуется выраженным светолюбием: суммарная доля световых видов 8-й и 9-й ступеней составляет в них около 30% общего видового состава и около 40% константных видов, а доля полусветовых видов 7-й ступени – еще около 50% как общего видового состава, так и среди константных видов. Набор экологических групп по отношению к увлажнению в этой ценофлоре очень широк: от 2-й ступени до 11-й. Присутствие в ней видов переувлажненных местообитаний обусловлено, как и в фитохорах типа P9a, наличием микрозападин с длительной остаточной поемностью. Видовая насыщенность этих сообществ – 34-49, в среднем – 41 (то есть ниже, чем в прирусловых ивняках различных типов, но выше, чем в лесных сообществах), общее число видов – 164.

Фитохоры *вырубок 5-10-летней давности* (тип **U4b)** распространены в пойме Неруссы в настоящее время незначительно, поскольку интенсивные лесозаготовки в ней в 1990-е годы не велись. Фитохоры данного типа описаны в 1 пойменном массиве на гривах с высотными отметками около 300 см. Ярус А в этих фитохорах практически отсутствует за исключением единичных дубов, которые были оставлены для обсеменения при рубке и создают проективное покрытие не более 5%. Покрытие яруса В может составлять от 10 до 95%. В нем доминируют Populus tremula L., Betula pendula Roth, Ulmus laevis Pall., Corylus avellana L., Padus avium Mill. Ясень отмечен в сообществах данного типа в крайне незначительном количестве (1 ювенильная особь в 4-х демографических учетах), что связано с особенностями местной обстановки (данный массив вырубок окружен в радиусе около 1 км мелколиственными лесами, в которых этот вид совершенно отсутствует). Интересно также отметить единичное присутствие в составе яруса В реактивных ив, произрастающих обычно в молодых участках переработанной поймы, – Salix alba L., Salix viminalis L., Salix triandra L. Световой режим вырубок на стадии формирования яруса В оказался достаточно благоприятен для их приживания даже в краткопоемных условиях. Проективное покрытие яруса С составляет (в обратной зависимости от покрытия яруса В) 40-100%. Состав

константных доминирующих видов травяной синузии разнороден по экологическим характеристикам и включает световые ксерофильные виды (например, Calamagrostis epigeios (L.) Roth) наряду с полусветовыми гигрофильными (Rubus caesius L.) и гигромезофильными (Urtica dioica L., Glechoma hederacea L., Deschampsia caespitosa (L.) Beauv., Rubus idaeus L., Cirsium arvense (L.) Scop.), а также мезофильные полутеневые (например, Aegopodium podagraria L.) и теневые (Carex pilosa Scop.). При этом травянистые полутеневые виды являются обычными доминантами яруса С, а теневые (например, Carex pilosa Scop.) доминируют только под сомкнутым пологом кустарников или подроста. Разнообразие во флоре этого типа, как и во флоре краткопоемных лугов (типы P9a и U4e), экологических групп по отношению к увлажнению в большой степени связано с благоприятным световым режимом (см. раздел 4.7.2). Видовая насыщенность на вырубках – 36-62, в среднем – 49 (по этому показателю фитохоры данного типа близки к прирусловым отмелям и ивнякам типов P3, P4, P5a). Общее число видов во флоре фитохор типа U4b – 165. Вследствие большой разнородности состава константных видов вырубок (он включает диагностические виды синтаксонов из класса Querco-Fagetea и из класса Molinio-Arrhenatheretea) синтаксономическое положение их растительности в настоящее время не ясно. Видимо, она должна относиться к особому порядку или союзу в составе класса Querco-Fagetea.

Фитохоры типа **P9b** – *небольшие участки леса в окружении луговых фитохор типов P9a и P2b*. Экотопы, в которых они располагаются, однородны по режиму поемности, но лесная растительность на них неоднородна по горизонтальной структуре и включает более мелкие фитохоры: с сомкнутым пологом древесной синузии, с разреженным древостоем, внутрилесные окна с развитым подростом, опушки. Фактически фитохоры типа P9b можно рассматривать как сообщества или имеющие ранг сообществ комплексы фитохор. Общая площадь каждой фитохоры типа P9b обычно не превышает 0,25 га. В ярусе А в них обычны широколиственные древесные виды Quercus robur L. и Fraxinus excelsior L., а также встречается примесь других видов, например, Ulmus laevis Pall., Betula pendula Roth, Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (рис. 4.4). Общий состав древесных видов,

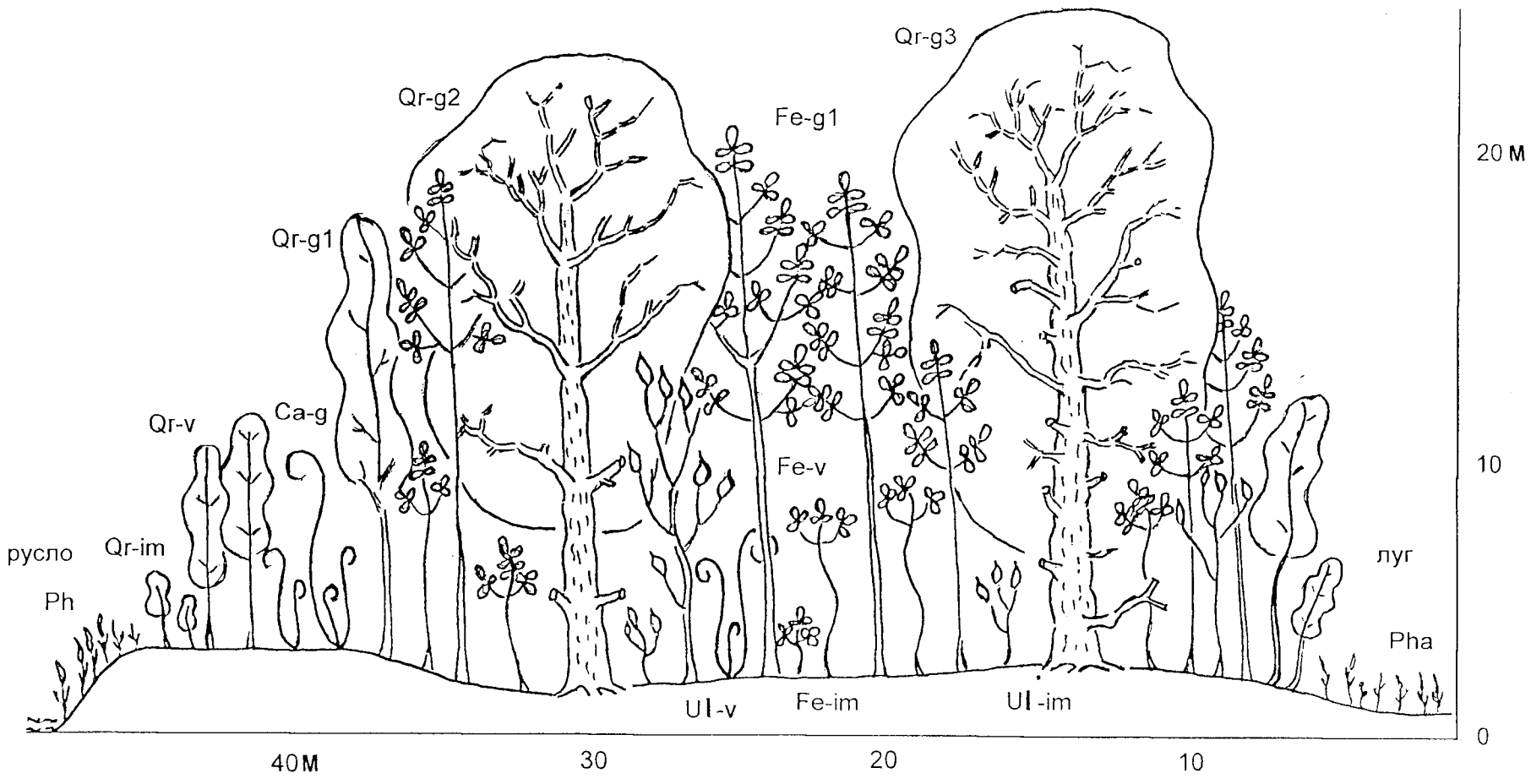


Рис. 4. 4. Вертикальная структура лесных сообществ, сформировавшихся в переработанной пойме на месте краткопоемных лугов (тип P9b). Виды растений: Qr – дуб черешчатый, Fe – ясень обыкновенный, Ul – вяз гладкий, Ca – лещина обыкновенная, Pha – канареечник тростниковидный. im, v, g1, g2, g3 – стандартные обозначения онтогенетических состояний.

присутствующих в ярусах B и C, достаточно разнообразен и включает практически все виды, перечисляемые ниже при описании широколиственных лесов типов P8, U4a. Набор кустарников в фитохорах этого типа не очень велик: наиболее константными являются Padus avium Mill., Corylus avellana L. и Swida sanguinea (L.) Opiz, также отмечены Frangula alnus Mill. и Salix cinerea L. (последний вид – на опушках). Проективное покрытие ярусов A и B может варьировать от 5 до 70-90%, в связи с чем сильно варьирует и проективное покрытие яруса C: в разреженных лесах этого типа оно может составлять до 100%, а в очень сомкнутых – менее 10%. Соответственно, доминировать в травяной синузии могут как полутеневые (Geum urbanum L., Aegopodium podagraria L., Convallaria majalis L.), так и полусветовые виды (Rubus caesius L., Bromopsis inermis (Leyss.) Holub, Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., Glechoma hederacea L.), хотя первые доминируют чаще. Спектр общего состава данной флоры по отношению к освещенности довольно широк, но световые и полусветовые виды в нем преобладают, а теневых видов он включает очень мало (это Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt и Polygonatum multiflorum (L.) All.). Спектры общего состава данной флоры по отношению к увлажнению, содержанию азота в почве и кислотно-щелочной реакции почвы довольно сходны со спектрами луговых фитохор типа P9a. Видовая насыщенность в лесах этого типа может быть выше, чем в остальных типах широколиственных лесов поймы: 18-49, в среднем – 33, хотя не достигает таких высоких значений, как на лугах или в ивняках. При этом наибольшие значения видовой насыщенности характерны для участков с разреженным древостоем, наименьшие – для участков с сомкнутым.

Перечисленные особенности видового состава и пространственной структуры лесов типа P9b свидетельствуют о том, что они возникают в результате формирования древесной синузии из подроста, произрастающего на окружающих краткопоемных лугах типа P9a. В связи со слабой представленностью в лесах типа P9b видов неморальной группы они были отнесены к асс. Ficario-Ulmetum, хотя и описаны в краткопоемных экотопах. Ординационная диаграмма на рис. 4.1,B показывает, что флора этих фитохор наиболее сходна с флорой среднепоемных

лесов типа U3a, хотя довольно близка и к краткопоемным лесам асс. Tilio-Carpinetum (типы U4a, U5a). В то же время диаграмма на рис. 4.1,А показывает, что флора фитохор типа P9b очень близка к флоре других краткопоемных фитохор с осветленной лесной растительностью – прирусловых старовозрастных широколиственных лесов (тип P8) и вырубок (тип U4b).

Фитохоры *старовозрастных дубово-ясеневых лесов в старых массивах переработанной поймы* (тип **P8**) приурочены к высотным отметкам 310-440 см (рис. 2.3, 4.2). Проективное покрытие ярусов А и В в этих лесах варьирует достаточно сильно (от 40 до 80% и от 10 до 60% соответственно), но покрытие их общего полога обычно составляет не менее 60-70%. В ярусе А присутствуют Fraxinus excelsior L., Quercus robur L., реже и всегда с меньшим покрытием – Acer platanoides L., изредка – единичные старые генеративные особи Salix alba L. Из древесных видов в составе яруса В с высоким постоянством отмечаются Fraxinus excelsior L. и Acer platanoides L., изредка – Salix fragilis L., а из кустарников – Padus avium Mill., Corylus avellana L. и генеративные особи Euonymus europaea L. Общее проективное покрытие яруса С составляет 60-100%, в нем могут создавать покрытие до 1-2 баллов ювенильные и имматурные особи клена остролистого, ясеня и бересклета европейского. Константными и доминирующими в этих фитохорах травянистыми видами являются Aegopodium podagraria L., Glechoma hederacea L., Rubus caesius L., Impatiens noli-tangere L., Urtica dioica L., Geum urbanum L., Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande, Bromopsis inermis (Leyss.) Holub, то есть полутеневые, полусветовые и световые виды свежих и влажных почв. Во всей флоре лесов данного типа представлены, главным образом, виды тех же экологических групп. Константны в этих фитохорах также необильные мезофильные полутеневые виды Lamium maculatum (L.) L., Moehringia trinervia (L.) Clairv., Adoxa moschatellina L., Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv. Кроме того, константны и некоторые мезофильные полусветовые и световые виды – например, Achillea millefolium L., Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., Artemisia vulgaris L., Melandrium album (Mill.) Garcke, – которые никогда не создают покрытия больше, чем на 1 балл, и все отмечены на участках, получающих

боковую подсветку со стороны русла (на краю обрыва берега). Постоянный занос этих видов в леса типа P8 возможен из расположенных поблизости фитохор прирусловых ивняков и отмелей, а их приживание обусловлено образованием незадернованных участков почвы при размыве и обрушении участков высокого берега. Среди видов с малой константностью в лесах этого типа отмечен только 1 теневой – Polygonatum multiflorum (L.) All. Виды переувлажненных местообитаний в этих краткопоемных фитохорах отсутствуют совсем. Леса этого типа отнесены, несмотря на присутствие световых травянистых видов, к асс. Tilio-Carpinetum. Видовая насыщеность в них – 21-45 (средняя – 33), что несколько выше, чем наблюдается в широколиственных лесах унаследованной поймы. Общий список флоры этого типа включает 83 вида.

Фитохоры *старовозрастных широколиственных лесов унаследованной поймы* (тип **U4a**) располагаются на верхних частях островных массивов и крупных грив (рис. 2.4, рис. 4.3). Они заметно отличаются от рассмотренных ранее типов малонарушенных лесных фитохор (типы P7, P8, U2, U3a) своим флористическим составом. Из древесных видов в них константны не только Fraxinus excelsior L. и Quercus robur L., но также Acer platanoides L. и Tilia cordata Mill. – теневыносливые виды, которые являются среди широколиственных самыми неустойчивыми к затоплению (Бяллович, 1957). Константными и доминирующими видами травяной синузии в этих сообществах являются Aegopodium podagraria L., Glechoma hederacea L., Geum urbanum L., Mercurialis perennis L., Lamium maculatum (L.) L., Convallaria majalis L., Asarum europaeum L., с малой константностью присутствует также Carex pilosa Scop. Кроме того, в них отмечены весенние эфемероиды – Allium ursinum L., Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte, Corydalis solida (L.) Clairv., Anemonoides ranunculoides (L.) Holub. Все это позволяет относить сообщества этого типа к асс. Tilio-Carpinetum Tracz. (класс Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger, пор. Fagetalia sylvaticae Pawlowski, союз Carpinion betuli Issler). Согласно материалам лесоустройства Краснослободского и Денисовского лесничеств и заповедника «Брянский лес», возраст наиболее старых деревьев в их древостое составляет 100-150 лет. Все это время данные участки леса не подвергались

сплошным рубкам, но, согласно тем же лесоустроительным материалам, в них велись выборочные рубки, по крайней мере – в течение 1960-80-х гг. Общая площадь лесов этого типа в настоящее время в пойме довольно незначительна (см. таблицу 4-2). Обычно для них характерно высокое проективное покрытие яруса А (до 90%). (Изредка встречаются участки с лесными окнами, где покрытие яруса А – не более 20%, зато покрытие яруса В может достигать 80-90%; см. рис. 4.3). В состав яруса В входят также Ulmus laevis Pall., и Acer campestre L. (последний – с малой константностью). В составе кустарниковой синузии обычны Corylus avellana L., Padus avium Mill., Euonymus europaea L., Swida sanguinea (L.) Opiz. Проективное покрытие яруса С варьирует от 10 до 95% (низкие значения связаны с выеданием напочвенного покрова копытными). Общий видовой состав флоры этих лесов заметно более мезофилен, чем в среднепоемных лесах типов U3a, U3b2: увеличиваются доли видов 4-й и 5-й ступеней, уменьшаются доли видов 7-9-й ступеней. В спектре константных видов эта тенденция выражена слабее в связи с тем, что ряд неморальных видов характеризуется достаточно широкой экологической амплитудой и произрастает в самых разных лесных сообществах (например, Padus avium Mill. в шкале Элленберга отнесен к 8-й ступени, а Cardamine amara L. – к 9-й). По отношению к освещенности спектр экологических групп данной флоры выглядит следующим образом: среди константных наибольшую долю (более 50%) имеют полутеневые виды (4-5-я ступени), а кроме них присутствуют теневые (2-3-я ступени), полусветовые (6-7-я ступени), и немногочисленные световые (8-я ступень; к ней относятся дуб и ясень). В спектре общего видового состава данной флоры доля полутеневых видов (43%) превышает долю полусветовых (34%), но также присутствует группа 9-й ступени (к ней относится всего 1 вид – Arctium lappa L., реактивный мезофильный). Видовая насыщенность сообществ этого типа довольно невелика – 22-32, общее число видов также невелико – 84, несмотря на большой объем выборки описаний (54).

Фитохоры *вторичных средневозрастных (30-70 лет) широколиственно-мелколиственных лесов унаследованной поймы* (тип **U4cd**) занимают в настоящее время 2-е место по распространенности в пойме Неруссы (доля их площади в

составе модельного участка – около 22%). Это связано с проведением сплошных рубок в довоенное и послевоенное время. Они приурочены к высотным отметкам 280-390 см и относятся к асс. Tilio-Carpinetum, как и малонарушенные краткопоемные (тип U4a) и незаливаемые (тип U5a) леса. В состав их древостоя обычно входят Populus tremula L. и Betula pendula Roth, еще отмечается примесь Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (все это – результат предшествующего осветления этих участков при рубках). Также в них распространены Quercus robur L. и Acer platanoides L. Проективное покрытие яруса А обычно велико – около 90%, но в мелких окнах, образующихся при выпадении старых деревьев осины, может быть не выражено. Проективное покрытие яруса В варьирует от 10 до 95%, обычно в нем отмечается подрост Ulmus laevis Pall. и Acer platanoides L. (редко – подрост Fraxinus excelsior L.), кустарниковые виды – Corylus avellana L. и Padus avium Mill. Проективное покрытие яруса С – от 20 до 85%, в нем присутствуют и могут доминировать древесные виды (подрост Ulmus laevis Pall. и Tilia cordata Mill.) и кустарниковые виды Euonymus europaea L., Swida sanguinea (L.) Opiz, Euonymus verrucosa Scop. Константные доминирующие травянистые виды в этих фитохорах – Urtica dioica L., Aegopodium podagraria L., Glechoma hederacea L., Geum urbanum L., Asarum europaeum L., Pulmonaria obscura Dumort. Константны с покрытием не более 2 баллов – Adoxa moschatellina L., Equisetum pratense Ehrh., Rubus caesius L., Lysimachia vulgaris L. Многие типичные для асс. Tilio-Carpinetum травянистые виды (Carex pilosa Scop., Stellaria holostea L., Mercurialis perennis L. и др.) имеют в фитохорах этого типа малую константность (не более 40%), хотя в некоторых из них доминируют. Спектр константных видов флоры этих вторичных средневозрастных лесов по отношению к освещенности довольно широк и включает группы видов от 2-й до 8-й ступени соответствующей шкалы (световые виды 8-й ступени в данной флоре – это дуб и ясень). Преобладают в спектре константных видов полутеневые (ступени 4-5, 54%), также велика доля полусветовых (ступени 6-7, 24%), а доли остальных групп незначительны. Сходный характер имеет спектр общего видового состава по отношению к освещенности, хотя полусветовые виды в нем незначительно преобладают над

полутеневыми. Спектр константных видов данной флоры по отношению к увлажнению включает группы с 4-й по 8-ю ступеней шкалы, причем большинство видов мезофильны (5-я ступень) и гигромезофильны (6-я ступень). Спектр всего видового состава по отношению к увлажнению более широк: включает ступени с 3-й по 10-ю. Из видов переувлажненных почв (9-я и 10-я ступени) в этих сообществах отмечены, например, Iris pseudacorus L., Lycopus europaeus L., Cicuta virosa L., Carex elongata L., Galium palustre L., приуроченные к микрозападинам на суглинистой почве, где сохраняется длительная остаточная поемность (Приложение 1, почвенная прикопка 6) и выражены разрежения древостоя, образованного мезофильными деревьями. Эти виды находятся в таких микросайтах в угнетенном состоянии и почти не создают покрытия в травяной синузии. Константность каждого из них в краткопоемных вторичных лесных фитохорах составляет менее 20%, полный их набор ни в одной фитохоре не присутствует. Видовая насыщенность сообществ этого типа – 22-37, общее число видов – 109.

4.6. Растительность незаливаемых экотопов.

Как уже было сказано в разделе 4.1, все типы фитохор незаливаемых местообитаний описаны в унаследованной пойме. Из таблицы 4.2 видно, что незаливаемые фитохоры в совокупности занимают в пойме очень небольшую долю территории, даже с учетом предполагаемой доли тех типов, которые не представлены в модельном участке (U5b, U5c). В связи с разнообразием видов природопользования, возможных в незаливаемых местообитаниях, глубоконарушенные незаливаемые фитохоры различных типов довольно сильно отличаются друг от друга по флористическому составу (рис.4.1, А). Еще более резко они отличаются от всех типов заливаемых фитохор (рис. 4.1, В).

Фитохоры *старовозрастных широколиственных лесов* (тип **U5a)** относятся к асс. Tilio-Carpinetum, так же как и краткопоемные широколиственные леса типов U4a и U4cd, хотя . Проективное покрытие яруса А составляет в них от 40 до 70%, в таких же пределах варьирует покрытие яруса В. Доминирующими древесными видами в этих сообществах являются неустойчивые к затоплению (Бяллович,

1957) Tilia cordata Mill. и Acer platanoides L. Также с высоким постоянством, но с небольшим проективным покрытием в них присутствуют Fraxinus excelsior L. и Ulmus laevis Pall., единично отмечена Picea abies (L.) Karst. Проективное покрытие яруса С составляет от 30 до 70%. Из травянистых видов константны Carex pilosa Scop., Glechoma hederacea L., Lamium maculatum (L.) L., Aegopodium podagraria L., Asarum europaeum L., Convallaria majalis L., Lathyrus vernus (L.) Bernh., Mercurialis perennis L., Pulmonaria obscura Dumort. Среди малоконстантных видов отмечены Pteridium aquilinum (L.) Kuhn, Solidago virgaurea L. и Vaccinium myrtillus L., которые в пойме произрастают только в незаливаемых экотопах. Характерной чертой флоры незаливаемых малонарушенных лесов является высокая доля теневых видов (2 и 3 ступени) – 22% среди константных видов, 15% общего видового состава, а также выраженное преобладание полутеневых – около 30% общего состава и среди константных видов тоже. Данная флора включает также полусветовые виды и световые виды, но они представлены обычными для широколиственных лесов деревьями и кустарниками (например, к ним относятся дуб, ясень, свидина кроваво-красная) и реактивными травянистыми видами (Glechoma hederacea L., Rubus idaeus L.). Примерно так же можно охарактеризовать состав экологических групп по отношению к увлажнению: преобладают мезофильные виды 4-й и 5-й ступеней, но присутствуют также виды отнесенные в шкалах к более высоким ступеням (среди них кустарники и такой, например, вид как Cardamine amara L. – 9-я ступень). Видовая насыщенность в этих сообществах, как и в остальных лесных, невелика – 28-33, общее число видов – 47.

Фитохоры *незаливаемых безлесных пустошей* (тип **U5b**) приурочены к пойменному псевдоостанцу с высотными отметками 430-600 см. Обследование этих фитохор показало, что они сформировались после пожара и гибели молодых культур сосны, посаженных на месте заброшенных сельхозугодий выселенной д. Борок. Сенокошение в них не производилось, поэтому ярусы А и В постепенно формируются: их покрытие составляет 0-30% и 0-10% соответственно. Обычно в них отмечаются Betula pendula Roth и Quercus robur L., изредка также – Tilia

cordata Mill. Покрытие яруса С составляет от 50 до 80%, в нем отмечается подрост древесных видов (Pinus sylvestris L., Quercus robur L., Populus tremula L.), но все они в ярусе С имеют малое покрытие и малую константность. Константными доминирующими травянистыми видами этих сообществ являются Calamagrostis epigeios (L.) Roth, Festuca ovina L., Solidago virgaurea L., Achillea millefolium L., Peucedanum oreoselinum (L.) Moench, Convallaria majalis L., Rumex acetosa L. – светолюбивые ксерофильные, ксеромезофильные и мезофильные виды. Видовая насыщенность этих фитохор близка к отмечаемой на пойменных лугах – 25-48, в среднем – 37; общее число видов – 105. Видимо, растительность этих пустошей следует относить либо к классу сообществ гарей и вырубок Epilobietea angustifoliae Tx. et Prsg. (пор. Epilobietalia angustifolii (Vlieg.) Tx., союз Fragarion vescae Tx.), либо к классу сообществ редколесий и лесных опушек Trifolio – Geranietea sanguinei Th. Müller (пор. Origanetalia Th. Müller), поскольку в ней константны диагностические виды обоих этих синтаксонов.

Фитохоры *средневозрастных мелколиственных лесов* (тип **U5c**) также описаны на псевдоостанцах. Как и краткопоемные вторичные леса типа P9b, они характеризуются неравномерностью размещения деревьев, формирующих ярус А, и резкой неравномерностью размещения подроста и подлеска (ярус В). Кроме того, некоторые описания, выполненные в этих лесах, захватывают мелкие опушечные фитохоры с боковой подсветкой. В связи с этими обстоятельствами фитохоры данного типа можно рассматривать как имеющие ранг сообществ с неоднородной внутренней горизонтальной структурой. Древостой их сформирован Betula pendula Roth и Populus tremula L. с очень малой примесью Quercus robur L., Alnus glutinosa (L.) Gaertn. и Salix caprea L. Проективное покрытие яруса А составляет 50-70%, проективное покрытие яруса В – от 5 до 60%. В синузии кустарников наиболее обильны Frangula alnus Mill. и Corylus avellana L. Проективное покрытие яруса С составляет от 60 до 95%. В нем отмечен обильный корнеотпрысковый подрост осины, менее обильный подрост клена остролистного

и липы. В травяной синузии, в зависимости от проективного покрытия ярусов А и В, с высокой константностью могут доминировать виды самых различных экологических групп: световые ксерофильные и мезоксерофильные (Calamagrostis epigeios (L.) Roth, Poa angustifolia L., Festuca pratensis Huds.), полусветовые мезофильные (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn), полусветовые гигрофильные (Rubus caesius L.), полутеневые мезофильные (Rubus saxatilis L., Convallaria majalis L., Carex pilosa Scop., Stellaria holostea L.). Таким же экологическим разнообразием характеризуется видовой состав константных ассектаторов, среди которых отмечены, например, Fragaria vesca L., Galium mollugo L., Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, Aegopodium podagraria L., Paris quadrifolia L., Lysimachia vulgaris L., Solidago virgaurea L. Состав древесной синузии сообществ этого типа и возраст древостоя (40-60 лет) указывают на их вторичное происхождение. Разнообразие видового состава травянистых видов, сочетание во флоре неморальных и бореальных видов позволяет относить эти лесные фитохоры к асс. Querco roboris – Pinetum J. Mat. (кл. Vaccinio-Piceetea Br.-Bl., пор. Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund, союз Dicrano-Pinion Libbert). Видовая насыщенность этих сообществ – 40-51, что заметно выше, чем в малонарушенных лесных сообществах. Общее число видов – 108.

В качестве примера культур сосны на незаливаемых гривах и псевдоостанцах были описаны фитохоры *сосняков 80-90 лет* (тип U5d). Их растительность относится к асс. Querco roboris – Pinetum. В ярусе А доминирует Pinus sylvestris L., а также могут присутствовать Picea abies (L.) Karst. и Betula pubescens Ehrh.; его общее проективное покрытие составляет от 30 до 70%. Покрытие яруса В составляет от 5 до 50%, наиболее константные виды в нем: из кустарниковых – Corylus avellana L. (доминирует) и Frangula alnus Mill., из древесных – Picea abies (L.) Karst., Quercus robur L., Sorbus aucuparia L. Все перечисленные древесные и кустарниковые виды, а также Acer platanoides L. и Populus tremula L., присутствуют и в ярусе С, но с малым покрытием. Единично в ярусе С отмечены Euonymus verrucosa Scop., Fraxinus excelsior L., Viburnum opulus L., Tilia cordata Mill. Константные травянистые виды в ярусе С – это Vaccinium myrtillus L. и

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn (основные доминанты), Rubus saxatilis L., Vaccinium vitis-idaea L., Convallaria majalis L., Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, Solidago virgaurea L., Trientalis europaea L., Molinia coerulea (L.) Moench. Их можно охарактеризовать в целом как мезофильные полутеневые (исключение в том и другом отношении составляет Molinia coerulea (L.) Moench – полусветовой вид влажных почв), приуроченные к кислым или слабокислым почвам с довольно низким содержанием азота. Общее проективное покрытие яруса С варьирует от 20 до 75%. Также характерной особенностью фитохор старовозрастных сосновых культур является развитый ярус D, состоящий преимущественно из зеленых мхов и имеющий проективное покрытие от 10 до 90% в разных участках. Основная причина варьирования покрытия напочвенной моховой синузии – роющая деятельность кабанов. Доминирует в ярусе D Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.*, а также в нем постоянно присутствует Dicranum scoparium Hedw.

4.7. Анализ показателей биологического разнообразия пойменной растительности.

Общие параметры биологического разнообразия растительности в пойме р. Нерусса таковы: в ней выявлено 470 видов сосудистых растений, описаны фитохоры, относящиеся к 8 ассоциациям классов Querco-Fagetea, Alnetea glutinosae, Salicetea purpureae и Vaccinio-Piceetea, а также занимающие не определенное точно синтаксономическое положение в классах Phragmiti-Magnocaricetea, Molinio-Arrhenatheretea, Isoëto-Nanojuncetea, Bidentetea tripartiti Galio-Urticetea, Lemnetea и Potametea. Такие параметры разнообразия как видовая насыщенность и количество функциональных групп видов во флористическом составе фитохоры (Сохранение и оценка биоразнообразия..., 2000) сильно варьируют в фитохорах разных типов, поэтому целесообразно описать каждый из этих показателей более подробно.

4.7.1. Видовая насыщенность в пойменных фитохорах. Анализ показателей видовой насыщенности в фитохорах разных типов (Приложение 3) показывает, что

---

* Названия мхов приведены по: Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии //Journ. Bryol. – 1998. – V.7, suppl.1 – 390 p.

самые низкие значения свойственны наиболее просто организованным фитохорам с экстремальными условиями для обитания растений, а именно – постоянным глубоким водоемам (тип P1 и некоторые фитохоры типа U1a). Фитохоры тех же экстремально увлажненных местообитаний, но обладающие выраженной внутренней мозаикой долго- и среднепоемных микросайтов (участков мелководья, приствольных повышений, валежа), характеризуются тем более высокими значениями видовой насыщенности, чем больше развита эта мозаика (типы U1a, U1c1, U1c2, U1d). Среди наземных фитохор довольно низкие значения видовой насыщенности тоже свойственны тем, которые переувлажнены (некоторые фитохоры типа U1b), а также лесным фитохорам, в которых экстремальные для многих видов условия обитания создает затенение от развитой древесной синузии. Характерно, что в обводненных лесах типов U1c2 и U1d значения видовой насыщенности могут быть выше, чем в наземных лесах с переменным или со стабильным режимом увлажнения, поскольку в лесах названных типов меньше сомкнута древесная синузия и больше выражена внутренняя мозаичность. В наземных лесах некоторых типов (P8, P9b и U5c) эти факторы тоже проявляются и с ними тоже связаны более высокие значения видовой насыщености, чем в остальных типах наземных лесов (U3a, U4a, U5a и т.д.). Но наиболее высокие в исследуемой растительности значения видовой насыщенности бывают свойственны тем наземным фитохорам, в которых развитая древесная синузия отсутствует, а режим увлажнения может быть при этом резко переменным (типы прируслових фитохор на отмелях P3 и P4) или более-менее стабильным (типы краткопоемных и незаливаемых фитохор U4b, U5b).

4.7.2. Экологическая структура флоры в различных типах фитохор. Состав экологических групп во флорах различных типов фитохор отчасти был охарактеризован в разделах 4.2-4.6. Полная информация о спектрах флор всех типов по отношению к 4-м экологическим факторам приведена в Приложении 6. Наибольшая вариабельность характерна для спектров по отношению к увлажнению почвы и к освещенности. Это проявляется в большой изменчивости

между типами как состава групп во флоре, так и их долевого соотношения в спектре.

Спектры флор по отношению к увлажнению вариабельны в отношении участия в них мезофильных (4-я и 5-я ступень шкалы) и гидрофильных (9-я и более высокие ступени) видов. В то же время переменный режим увлажнения в течение вегетационного периода способствует широкому распространению почти во всех фитохорах поймы гигромезофильных (6-я ступень) и гигрофильных (7-8-я ступени) видов. Однако стабильные позиции виды этих групп могут занять только в регулярно заливаемых участках. Так, они не являются константными во флорах незаливаемых фитохор (U5a, U5b, U5c и U5d), а в краткопоемных лесных фитохорах (типы U4a, U4cd) их доля в спектре константных видов очень невелика.

Наибольшее разнообразие групп по отношению к увлажнению характерно для флоры регулярно заливаемых наземных фитохор, в которых слабо сформирована древесная синузия. К таким типам относятся прирусловые отмели (тип P3), молодые прирусловые ивняки (тип P4), старые прирусловые ивняки (тип P5a), долгопоемные и краткопоемные травяные фитохоры (типы P2b и U1b, P9a и U4e), краткопоемные вырубки (тип U4b). Однако спектр константных видов даже во флорах этих типов охватывает обычно группы от 4-й ступени до 10-й. Виды наиболее экстремальных групп по отношению к увлажнению (ступени 1-3 и 11) в таких фитохорах, как правило, малоконстантны. Присутствие видов 11-й ступени объясняется внутренней микромозаичностью фитохор и наличием в них единичных микросайтов с остаточной особо долгой поемностью. Присутствие ксерофильных видов 1-3-й ступеней в травяных и кустарниковых фитохорах обычно связано с наличием локальных участков оголенного грунта вследствие механических нарушений травяного покрова (зоогенных, антропогенных или созданных паводком). Также для присутствия видов всех этих экстремальных групп в травяных и кустарниковых фитохорах имеют, видимо, значение такие факторы, как благоприятная световая обстановка, создающая возможность для прорастания семян любых видов, и, до некоторой степени, более широкая амплитуда видов по отношению к увлажнению, чем это учтено в точечных

экологических шкалах. Последние два фактора могут также быть причиной константности многих видов 8-9-й ступеней во флорах перечисленных типов, о чем будет сказано ниже.

Широким спектром групп по отношению к увлажнению, в том числе и среди константных видов, характеризуется также флора малонарушенных обводненных черноольховых лесов (тип U1d), где гигрофильные и ряд мезофильных видов тоже приживаются на специфических микросайтах. Самым узким спектр групп по отношению к увлажнению среди константных видов является во флоре незаливаемых безлесных пустошей (тип U5b), хотя и там среди малоконстантных отмечены виды 7-й ступени (Molinia coerulea (L.) Moench, Frangula alnus Mill.) и даже 9-й ступени (Salix cinerea L., Carex vesicaria L.). Их присутствие, видимо, тоже объясняется благоприятной световой обстановкой и их достаточно широкой в реальности экологической амплитудой по отношению к увлажнению.

Спектры флор по отношению к освещенности вариабельны также преимущественно в отношении участия контрастных групп – теневых (2-3-я ступени шкалы) и полусветовых (7-я ступень) видов. Так, в долгопоемных фитохорах переработанной поймы (типы P2a, P2b, P3, P4, P5a) теневые виды отсутствуют, а полусветовые виды заметно преобладают над видами остальных групп – составляют 30-50% как в общем списке флоры, так и среди константных видов.

У флор ряда типов безлесных фитохор спектры групп по отношению к освещенности еще более узкие. Самые узкие спектры характерны для флор водоемов (типы P1 и U1a), поскольку почти все погруженно-водные и плавающие виды характеризуются светолюбием или относятся хотя бы к полусветовым. Во влажных травяных фитохорах типа U1b спектр константных видов узок по той же причине. Во флорах остальных наземных травяных фитохор спектры константных видов обычно несколько шире, поскольку включают небольшую долю (3-10%) полутеневых видов (ступени 4-5). Ими являются 1) некоторые виды с разнообразной ценотической приуроченностью (например, Geum urbanum L.), 2) виды гигрофильного и мезофильного лугового мелкотравья (например, Lysimachia

nummularia L., Stellaria palustris Retz.), отнесенные в шкале освещенности к полутеневым, поскольку в луговых сообществах они затенены видами крупнотравья. Среди малоконстантных видов травяных наземных фитохор доля полутеневых несколько выше (10-15%) за счет присутствия в силу различных случайных причин 1) единичных экземпляров подроста древесных и кустарниковых видов (клена остролистного, липы, вяза гладкого, черемухи), 2) некоторых травянистых видов (Aegopodium podagraria L., Scrophularia nodosa L., Festuca gigantea L., Impatiens noli-tangere L., Athyrium filix-femina (L.) Roth, Thelypteris palustris Schott, Equisetum pratense L. и др.).

Противоположная до известной степени ситуация характерна для всех среднепоемных, краткопоемных или незаливаемых лесных, в том числе вторичных, фитохор (типы P7, P8, P9b, U2, U3a, U3b2, U3b3, U4a, U4cd, U5a, U5c) и для вырубок (тип U4b): теневые виды в них всегда присутствуют, хотя и не во всех типах являются константными. Полусветовые виды тоже всегда присутствуют в спектрах флор этих типов: в краткопоемных и незаливаемых биотопах их доля в общем флористическом списке не превышает 30%, а в среднепоемных – может доходить до 40%. Таким образом, флоры тех типов фитохор, в которых хорошо развиты древесная или кустарниковая синузии, имеют довольно широкие спектры по отношению к освещености и среди константных видов, и среди общего видового состава.

Присутствие в спектрах лесных флор заметного количества полусветовых (ступень 7) и световых (ступень 8) видов отчасти обусловлено тем, что к ним относятся такие распространенные в широколиственных лесах виды деревьев и кустарников, как Quercus robur L., Fraxinus excelsior L., Swida sanguinea (L.) Opiz, Malus sylvestris Mill., а также Betula pendula Roth и Betula pubescens Ehrh, распространенные во вторичных лесах. В краткопоемных и незаливаемых малонарушенных лесах (типы U4a, U5a) суммарная доля полусветовых и световых видов видов в составе константных очень мала (не более 15%) и создается почти исключительно соответствующими древесными и кустарниковыми видами. В краткопоемных лесах типа U4a константен также всего 1 травянистый

полусветовой вид – Rubus caesius L., характеризующийся гигрофильностью и реактивной стратегией. Среди малоконстантных полусветовых видов в краткопоемных и незаливаемых малонарушенных лесах травянистые более многочисленны, вследствие чего доля видов 7-й ступени в спектре общего флористического состава несколько выше (до 22% в типе U4a). Большинство этих малоконстантных полусветовых травянистых видов гигрофильны или гидрофильны (Angelica archangelica L., A. sylvestirs L., Lysimachia vulgaris L., Solanum dulcamara L., Stachys palustris L., Cardamine amara L., Carduus crispus L.), меньше среди них мезофильных (Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., Viola canina L., Rubus idaeus L.). Последний вид может попадать в лесные сообщества зоохорно, а остальные полусветовые травянистые виды, возможно, заносятся гидрохорно во время паводка.

Во флорах среднепоемных лесных фитохор типа U3a, осветленных лесных фитохор типов U2 (экотонных опушечных) и P8 (краткопоемных прирусловых), а также во флорах всех типов вторичных лесных фитохор (P9b, U3b1, U3b2, U3b3, U4cd, U5c) в спектре константных видов доля полусветовых выше, чем в малонарушенных лесах. К ним в этих флорах тоже относятся не только древесные и кустарниковые виды, но также травянистые гигрофильные и гидрофильные: Rubus caesius L., Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Lysimachia vulgaris L., Cardamine amara L., Carduus crispus L., Stachys palustris L. В общем составе у флор перечисленных типов доля полусветовых видов может достигать примерно 30% (как и во флоре ивняков переработанной поймы) и тоже – за счет присутствия травянистых гигрофильных и гидрофильных. Флора краткопоемных и незаливаемых вторичных лесов (типы P9b, U4cd, U5c) включает эти же малоконстантные полусветовые виды, а кроме них также и мезофильные (например, Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., Fragaria vesca L., Arctium lappa L., Rubus idaeus L., Hypericum maculatum Crantz). (Флора незаливаемых вторичных лесов типа U5c еще включает некоторые ксеромезофильные световые малоконстантные виды – Poa angustifolia L., Calamagrostis epigeios (L.) Roth.)

Можно сделать вывод, что такая структура флоры всех этих лесных фитохор по отношению к освещенности обусловлена прежде всего осветлением растительности, которое может быть связано с русловыми процессами (тип P8), особенностями структуры растительности в соседних фитохорах (тип U2) или антропогенными нарушениями древесной синузии (типы U3b1, U3b2, U3b3, U4cd, U5c). Характерно, что наиболее регулярно в осветленные лесные фитохоры внедряются гигромезофильные, гигрофильные и гидрофильные полусветовые виды. Возможно, они способны осуществлять инвазию гидрохорно, в периоды паводков, из долгопоемных местообитаний. Самая благоприятная обстановка для приживания этих видов создается в среднепоемных (типы U2, U3a, U3b2) и в долгопоемных (тип U3b1) лесных фитохорах; в остальных типах они большей частью малоконстантны. Не исключено, что такая ситуация до известной степени обусловлена тем, что в среднепоемных и долгопоемных фитохорах ослаблены позиции клена остролистного и липы сердцелистной, благодаря чему древесная синузия не создает чрезмерного затенения. Вопрос о дальнейших перспективах полусветовых видов в травяной синузии современных лесных фитохор неясен. Можно предполагать, что при наличии более развитых, чем сейчас, оконной структуры и микрорельефа ветровального происхождения популяции этих видов могли бы поддерживать оборот поколений хотя бы при низкой численности.

Спектры флор по отношению к закислению почвы довольно однообразны у большинства типов исследованных фитохор. Прежде всего это объясняется неполнотой соответствующей шкалы: 30-50% (или даже больше) видов флоры каждого типа в ней не охарактеризовано. Однако другая повторяющаяся особенность этих спектров – то, что 25-45% константных видов (и общего списка тоже) у большинства флор относятся к ступеням 6 и 7 (нейтральные или слабокислые почвы); это – наибольшая доля среди охарактеризованных этой шкалой видов. Каждая из этих флор (и в общем составе, и в составе константных видов) также содержит набор еще некоторых групп по отношению к этому фактору, долевое участие которых гораздо меньше: обычно это группы от 3-й до 8-й ступени. Причем наиболее широкий набор «дополнительных» групп

представлен во флорах самых светлых фитохор с переменным увлажнением – краткопоемных лугов (типы P9a, U4e, U5b), долгопоемных лугов (типы P2b, U1b), прирусловых отмелей (тип P3) и ивняков (типы P4, P5a), и во флорах светлых обводненных фитохор (типы P1, U1a, U1c1, U1d). Но во флорах малонарушенных лесных фитохор с многолетним высоким проективным покрытием яруса A (типы U2, U3a, U4a) спектр групп по отношению к закислению почвы сужается: он практически не включает (насколько это охарактеризовано шкалой Элленберга) виды кислых почв; особенно четко это показывают спектры константных видов.

Объясняются такие отличия состава экологических групп тем, что индикаторами кислых почв (2-3-я ступени шкалы) обычно являются наиболее светолюбивые виды. Среди них есть как ксеро- и мезофильные (в рассматриваемой флоре это – Potentilla argentea L., Festuca ovina L., Agrostis tenuis Sibth., Rumex acetosella L., Dianthus deltoides L., Viola canina L. и некоторые другие), так и гигро- и гидрофильные (Gypsophila muralis L., Juncus bufonius L., Epilobium palustre L., Comarum palustre L., Viola palustris L. и др.). Именно они обусловливают расширение экологического спектра по отношению к закислению почвы в осветленных фитохорах перечисленных выше типов. Видимо, световая обстановка все же является первоочередной причиной их произрастания в этих фитохорах, а имеет ли при этом место еще и закисление почвы – это вопрос для специального исследования.

Тенденцию приуроченности ацидофильных видов к осветленным фитохорам нарушают только незаливаемые лесные фитохоры типов U5d (старовозрастные культуры сосны) и U5c (средневозрастные березняки). В них довольно велика доля видов 2-3-й ступеней шкалы кислотности почвы в спектре константных видов (в сумме соответственно 25% и 20%), причем ряд этих видов (Vaccinium myrtillus L., Trientalis europaea L., Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, Vaccinium vitis-idaea L.) характеризуются в шкале освещенности как полутеневые и теневые и в осветленных фитохорах не произрастают. Обсуждение этого факта будет продолжено ниже, при характеристике спектров эколого-ценотических групп.

Состав экологических групп по отношению к содержанию азота в почве в различных пойменных флорах также относительно однообразен. Следует отметить, что данная шкала Элленберга охватывает флору исследуемого региона полнее, чем шкала закисления почвы, и, как правило, около 70% флоры каждого типа в ней охарактеризовано. Спектры общего видового состава включают у большинства флор очень большой набор групп – от 2-й или 3-й ступени до 9-й. Спектры константных видов чаще включают группы ступеней от 3-й до 9-й (виды 2-й ступени константны только в тех флорах, общий состав которых включает также и виды 1-й ступени.) При этом и в спектрах общего видового состава флор, и в спектрах константных видов не наблюдается выраженного преобладания какой-то одной группы: обычно группы 4-й – 8-й (а иногда и 9-й) ступеней имеют почти равные доли и охватывают большую часть флоры; или же доли видов 7-й и 8-й ступеней (показателей нормальной обеспеченности азотом) несколько выше долей всех остальных групп – это наблюдается во флоре лесных фитохор типов U2, U3a, U3b1, U3b2, U3b3, U4a.

Исключение из этой тенденции представляют флоры незаливаемых глубоконарушенных фитохор (типы U5b, U5c, U5d), поскольку в их спектрах доли видов 7-8-й ступеней заметно ниже, а доли видов 2-3-й ступеней заметно выше, чем в спектрах остальных типов. Можно отметить также, что и в ряде типов заливаемых глубоконарушенных фитохор (травяных – типы P2b, U1b, U4e, лесных – тип U4cd) спектр общего видового состава несколько "сдвинут" в сторону индикаторов бедных почв – включает малоконстантные виды 1-й ступени и константные виды 2-й ступени. Видимо, причиной таких особенностей флоры этих типов является не только реальное содержание азота в почве, которое может снижаться после сильных и/или неоднократных нарушений напочвенного покрова в фитохоре, но и режим остальных экологических факторов. Так, ряд видов – индикаторов бедных почв (например, Betula pubescens Ehrh., Campanula persicifolia L., Steris viscaria (L.) Rafin., Potentilla erecta (L.) Raeusch., Pimpinella saxifraga L., Linaria vulgaris Mill.) характеризуются светолюбием, поэтому и приурочены к глубоконарушенным осветленным фитохорам. В тоже время некоторые виды

бедных почв достаточно теневыносливы (например, Vaccinium myrtillus L., Trientalis europaea L., Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, Pyrola chlorantha Sw., Orthilia secunda (L.) House). Их приуроченность к глубоконарушенным лесным фитохорам будет обсуждаться ниже.

4.7.3. Состав эколого-ценотических групп во флорах различных типов.

Спектры флор всех типов пойменных фитохор по составу эколого-ценотических групп (ЭЦГ) представлены в Приложении 6. Выделение эколого-ценотических групп видов считается удобным для анализа флоры в том отношении, что таким группам можно дать более комплексную экологическую характеристику, избавляющую от необходимости проводить анализ отдельно по каждому фактору, как это было сделано в разделе 4.7.2. Но индивидуальный для каждого вида характер отношения к комплексу экологических факторов делает сложной задачей адекватное и сохраняющее информативность объединение их в ЭЦГ.

При использовании в данной работе ЭЦГ, предложенных для анализа флоры нечерноземного центра Европейской России (Оценка и сохранение …, 2000), было проведено их предварительное сопоставление с экологическими группами, выделенными на основании шкал Элленберга по 4-м перечисленным выше факторам. Это сопоставление показало, что в ряде этих ЭЦГ фактически объединены виды, более или менее сходные по отношению к одному или двум экологическим факторам и разнородные по отношению к остальным. Так, лугово-опушечная группа объединяет полусветовые и световые виды (ступени 6-9 шкалы освещенности), характеристики которых варьируют от 1-й до 9-й ступени по шкалам увлажнения, содержания азота в почве и закисления почвы (по последней – до 8-й ступени). Более однородна по экологическому составу сорная группа. Она включает преимущественно мезофильные виды, а также ряд ксеромезофильных и гигромезофильных. Большинство видов из этой группы – световые и полусветовые. Но их отношение к закислению почвы и содержанию в ней азота достаточно разнообразно: ступени 4-8 и 1-8 в соответсвующих экологических шкалах.

Можно распространить это замечание также на водно-болотную и внутриводную группы. Водно-болотная группа объединяет преимущественно гигрофильные и гидрофильные, полусветовые и световые виды (ступени 7-10 шкалы увлажнения, ступени 6-9 шкалы освещенности), но включает также отдельные гигромезофильные (ступень 6 шкалы увлажнения). По шкалам содержания азота в почве и закисления почвы характеристики включенных в нее видов варьируют соответственно от 2-й ступени до 9-й и от 2-й до 8-й. Внутриводная группа объединяет виды 11-й и 12-й ступеней шкалы увлажнения, которые преимущественно являются полусветовыми (ступени 6-7), но включают также и некоторые полутеневые (ступень 5) и световые (ступень 8). Характеристики этих видов в шкалах закисления почвы и содержания азота в почве варьируют в обоих случаях от 4-й до 8-й ступени.

Таким образом, наличие и варьирование участия 4-х названных ЭЦГ в составе флор различных типов характеризует, в основном, те же самые особенности режимов освещенности и увлажнения (поемности), которые были описаны в разделе 4.7.2 при анализе состава соответствующих узких экологических групп, и не позволяет проанализировать режим эдафических факторов.

Наоборот, черноольховая ЭЦГ очень разнородна по экологической структуре: включенные в нее виды в шкале увлажнения относятся преимущественно к ступеням 6-9 (но также ряд из них – к ступеням 3-5), в шкале содержания азота в почве – к ступеням 4-9 (с отдельными видами 2-й и 3-й ступени), в шкале освещенности – к ступеням 4-9, в шкале закисления почвы – к ступеням 6-8 (как было сказано в разделе 4.7.2, к ним вообще относится большинство охарактеризованных в шкале закисления и выявленных в анализируемой флоре видов). В связи с такой разнородностью присутствие видов этой ЭЦГ в различных парциальных флорах трудно считать информативным, если не указано конкретно, какие именно это виды в той или иной флоре. Но такая подробность сделает анализ чересчур громоздким, поскольку объем этой группы велик и в исследуемой пойме она представлена во флорах всех типов фитохор, кроме флоры типа P1 (водоемов переработанной поймы). (Все эти водоемы глубокие, поэтому в них

могут произрастать только погруженно-водные и плавающие виды (ступени шкалы увлажнения 11 и 12) и виды мелководья (ступень 10).) Можно отметить также, что доля видов черноольховой ЭЦГ резко снижается в незаливаемых фитохорах (и среди константных видов, и в общем флористическом составе).

Боровая группа более однородна по экологическим характеристикам видов и представлена далеко не во всех типах флор исследуемой поймы, поэтому анализ ее участия провести проще. Она включает преимущественно мезофильные и ксеромезофильные (ступени шкалы увлажнения 3-5) виды кислых и бедных азотом почв (ступени соответствующих шкал 2-5 и 1-4). Некоторые виды этой группы представляют собой исключения и имеют характеристики за пределами этих диапазонов, но они единичны. По отношению к освещенности эта группа включает виды ступеней от 5-й (полутеневые) до 9-й (исключительно световые). В исследуемой пойме виды этой группы совершенно отсутствуют в фитохорах малонарушенных и вторичных широколиственных лесов, а отмечены: 1) в глубоконарушенных фитохорах старых пойменных массивов – в травяных с различным режимом поемности (типы P9a, U4e, P2a, U1b, U5b), в незаливаемых березняках и сосняках (типы U5c, U5d), 2) в прирусловых фитохорах переработанной поймы – ивняках (типы P4, P5a, P5b), отмелях (P3), осветленных старых лесах (тип P8). Во флорах всех перечисленных типов, кроме незаливаемых культур сосны (U5d) и незаливаемых безлесных пустошей (U5b), их доля в спектре константных видов невелика.

Видимо, причины произрастания видов боровой группы во многих фитохорах этих типов – это относительно высокая освещенность и периодическое возникновение микросайтов с незадернованным песком или песчано-илистым грунтом. Так, на отмелях из видов этой группы отмечен гигрофильный (Filaginella uliginosa (L.) Opiz), мезофильные (Erigeron acris L. Herniaria glabra L.), ксеромезофильные (Oenothera biennis L., Calamagrostis epigeios (L.) Roth) и ксерофильный (Sedum acre L.). Эти виды произрастают в микросайтах различной поемности, но всегда на незадернованном субстрате. Некоторые из этих же видов отмечены в ивняках и в прирусловых лесах типа P8 (в последнем типе – на краю

обрыва русла). На краткопоемных лугах (тип P9a) состав ксерофильных видов этой группы расширяется (например, добавляются Festuca ovina L., Helichrysum arenarium (L.) Moench, Scleranthus perennis L.), а отмечены все они в участках с наиболее сильным выпасом и наличием сбитых микросайтов. В травяных фитохорах, которые не подвергаются выпасу (типы U4e, U1b), отмечен только 1 вид этой группы (Myosotis micrantha Pall. ex Lehm.) – на кабаньих пороях, как малоконстантный. Больше всего видов боровой группы (имеется в виду и доля в обоих вариантах списка флоры, и абсолютное число) произрастает на незаливаемых безлесных пустошах (тип U5b), где сгорели молодые культуры сосны и периодически возникают зоогенные нарушения травяного покрова. Наоборот, в широколиственно-лесных фитохорах видов этой группы почти нет: отмечен только Pteridium aquilinum (L.) Kuhn в краткопоемных и незаливаемых лесах типов U5a и U4cd и, видимо, его присутствие связано с осветлением, имевшим место в прошлом. Характерно также, что и в старовозрастных культурах сосны (тип U5d), где древесная синузия сформирована давно, число видов этой группы невелико (а доля в обоих вариантах спектра велика, поскольку в этой флоре вообще видов довольно немного). Причем состав этих видов в сосняках заметно отличается от состава в осветленных фитохорах: это Pteridium aquilinum (L.) Kuhn, Vaccinium vitis-idaea L., Veronica officinalis L., Calamagrostis epigeios (L.) Roth. Таким образом, группа эта тоже достаточно неоднородна и единой закономерности в своем распределении по фитохорам разных типов не обнаруживает.

Наиболее однородными можно считать неморальную и бореальную группы. Неморальная группа включает мезофильные (ступени 4-6) и отдельные гигрофильные (ступени 7-8) виды, среди которых много теневых (ступени 2-3) и полутеневых (ступени 4-5), но также имеются полусветовые и световые (все они – древесные и кустарниковые). Виды этой группы приурочены к нейтральным и слабокислым почвам (ступени 6-8), хотя в ней имеются отдельные виды 4-й и 5-й ступеней (преимущественно кислых почв). Наиболее неоднородна эта группа по отношению к содержанию азота в почве (ступени 3-8 и 1 вид 9-й ступени). Состав

бореальной группы достаточно сходен с составом неморальной по отношению к увлажнению (ступени 4-6, 2 вида 7-й ступени) и к освещенности (ступени 2-7). Кроме того, у видов этой группы больше, чем у видов неморальной, выражена однородность по отношению к содержанию азота в почве: почти все они относятся к ступеням 2-5 (очень бедные и бедные почвы), хотя в этой группе есть и отдельные исключения – виды 7-й и 8-й ступеней. По отношению к закислению почвы эти виды менее однородны (ступени 3-7, 1 вид 2-й ступени), но в их составе заметно преобладают виды кислых почв (ступени 3 и 4). Таким образом, различие видов неморальной и бореальной групп заключается, в основном, в отношении к эдафическим факторам.

Неморальная группа представлена во флорах всех типов фитохор, кроме флоры водоемов (типы P1 и U1a). Во флорах многих типов глубоконарушенных фитохор неморальные виды малоконстантны (их доля в общем видовом составе может достигать 10%) и представлены преимущественно древесными и кустарниковыми видами: в старовозрастных культурах сосны типа U5d, на незаливаемых безлесных пустошах типа U5b, на краткопоемных лугах типов U4e и P9a, в долгопоемных травяных фитохорах типов U1b и P2b. В фитохорах широколиственных лесов и производных от них мелколиственных неморальные виды, естественно, преобладают в составе константных и в общем флористическом списке; среди них есть древесные и кустарниковые виды и много травянистых. В различных фитохорах молодых массивов переработанной поймы отмечены неморальные виды всех синузий.

Виды бореальной группы не так широко распространены в растительном покрове поймы Неруссы: они отсутствуют во всех травяных долгопоемных фитохорах. Во флорах краткопоемных лугов (типы P9a, U4e), среднепоемных небольших полян (типы P5c, U3c) и долгопоемных прирусловых ивняков (типы P4, P5a) они малоконстантны и их доля в общем флористическом составе очень невелика (1-3%). В эти не-лесные фитохоры из бореальных видов внедрились: реактивный древесный Betula pendula Roth, толерантный кустарниковый Frangula alnus Mill., а также реактивные или толерантно-реактивные травянистые –

Equisetum pratense Ehrh., Equisetum sylvaticum L., Rubus idaeus L. Тот же самый набор бореальных видов (а также Betula pubescens Ehrh.) отмечен во флоре обводненных черноольшаников и зарослей ивы пепельной (типы U1c1, U1c2, U1d) на среднепоемных микросайтах. Виды из этого набора не очень типичны для бореальной группы по своим узким экологическим характеристикам: оба вида берез и Rubus idaeus – полусветовые виды, а Rubus idaeus и Equisetum pratense – виды довольно богатых азотом почв (ступень 7 соответствующей шкалы).

Во флоре почти всех широколиственно-лесных фитохор исследуемой поймы в состав константных входят некоторые другие виды, отнесенные к бореальной группе – Adoxa moschatellina L., Moehringia trinervia (L.) Clairv., Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, – но их доля в составе константных видов мала. Можно обратить внимание, что первые два из них – реактивные и отличаются от большинства видов бореальной группы характеристиками в шкале содержания азота в почве (соответственно ступени 7 и 8) и в шкале закисления почвы (соответственно ступени 6 и 7), а последний – толерантный и, как большинство видов бореальной группы, считается индикатором бедных и кислых почв. То есть и в широколиственных лесах исследуемой поймы бореальная группа преимущественно представлена не самыми типичными ее видами. Резко повышается участие бореальных видов во флоре только в краткопоемных вторичных лесах (тип U4cd) и в совсем не заливаемых фитохорах, многие из которых тоже вторичные (типы U5a, U5b, U5c, U5d). В них бывают константными такие виды как Vaccinium myrtillus L., Solidago virgaurea L., Trientalis europaea L., Rubus saxatilis L., Luzula pilosa (L.) Willd., Orthilia secunda (L.) House. Как говорилось в разделе 4.7.2, большинство из них считаются индикаторами бедных и кислых почв, то есть являются очень типичными представителями бореальной группы.

Сравнивая участие неморальных и бореальных видов во флоре поймы Неруссы, следует отметить, что неморальная группа представлена в ней вообще более широким набором видов, чем бореальная (см. Приложение 3). Видимо, устойчивых к поемности неморальных видов в данном регионе больше, чем

бореальных с таким же свойством, поэтому неморальная группа представлена почти во всех пойменных парциальных флорах, а бореальная распространена менее широко. Если этим эколого-ценотическим группам придавать также и географическое содержание, то можно считать, что такая ситуация соответствует расположению поймы Неруссы в регионе, где поймы относятся к неморальному типу (Липатова, 1980). Вопрос о том, имеет ли режим поемности решающее значение для участия бореальных видов в парциальных флорах поймы Неруссы или он влияет на это в сочетании с режимом эдафических факторов, консортивными связями и нарушениями растительности, остается пока невыясненным и требует проведения дальнейших исследований на внутриценотическом уровне.

Проведенный выше анализ расположения, режима природопользования, видового состава и структурных особенностей фитохор в пойме р. Нерусса позволяет сделать следующие выводы:

1) Разнообразие флористического состава растительности и экологическая структура флор различных типов фитохор в пойме наиболее тесно связаны с режимом 2-х экологических факторов – поемности и освещенности.

2) Расположение фитохор в ландшафте поймы (в переработанной части или в унаследованной) также до некоторой степени определяет особенности их флористического состава. Специфику переработанной поймы составляет присутствие в ней кустарниковых и травяных фитохор классов Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx., Bidentetea tripartiti Tx., Salicetea purpureae Moor на молодых прирусловых формах мезорельефа. Отличия флористического состава лесных фитохор переработанной поймы от аналогичных по режиму поемности фитохор унаследованной поймы связаны с заносом видов из прирусловых местообитаний, который почти не распространяется на территорию унаследованной поймы. Разница в расположении на территории поймы постоянно обводненных или постоянно осветляемых травяных фитохор не отражается существенно на их флористическом составе.

3) Антропогенные нарушения исследованной пойменной растительности вызывают резкие изменения ее флористического состава в тех случаях, когда они многократно повторяются в фитохорах в течение ряда лет (сенокошение, выпас) или когда они сопровождаются сильными нарушениями почвы и напочвенного покрова (посадки лесных культур на вырубках). Проведенные в пойме Неруссы однократные сплошные рубки с последующим спонтанным лесовосстановлением не привели к существенному изменению флоры в лесных фитохорах, поэтому в целом растительный покров этой поймы можно считать хорошо сохранившимся.

Глава 5. Демографическая структура древесной и кустарниковой синузий в растительности поймы.

5.1. Синузии деревьев и кустарников в переработанной пойме.

Как обсуждалось в главах 2 и 4, на территории переработанной поймы во многих местах распространена мозаика разнородных и очень мелкоконтурных экотопов. Расположенные в них фитохоры рассматривались выше (глава 4) в ранге фрагментов растительных сообществ. В данной главе популяционная система каждого древесного или кустарникового вида в пределах одного подобного фрагмента рассматривается как локус.

В фитохорах самых геоморфологически молодых наземных экотопов – на прирусловых отмелях (тип Р3, табл. 5.1*) – описана начальная стадия инвазии аллювиальных пионерных ив – как кустарниковых (ива трехтычинковая, ива корзиночная, ива ломкая), так и древесных видов (ива белая). Эти виды представлены подростом семенного происхождения, в составе которого преобладают ювенильные особи. Видимо, на низких уровнях отмелей их дальнейшее развитие невозможно из-за продолжительного затопления. В более старшие возрастные состояния подрост ив способен переходить на самых высоких и несколько «отодвинутых» от русла участках отмелей, где затопление оканчивается раньше, чем в прибрежной части и в мелких ложбинах. Демографическое развитие локусов ив сопровождается сменой типа фитохор: формируются молодые кустарниковые ивняки (тип Р4, табл. 5.2, рис. 5.1), в которых обычно доминируют виргинильные и молодые генеративные особи ив трехтычинковой и корзиночной. Фитохоры типа Р4 находятся в особо долгопоемных условиях, однако в них могут внедряться некоторые виды деревьев и кустарников, произрастающие в старых, более высоких массивах переработанной поймы: при учетах были отмечены в различных фитохорах этого типа ювенильные и имматурные особи дуба, ясеня, вяза гладкого, ольхи черной и черемухи (у последних двух видов найдены также виргинильные особи). В составе локусов вяза гладкого и черемухи отмечались проростки и ювенильные особи семенного происхождения. Это показывает, что семенное размножение этих двух

---

* Здесь и далее в этой главе даются ссылки на таблицы Приложения 5.

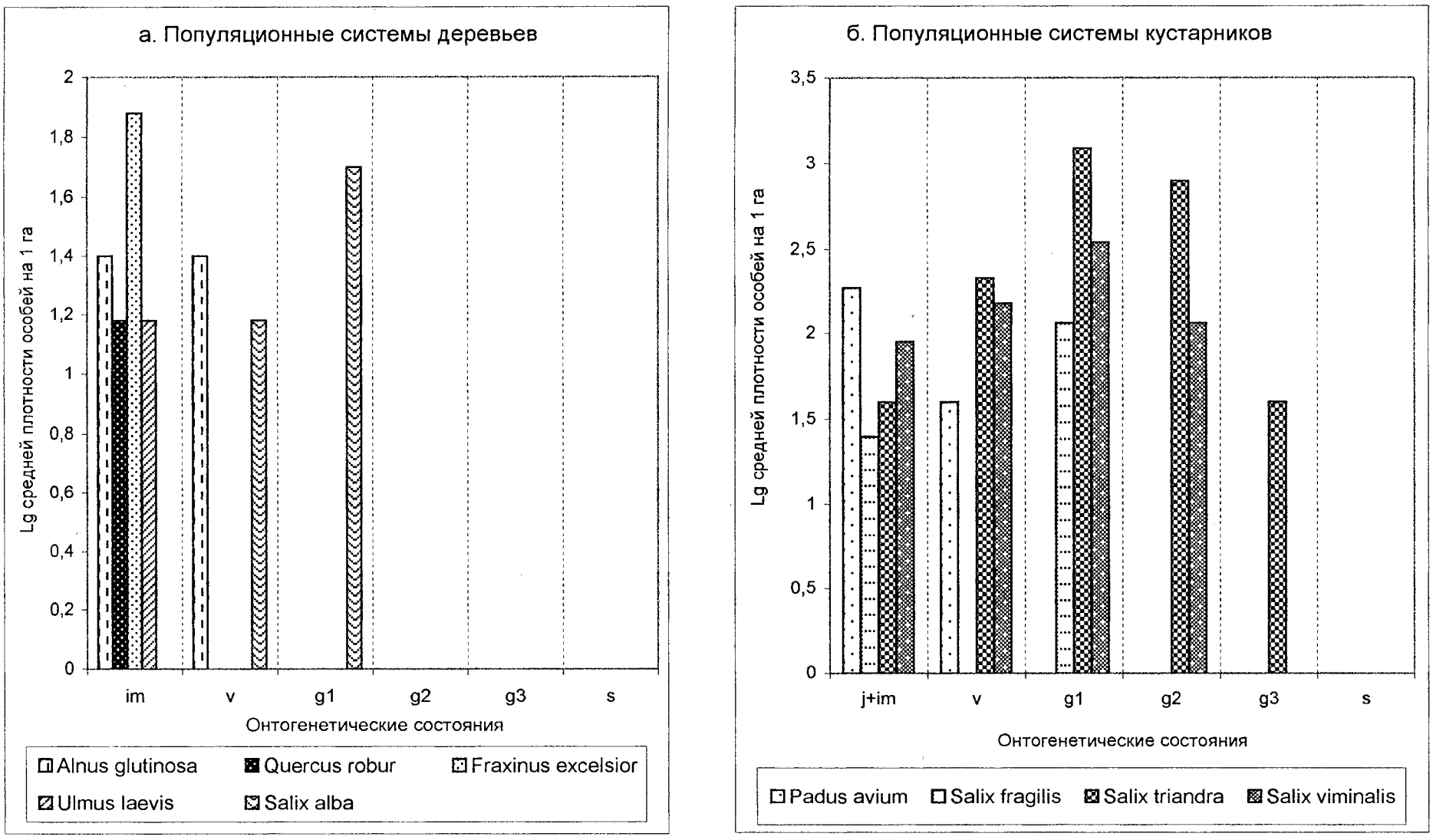
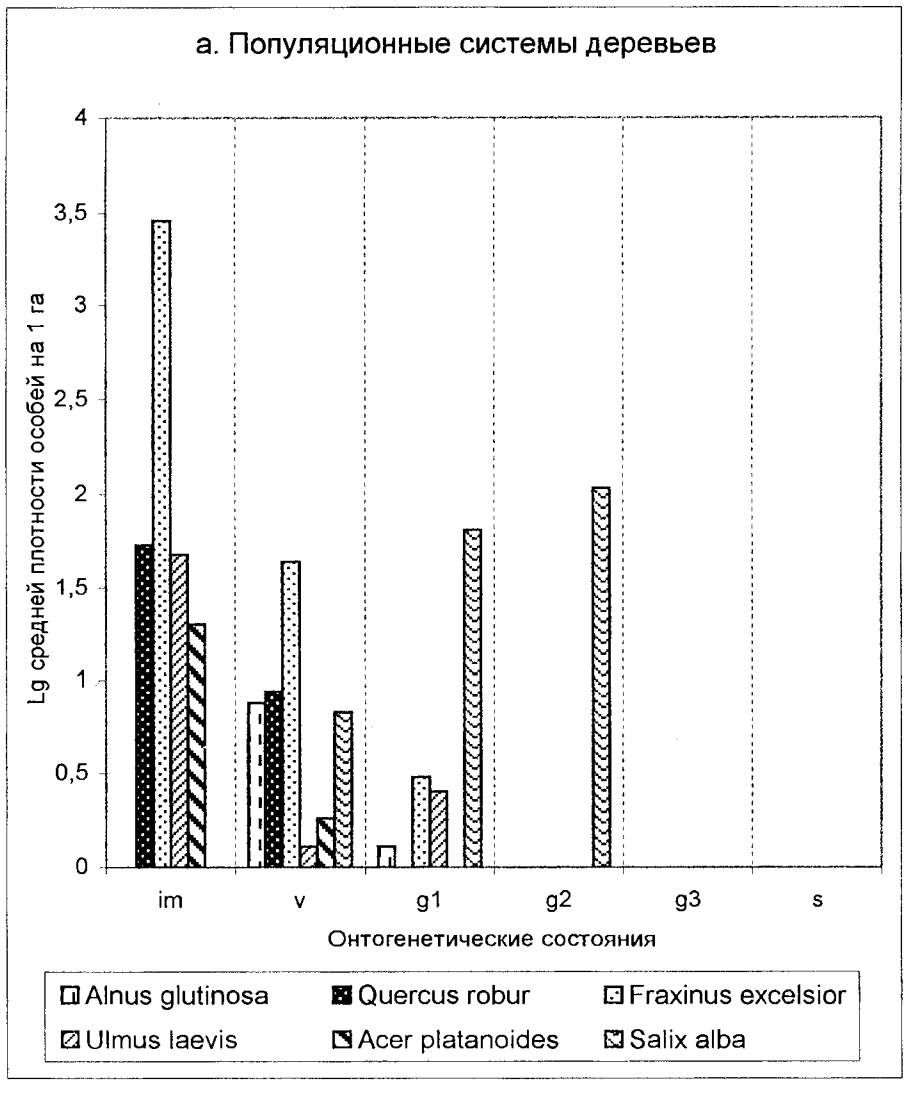


Рис.5.1. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в особо долгопоемных молодых прирусловых ивняках (тип Р4).



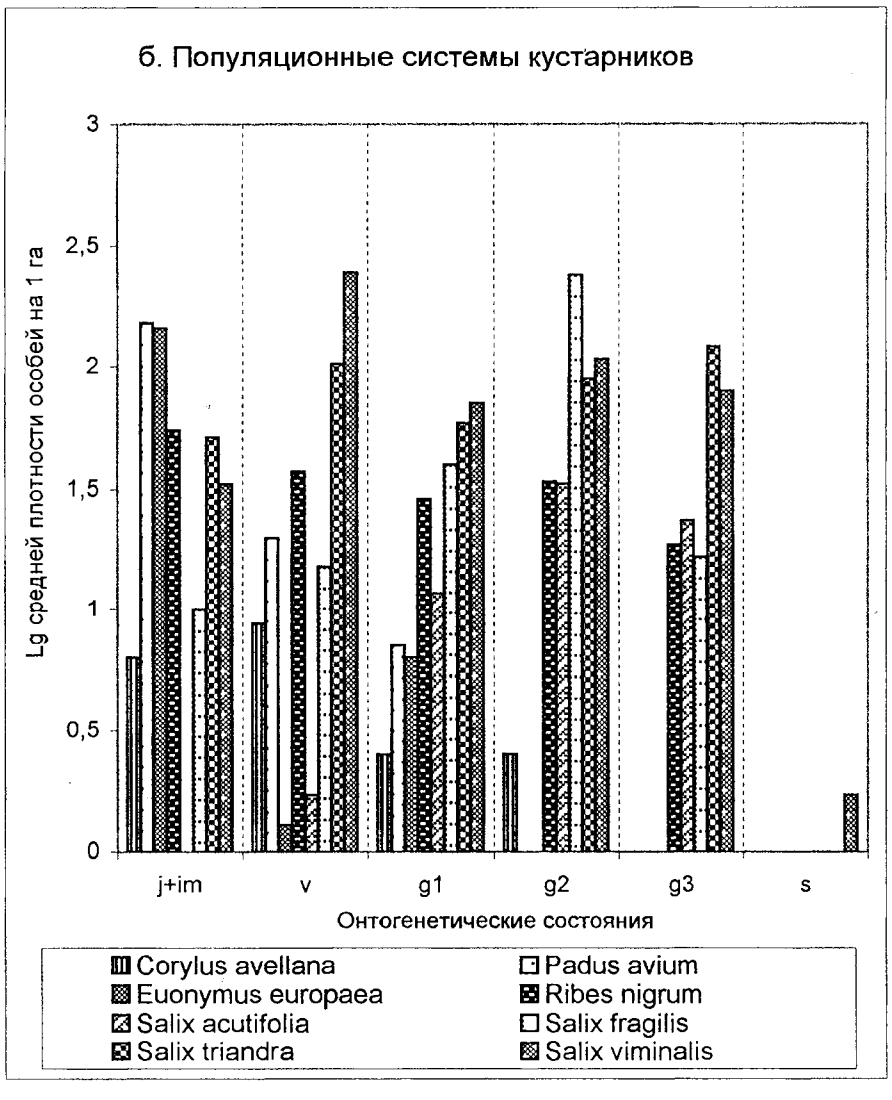


Рис.5.2. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в особо долгопоемных старых прирусловых ивняках (тип Р5а).

видов, почти не играющее сейчас роли в их самоподдержании в широколиственных лесах старой поймы (типы U3a, U3b, U4a, U4d), все же позволяет им осуществлять инвазию в молодую пойму. Также в прирусловые ивняки внедряется клен ясенелистный (адвентивный вид).

Прирусловыми отмелями (фитохоры типа P3) и молодыми ивняками (тип P4) загорожены от русла более старые ивняки (фитохоры типа **P5a**), которые расположены преимущественно на долгопоемных участках, но включают также особо долгопоемные и среднепоемные микросайты. Основу яруса В в ивняках типа P5a создают средневозрастные и старые генеративные особи кустарниковых ив – ломкой, трехтычинковой, корзиночной и остролистной (рис. 5.2, табл. 5.3). Локусы ивы белой в них также включают средневозрастных генеративных особей. У каждого из кустарниковых видов в отдельно взятых локусах обычно есть особи каких-либо прегенеративных состояний, поэтому в целом их популяционные системы в фитохорах этого типа полночленны. Это обеспечивается активным вегетативным размножением, но подрост семенного происхождения в них отсутствует. У ивы белой, которая размножается при отсутствии повреждений исключительно семенным путем, общая популяционная система в старых ивняках типа P5a неполночленна, так как не включают особей ювенильного и имматурного состояний.

Состав не-пионерных древесных и кустарниковых видов в старых ивняках типа P5a расширяется по сравнению с молодыми ивняками типа P4. «Новыми» видами деревьев и кустарников являются клен остролистный, бересклет европейский, лещина, крушина ломкая, смородина черная. У видов, которые были отмечены также в типе P4, локусы в фитохорах типа P5a развиты больше (рис. 5.2, табл. 5.3). Так, в локусах ясеня, вяза гладкого и клена ясенелистного в ивняках типа P5a присутствуют кроме имматурных особей также виргинильные и молодые генеративные, а в локусах черемухи – молодые и средневозрастные генеративные. Локусы клена остролистного включают имматурных и единичных виргинильных особей. Локусы ясеня при этом характеризуются наибольшей общей плотностью особей среди всех древесных видов в этом типе фитохор. Этому способствует

сочетание ряда биологических свойств ясеня: он способен переносить очень длительную поемность при условии проточности и невысокой температуры воды (Бяллович, 1957), является анемохором и теневынослив на ранних этапах онтогенеза (Евстигнеев, 1991). В кустарниковой синузии локусы крушины ломкой и лещины включают единичных прегенеративных и молодых генеративных особей, локусы смородины черной – единичных генеративных и их потомство вегетативного происхождения в ювенильном, имматурном или виргинильном состоянии. В локусах бересклета европейского преобладают ювенильные и имматурные особи, активно размножающиеся вегетативным способом, а также изредка отмечаются виргинильные и молодые генеративные. Такая же особенность – активное вегетативное размножение в ювенильном или имматурном состоянии, то есть переход в жизненную форму стланика – наблюдается и в большинстве локусов черемухи в старых ивняках. Это связано с низкой освещенностью под пологом, сформированным многочисленными кустарниковыми ивами. Среди не-пионерных кустарниковых видов в старых ивняках локусы бересклета европейского, черемуха и смородины черной характеризуются более высокой общей плотностью особей, чем локусы крушины и лещины, хотя последние два вида считаются устойчивыми к поемности примерно в такой же степени как остальные (Бяллович, 1957). В целом, популяционная система ясеня в фитохорах типа P5a находится в состоянии переходном от инвазионного к молодому нормальному, а популяционные системы остальных древесных видов фрагментарны. Среди кустарниковых видов в старых ивняках в нормальном состоянии находятся общие популяционные системы смородины, бересклета и черемухи (для последних двух видов характерна особая разновидность нормального состояния – с вегетативным самоподдержанием (Рысин, Рысина, 1966)). Популяционные системы крушины и лещины в старых ивняках фрагментарны.

В фитохорах типа P2a (табл. 5.4, рис. 5.3), расположенных на пологих особо долгопоемных старичных берегах, состав древесных и кустарниковых видов беднее, чем в старых ивняках, а популяционные системы по своему состоянию

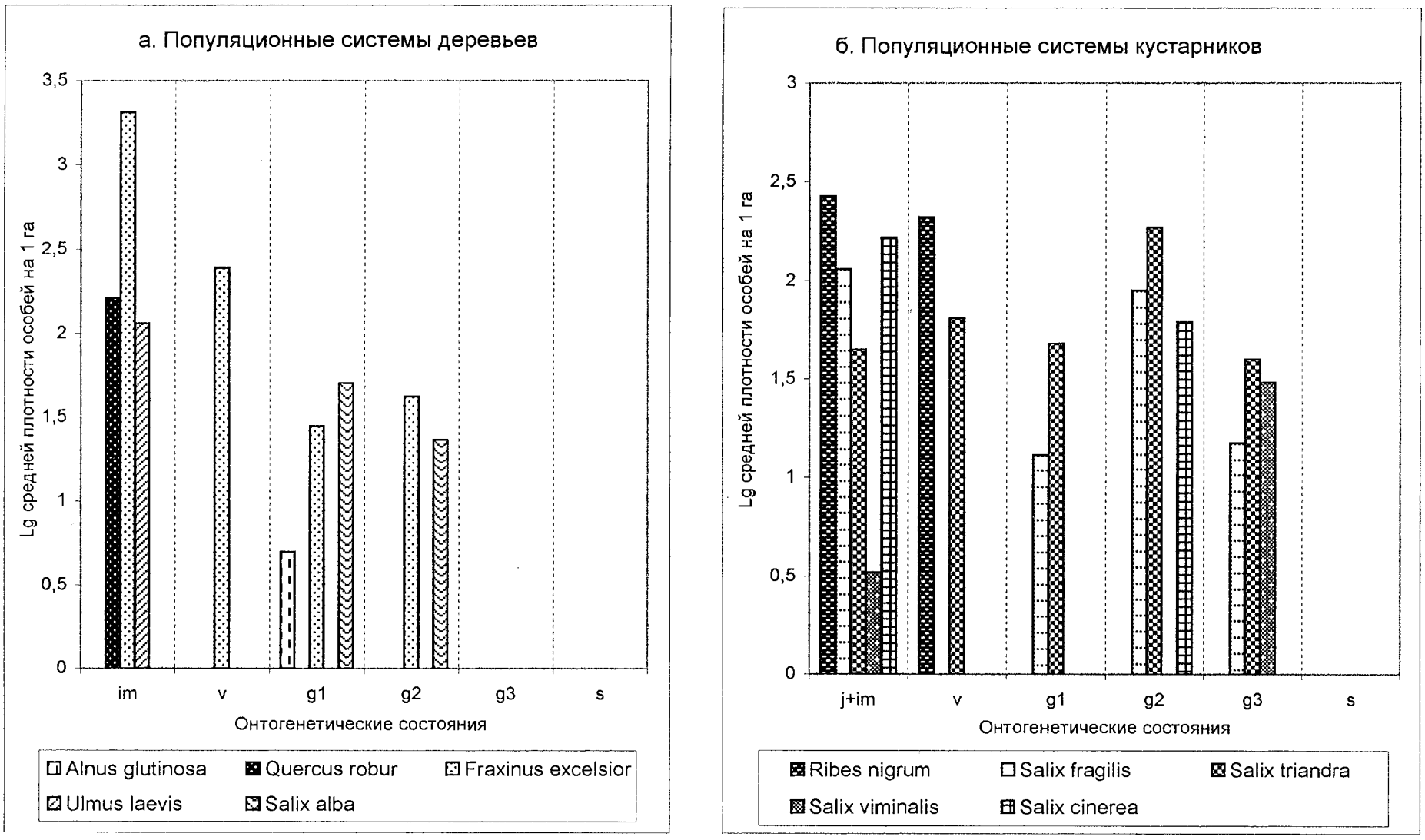


Рис.5.3. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников на особо долгопоемных берегах стариц в переработанной пойме (тип P2a).

существенно отличаются от описанных в ивняках типа P5a. Так, популяция ивы корзиночной практически является регрессивной, поскольку ее локусы включают только старых генеративных особей и небольшое число имматурных особей вегетативного происхождения. В локусах ивы трехтычинковой, несмотря на преобладание средневозрастных генеративных особей, мала плотность особей всех прегенеративных состояний. В локусах ивы ломкой плотность имматурных особей может быть довольно высокой, но в настоящее время в этих фитохорах обычно нет условий для развития этих особей до виргинильного состояния. Среди генеративных особей в локусах этого вида преобладают средневозрастные и очень мало молодых. Локусы ивы белой характеризуются еще большей неполночленностью, чем в ивняках типа P5a: в них полностью отсутствуют прегенеративные особи. Общие популяционные системы последних трех видов в долгопоемных местообитаниях по берегам стариц еще нельзя характеризовать как регрессивные, но тенденция к регрессивности в их демографической структуре обнаруживается.

Популяционная система ясеня в фитохорах типа P2a включает большое число средневозрастных генеративных особей: в некоторых локусах их плотность может быть выше, чем плотность молодых генеративных. Другие древесные и кустарниковые виды (дуб, вяз гладкий, ольха черная, лещина, черемуха), широко распространенные в более старых пойменных массивах, внедряются в эти фитохоры неактивно и с малым успехом: в большинстве их локусов виргинильные и генеративные особи отсутствуют. Причины этого не ясны и, вероятно, индивидуальны для каждого вида. Можно отметить несколько обстоятельств: во-первых, эти фитохоры дольше затоплены, чем многие участки в ивняках типа P5a, и для подроста, который покрывается водой полностью, эта разница может быть существенной. Во-вторых, многие подобные фитохоры отделены от старых массивов постоянно обводненными старицами (фитохоры типа P1), что затрудняет инвазию вегетативного по происхождению подроста вяза, черемухи, лещины (он отмечен только на тех участках, которые примыкают к склонам старых высоких массивов). В-третьих, локусы некоторых из этих видов (например, вяза, ольхи) в

окружающих массивах переработанной поймы содержат очень мало генеративных особей, то есть вероятность семенной инвазии этих видов на берега стариц тоже невелика. Таким образом, ясень в фитохорах типа P2a, так же как в ивняках типа P5a, занимает господствующие позиции в древесной синузии, благодаря своим биологическим особенностям – устойчивости к затоплению и анемохории. Из пионерных видов кустарниковой синузии активно осваивают подтопляемые берега стариц ива пепельная (вид, устойчивый к застойному затоплению при высокой температуре воды), смородина черная и бересклет европейский (последние два вида отмечены в данных фитохорах на повышенных микросайтах возле подошвы склонов высоких старых пойменных массивов).

Лесные фитохоры типа **P6** входят в состав молодых пойменных массивов и характеризуются преобладанием участков со среднепоемным гидрологическим режимом, хотя могут включать также особо долгопоемные, долгопоемные и единичные краткопоемные микросайты. В этих фитохорах произрастают почти все виды широколиственных деревьев, отмеченные в исследуемом районе (отсутствует только липа), но участие этих видов в составе древесной синузии очень различается (табл. 5.5; рис. 5.4,а). В составе древостоя преобладает ясень, единично встречаются дуб и клен остролистный (последний – на отдельных краткопоемных буграх). Демографические отличия локусов ясеня в этих фитохорах от локусов в старых ивняках типа P5a заключаются в более высокой плотности виргинильных и молодых генеративных особей и в наличии средневозрастных генеративных. Возобновление ясеня в лесных фитохорах типа P6 идет не менее активно, чем его инвазия в старые ивняки: среди видов-лесообразователей локусы ясеня характеризуется наибольшей плотностью имматурного подроста. В целом его популяционная система в лесах типа P6 является нормальной.

Клен остролистный может иногда создавать в лесах типа P6 не менее высокую, чем у ясеня, плотность имматурного и виргинильного подроста. Но плотность его генеративных особей в каждой фитохоре этого типа зависит от площади краткопоемных микросайтов, так как этот вид способен переносить затопление не

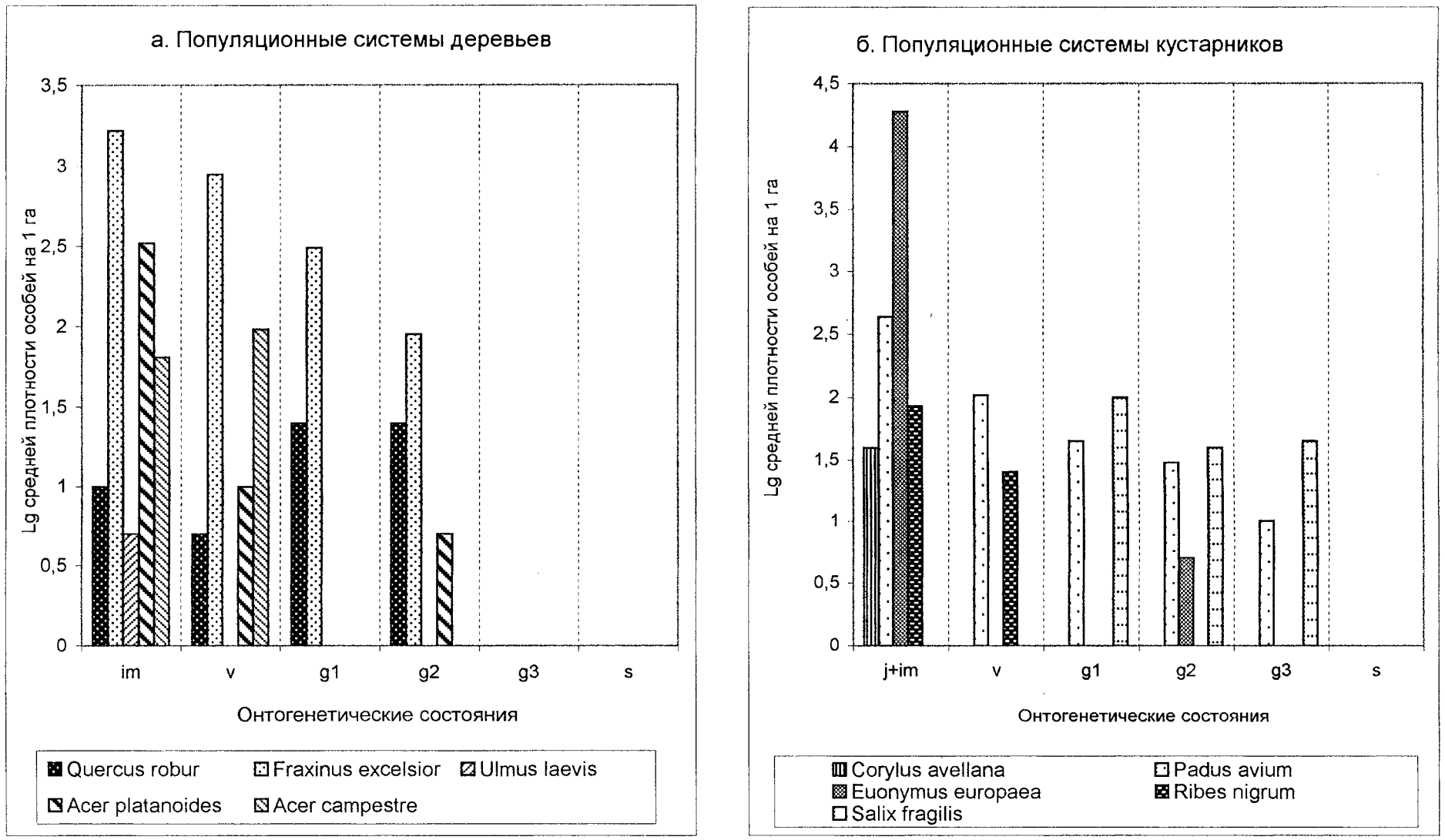


Рис. 5.4. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных средневозрастных лесах переработанной поймы (тип Р6).

:е 1-2 недель и при условии низкой температуры воды (Бяллович, 1957). гому в локусах фитохор типа Р6 плотность генеративных особей клена юлистного высоких значений не достигает, а его общая популяционная :ема в лесах этого типа по демографической структуре ближе к инвазионной, к молодой нормальной. Популяционная система дуба в фитохорах типа Р6 очает генеративных особей и в целом по этому признаку сходна с нормальной, :е отдельно взятые локусы характеризуются очень малой общей плотностью бей, практически превращающей их демографическую структуру в гментарную. Это связано не с режимом поемности (к затоплению дуб, по ным Ю.П. Бялловича, так же устойчив, как ясень), а низкой освещенностью пологом древостоя, сформированного ясенем, что препятствует приживанию ых особей дуба и увеличению плотности его локусов. Популяционные системы а гладкого и клена полевого представлены в этих фитохорах в настоящее время ько подростом, и общая плотность особей в их локусах такая же низкая, как у а. Для клена полевого это обусловлено той же причиной, что и для клена ролистного, – неустойчивостью к затоплению – и, кроме того, малой ленностью его генеративных особей в окружающих широколиственных лесах рых массивов (типы U4a, U3a, U2 и др., см. ниже). Причины низкой вазионной активности вяза гладкого, вероятно, заключаются тоже в том, что в роколиственных лесах старых пойменных массивов мало его генеративных бей, и еще в том, что инвазия его вегетативного возобновления в молодые йменные массивы затруднена препятствиями в виде постоянно обводненных ричных понижений. Ива белая в составе древесной синузии ясеневых лесов ıа Р6 при демографических учетах отмечена не была. Вообще, из ив в ясеневых ах этого типа была отмечена только ива ломкая – старые генеративные особи с иночными полегшими стволами, которые, видимо, в более молодом состоянии : же имели жизненную форму дерева (рис. 4.2).

В состав кустарниковой синузии ясеневых лесов типа Р6 (табл. 5.5, рис. 5.4,б) одят те же виды, которые были отмечены в старых ивняках, – черемуха, бесклет европейский, лещина, смородина черная. У первых трех из них в этих

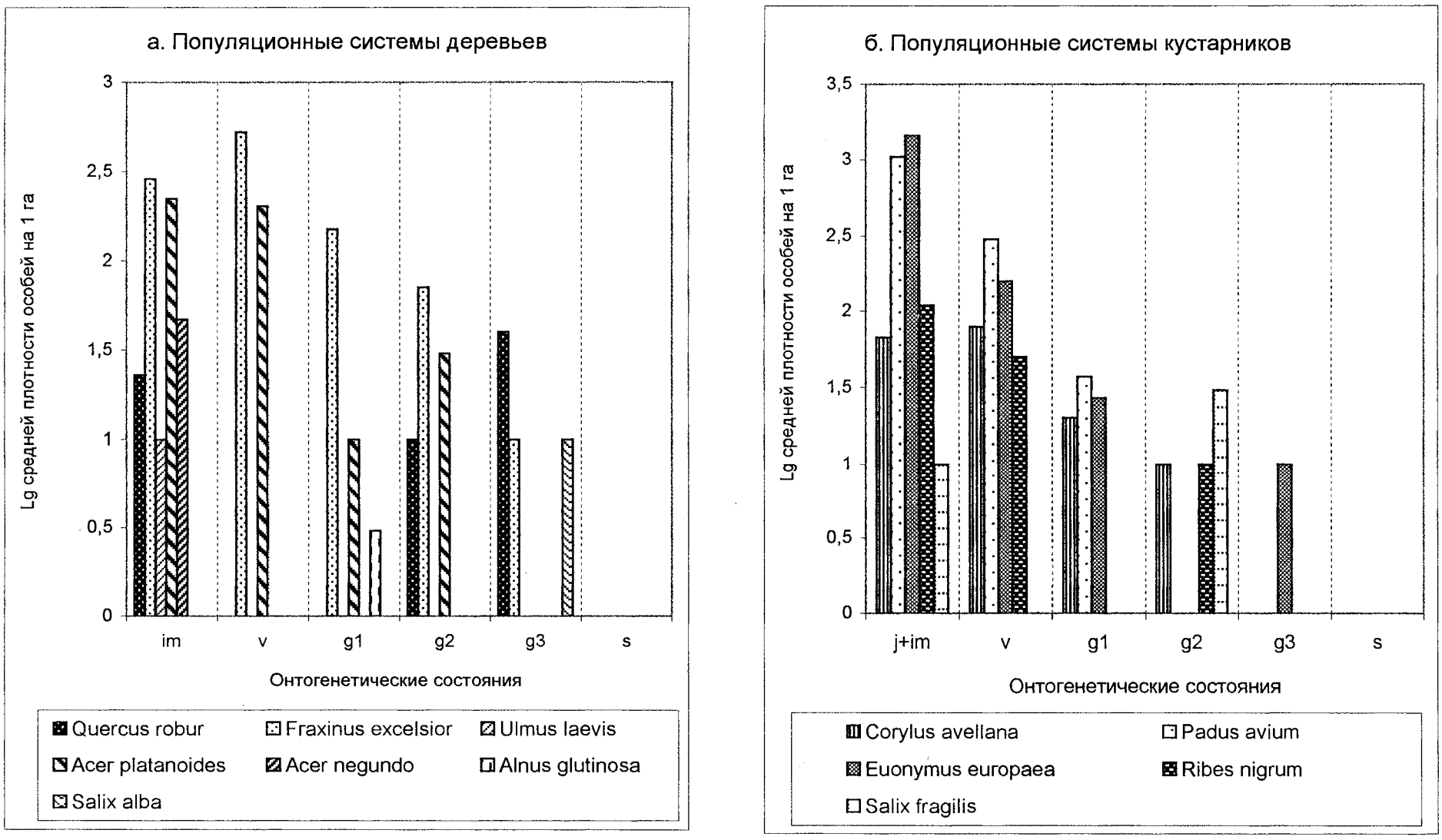


Рис. 5.5. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в краткопоемных лесах старых массивов переработанной поймы (тип Р8).

фитохорах отмечены локусы с более высокой общей плотностью, чем в старых ивняках. Для локусов черемухи и бересклета европейского бывает также характерна более высокая плотность молодых генеративных особей, чем в старых ивняках. То и другое может быть реакцией на более благоприятный гидрологический режим – уменьшение поемности. Как и в старых ивняках типа P5a, у черемухи и бересклета европейского в фитохорах типа P6 распространена жизненная форма стланика с вегетативным размножением в имматурном или ювенильном онтогенетическом состоянии.

В старых облесенных массивах переработанной поймы краткопоемные участки заняты старовозрастными широколиственными лесами типа **P8** (табл. 5.6, рис. 5.5). Популяционные системы основных лесообразователей – дуба и ясеня – в этих фитохорах включают не только средневозрастных, но и старых генеративных особей. При этом отдельные локусы ясеня и вся его популяция в целом полночленны по набору онтогенетических состояний, имеют левосторонний демографический спектр и самую высокую плотность среди остальных древесных видов в этих фитохорах. Популяция дуба резко неполночленна: в обследованных локусах не были отмечены виргинильные и молодые генеративные особи, общая плотность их стабильной фракции (всех особей, кроме ювенильных) мала. Клен остролистный представлен в этих фитохорах нормальными локусами (с левосторонним демографическим спектром), общая плотность которых сопоставима с общей плотностью локусов ясеня. Его популяция в целом также имеет нормальный характер. Особенностью лесов данного типа, по сравнению со старовозрастными широколиственными лесами унаследованной поймы, является присутствие единичных старых генеративных особей ивы белой. Также, в связи с тем, что фитохоры типа P8 нередко располагаются на высоких подмываемых участках берега и получают боковую подсветку со стороны русла реки, в них на краю обрыва могут произрастать единичные генеративные особи ольхи черной и ивы ломкой (в жизненной форме дерева). Кроме того, в одном из фитохор этого типа была отмечена слабая инвазия рябины – тоже на участке с боковой подсвет-

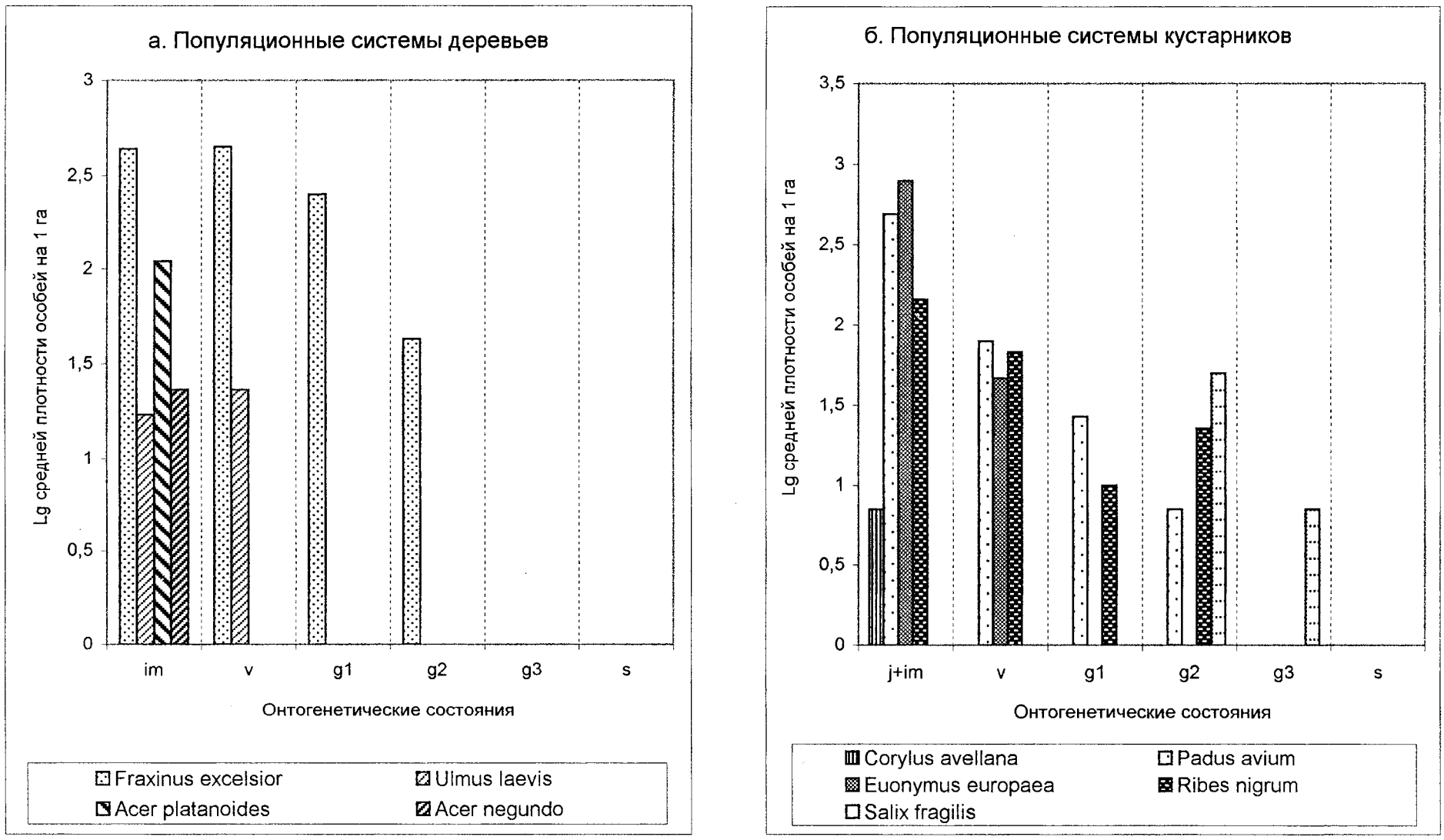
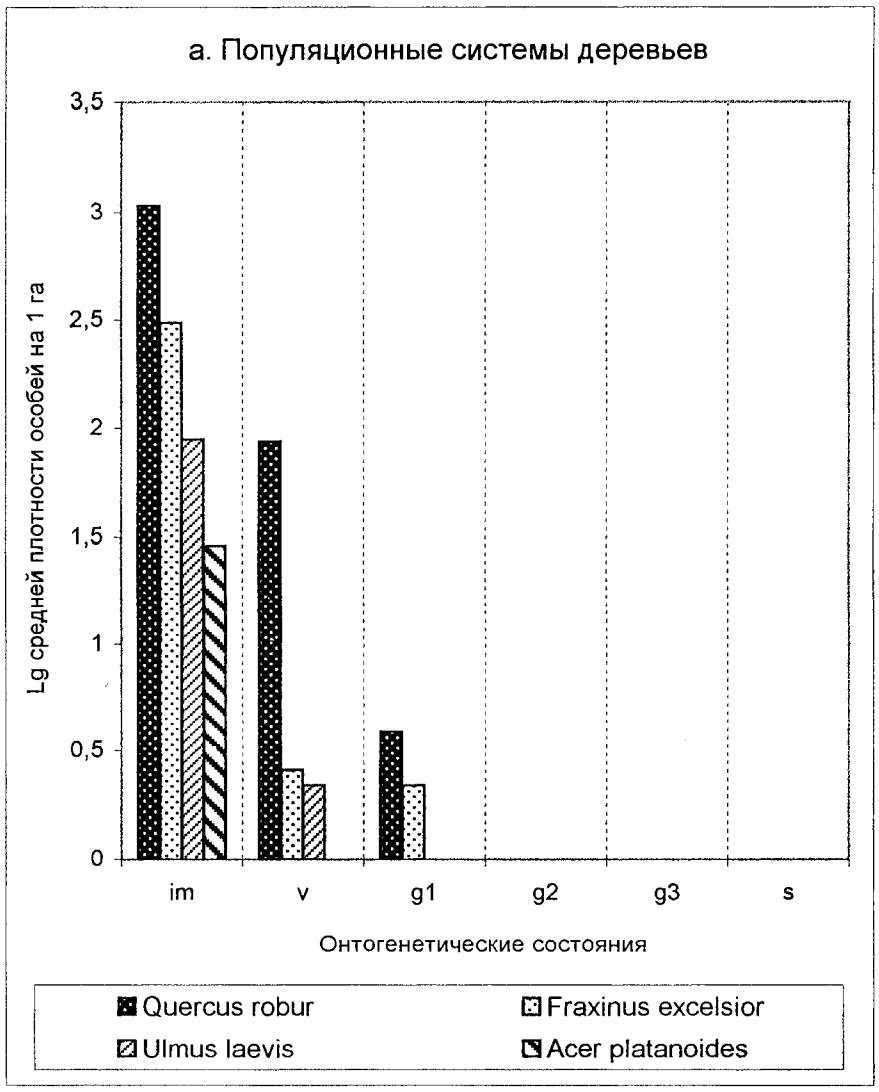


Рис. 5.6. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных лесах старых массивов переработанной поймы (тип Р7).

кой, на обочине постоянной тропы, используемой людьми и дикими животными.

Синузия кустарников в краткопоемных старых широколиственных лесах переработанной поймы (табл. 5.6; рис. 5.5,б) включает лещину, черемуху, бересклет европейский и смородину черную. Популяционные системы первых 2-х видов являются нормальными, то есть включают особей всех прегенеративных состояний и генеративных (молодого и средневозрастного). Для локусов черемухи в этих фитохорах преобладание вегетативного размножения (у прегенеративных особей) над семенным характерно так же, как в старых ивняках типа P5a и в ясеневых лесах типа P6. Популяционная система бересклета европейского в фитохорах типа P8 включает ювенильных и имматурных особей в жизненной форме стланика, а также виргинильных и молодых генеративных (средневозрастные генеративные особи не были отмечены, но это может быть случайным следствием небольшого числа демографических учетов). Также в этих фитохорах отмечена слабая инвазия крушины.

На среднепоемных склонах и в неглубоких внутренних ложбинах старых облесенных массивов переработанной поймы развиты фитохоры с ясеневыми лесами (тип P7, табл. 5.7, рис. 5.6). В локусах ясеня в лесах данного типа не отмечены старые генеративные особи, в отличие от краткопоемных широколиственных лесов типа P8. По остальным же характеристикам (левосторонний характер демографического спектра, высокая общая плотность локусов) популяционные системы ясеня в типах P7 и P8 схожи. Дуб и клены (остролистный и ясенелистный) осуществляют в фитохоры типа P7 слабую инвазию, но их особи старше имматурного состояния в учетах зафиксированы не были (возможно, тоже вследствие небольшого числа учетов). Почти аналогично состояние популяционной системы вяза в ясеневых лесах типа P7: отмечены его имматурные и виргинильные особи, но их общая плотность в описанных локусах очень мала. Аналогичная ситуация наблюдается и в синузии кустарников (табл. 5.7; рис. 5.6,б) – у лещины. Популяционные системы черемухи, бересклета европейского и смородины черной в фитохорах этого типа относятся к нормальным, но у первых двух видов не включают генеративных особей и



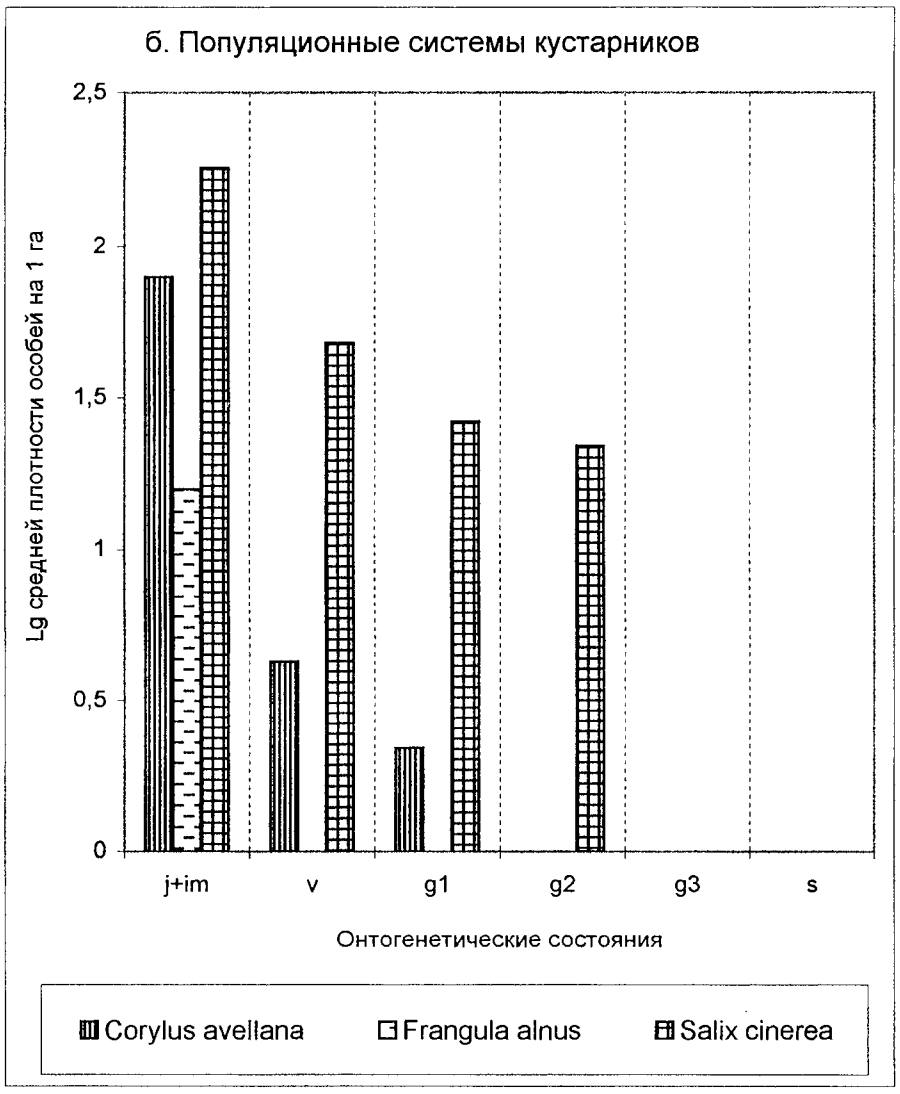


Рис. 5.7. Демографическая стурктура популяционных систем деревьев и кустарников на краткопоемных заброшенных сенокосах (тип P9a).

самоподдерживаются за счет вегетативного размножения прегенеративных особей. Отличительной особенностью фитохор этого типа по сравнению со среднепоемными ясеневыми лесами унаследованной поймы (тип U3a) является присутствие в самых нижних частях склонов, возле старичных берегов, старых генеративных особей ивы ломкой, локусы которой образуют в совокупности фрагментарную регрессивную популяционную систему.

В связи с задачей прогнозировать возможный ход дальнейших преобразований современной пойменной растительности представляет особый интерес состояние популяционных систем древесных и кустарниковых видов в луговых фитохорах. Демографические учеты в них проводились преимущественно в переработанной пойме, на краткопоемных заброшенных сенокосных лугах (фитохоры типа P9a), входящих в настоящее время в территорию заповедника «Брянский лес» или его охранной зоны, поэтому их характеристика приводится в данном разделе (табл. 5.8; рис. 5.7). Общие популяционные системы почти всех древесных и кустарниковых видов на краткопоемных лугах являются инвазионными. Исключение составляют только популяционные системы дуба и ясеня, у которых некоторые локусы включают единичных молодых генеративных особей. Дуб во всех фитохорах по общей плотности преобладает в подросте над остальными древесными видами, причем максимум плотности в его локусах создают имматурные особи, то есть более стабильная часть популяционной системы, чем ювенильные. Общая плотность подроста ясеня – вторая по величине среди древесных видов в фитохорах бывших сенокосов, но он отмечается только поблизости от опушек, в зоне затенения от стены леса. Плохое приживание ясеня на совершенно открытых местах объясняется его высокой транспирационной способностью, приводящей к засыханию подроста (Юркевич, Адерихо, 1973). Видимо, именно это обстоятельство и является причиной того, что инвазия ясеня на луга менее активна, чем инвазия дуба, а также менее активна, чем в старые ивняки (тип P5a) и на берега стариц (фитохоры типа P2a). Может быть, та же самая причина обусловила и сходный характер размещения подроста вяза гладкого на бывших сенокосах. Не исключено также, что произрастание этого вида только

поблизости от опушек обусловлено тем, что на лугах (как и в лесных фитохорах) он возобновляется только за счет вегетативного размножения, и еще не успел внедриться от стены леса достаточно далеко (заповедный режим установился на сенокосах около 15 лет назад).

На бывших сенокосах единично отмечены еще некоторые древесные виды: береза бородавчатая, ольха черная, липа, клен остролистный, яблоня лесная. Низкая активность инвазии светолюбивых видов – березы и ольхи – может быть связана с тем, что их семена не могут прорастать, а особи развиваться среди сомкнутого травяного покрова, свойственного большинству луговых фитохор. Эти виды нуждаются в микросайтах, где травяная синузия была бы частично уничтожена. При демографических учетах они были отмечены: ольха – на заросших пороях кабанов, береза – на участках с разреженным от вытаптывания травяным покровом (эти участки регулярно подвергаются рекреационной нагрузке). Кроме того, эти виды распространяются анемохорно, а в ближайших к лугам переработанной поймы лесных фитохорах (типы P5a, P9a, U4a, U3a) генеративных особей этих видов практически нет. Низкая активность их инвазии на луга является результатом сочетания всех этих обстоятельств.

В отличие от этих видов дуб – также светолюбивый вид – распространяется зоохорно, причем в примыкающих к лугам лесных фитохорах его генеративные особи обычно присутствуют. В луговых фитохорах первоочередными агентами его распространения могут быть, видимо, мышевидные грызуны (Рысин, Рысина, 1990). Возможно, что они способствуют регулярному заносу желудей в луговые микросайты с нарушенным травяным покровом – на зарастающие муравейники или под куски дернины, вывороченные кабанами при перекапывании лугов. При демографических учетах единично были отмечены факты произрастания ювенильных и имматурных особей дуба на кочках, представляющих собой зарастающие муравейники. Порои же кабанов разной давности распространены на обследованных лугах практически повсеместно, и любой участок мог быть в какой-либо момент подходящим для приживания дуба в этом отношении.

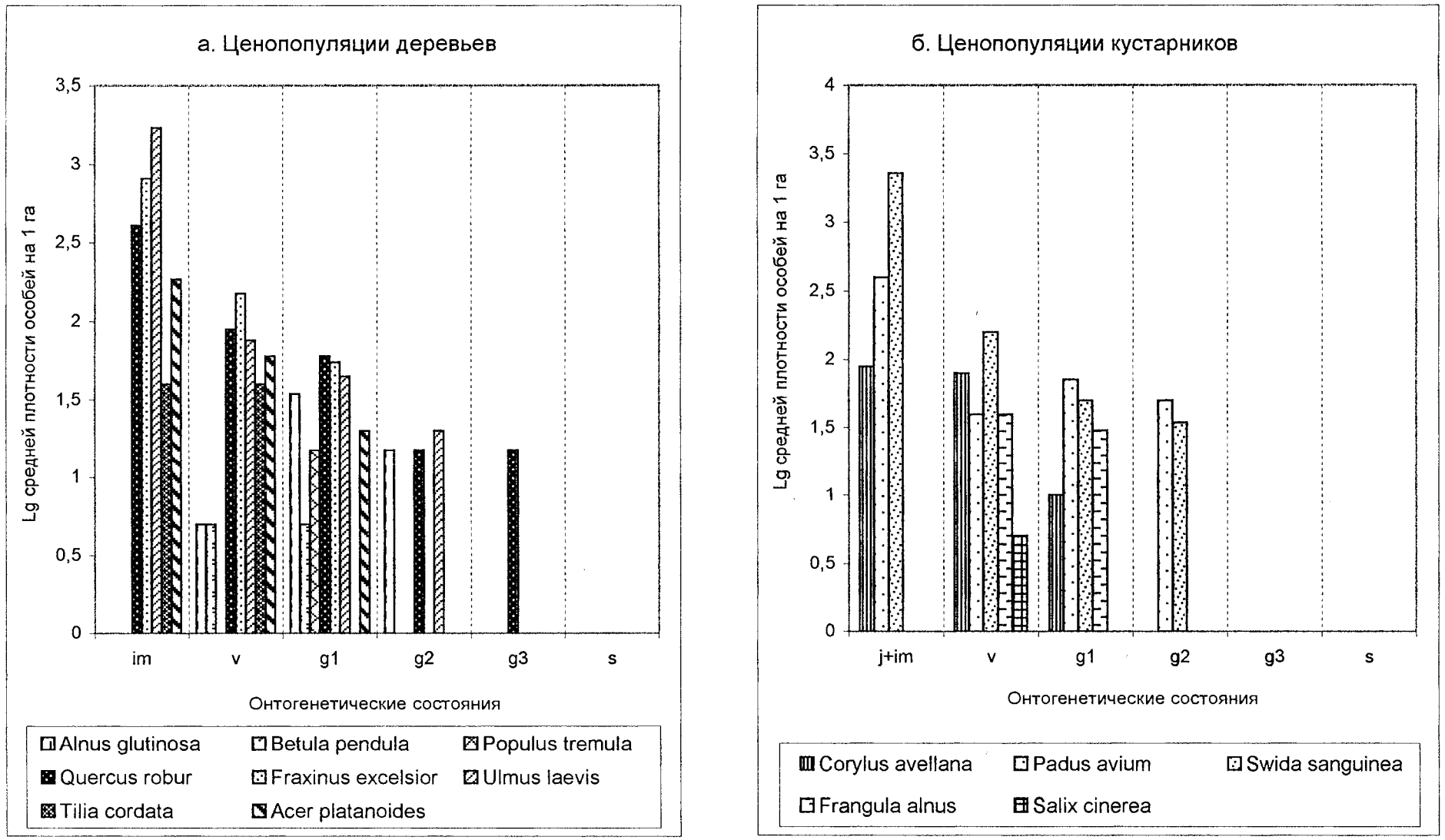


Рис. 5.8. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в краткопоемных послелуговых лесах (тип P9b).

Последним в данном разделе рассматривается тип краткопоемных лесов **P9b**. Ранее (глава 4) фитохоры этого типа были описаны в ранге сообществ. Соответственно, здесь популяционные системы эдификаторных видов растений в них описываются в ранге ценопопуляций. Самой характерной особенностью демографической структуры древесной синузии (табл. 5.9, рис. 5.8,а) в фитохорах этого типа является нормальное состояние ценопопуляций дуба. Они полночленны, могут достигать высокой общей плотности, максимум плотности в них сформирован имматурными особями. Такому состоянию ценопопуляций дуба способствует неравномерная сомкнутость ярусов А и В в лесах данного типа, наличие фитохор окон и опушек, где подрост дуба успешно приживается (рис. 4.4). Сходный тип демографического спектра (но без старых генеративных особей) бывает в лесах этого типа и у ценопопуляций вяза гладкого. Несколько отстают в развитии от вяза (и еще больше – от дуба) ценопопуляции ясеня и клена остролистного: они являются молодыми нормальными, так как не включают средневозрастных генеративных особей. Однако они также характеризуются высокой общей плотностью. Кроме того, в состав древесной синузии в лесах этого типа входят малочисленные и неполночленные (без имматурного подроста) ценопопуляции светолюбивых реактивных видов – березы бородавчатой, осины обыкновенной, ольхи черной.

Синузия кустарников в лесах типа **P9b** (табл. 5.9; рис 5.8,б), включает нормальные ценопопуляции лещины, черемухи, свидины кроваво-красной. Наличие в этих лесах генеративных особей свидины тоже является особенностью, связанной с разреженностью древостоя (во многих лесных фитохорах поймы с сомкнутым пологом древостоя – типы фитохор U3a, U4a, U3b2, U3b3, U4d – эти особи отсутствуют). Также в сообществах типа P9b отмечены фрагментарные ценопопуляции крушины, имеющие очень малую плотность, и единичные особи ивы пепельной.

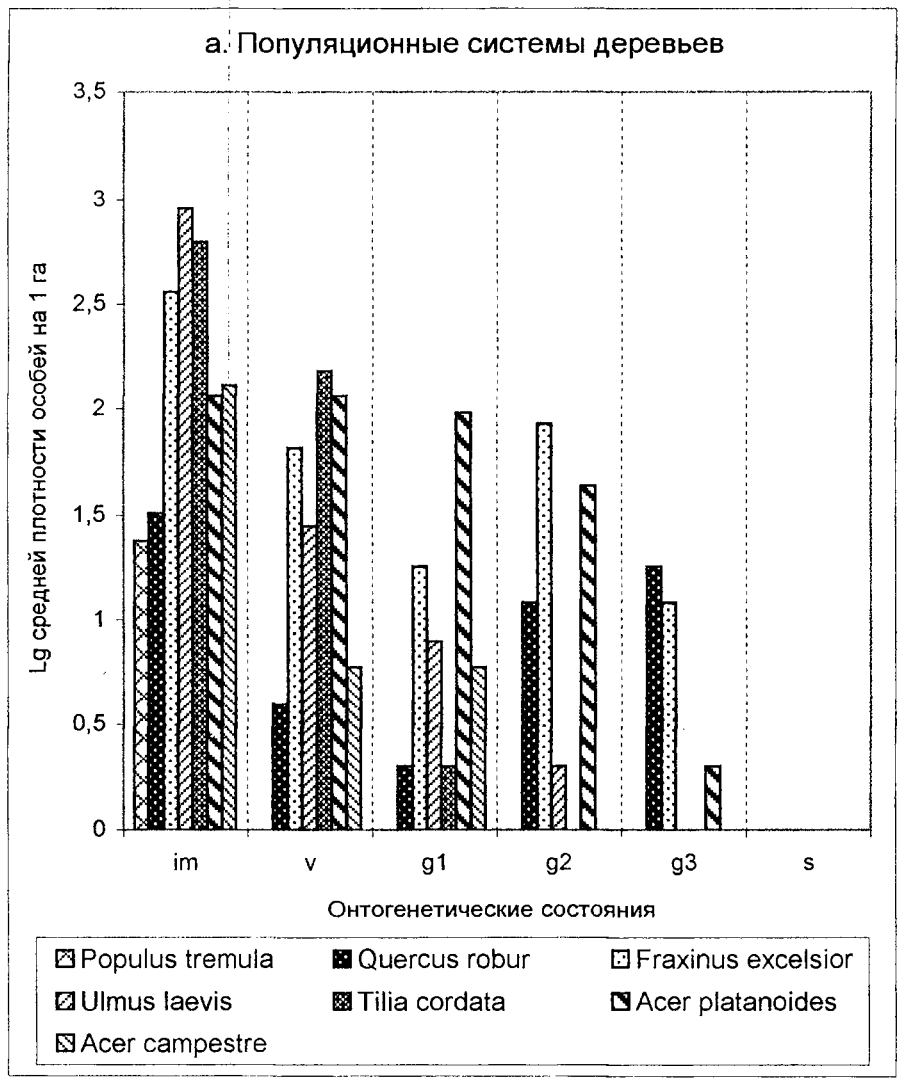
5.2. Синузии деревьев и кустарников в унаследованной пойме.

5.2.1. Фитохоры малонарушенных широколиственных лесов. Леса, не подвергавшиеся сплошным рубкам последние 100-150 лет, представляют среди

фитохор унаследованной поймы наибольший интерес для демографических исследований, поскольку можно ожидать, что в них возрастная структура популяций деревьев и кустарников могла достичь состояния, при котором обеспечено стабильное самоподдержание этих видов и длительное выполнение ими лесообразующей роли. В унаследованной пойме были описаны 4 типа фитохор в наземных малонарушенных лесах – U2, U3a, U4a и U5a. Фитохоры всех этих типов рассматриваются как фрагменты сообществ, а соответствующие популяционные системы – как локусы. Еще 1 тип лесных фитохор был описан в постоянно обводненных местообитаниях (U1d). Эти лесные фитохоры рассматриваются в ранге сообществ, и для древесных и кустарниковых видов в них описаны ценопопуляции.

На рис. 5.9 и в табл. 5.10 представлены демографические спектры видов древесной синузии в краткопоемных лесах типа **U4a**. В них популяционные системы ясеня и клена остролистного имеют такую демографическую структуру, которая сходна с характерным (базовым) для древесных растений спектром, то есть включает абсолютный максимум плотности, сформированный прегенеративными особями, и локальный максимум плотности, сформированный генеративными. (На рис. 5.9,а в спектре клена остролистного максимум на имматурных особях не заметен, но их плотность в разных локусах сильно варьирует (см. табл. 5.10) и может достигать значений не меньших, чем у ясеня; при статистическом сравнении этих видов по плотности имматурных особей достоверных различий не выявляется.)

У популяционных систем липы и вяза гладкого в старовозрастных краткопоемных лесах типа U4a демографическая структура также характеризуется абсолютным максимумом на имматурной группе, то есть возобновление этих видов в фитохорах идет активно. Оно обеспечивается вегетативным размножением, к которому эти виды становятся способны в виргинильном и даже в имматурном состоянии. Почти полное отсутствие их генеративных особей в локусах старых лесов может быть обусловлено несколькими причинами: несомненно для обоих видов имеет значение низкая освещенность под пологом



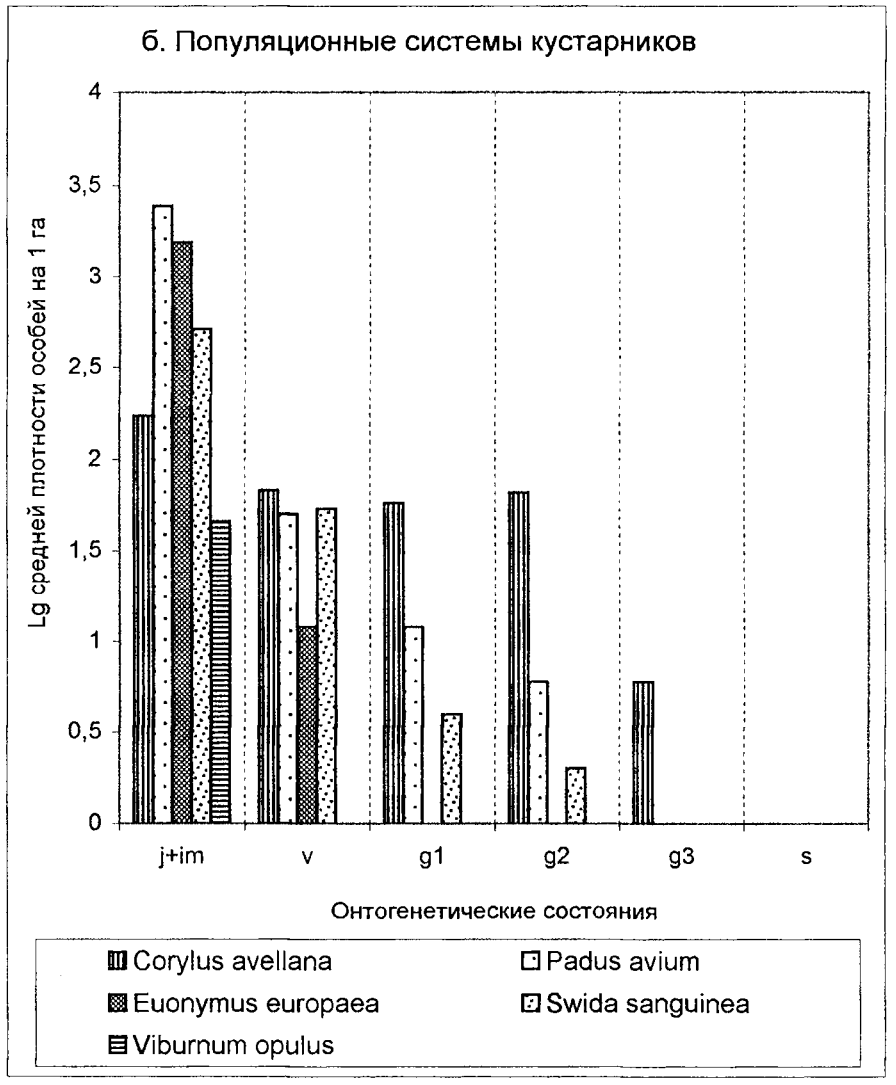


Рис. 5.9. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в краткопоемных малонарушенных лесах унаследованной поймы (тип U4a).

этих лесов, препятствующая нормальному прохождению онтогенеза. Возможно также, что средневозрастные и старые генеративные особи этих видов были удалены при выборочных санитарных рубках, проводившихся в 1960-е годы. Судя по тому, что молодые генеративные особи липы и вяза сейчас в этих сомкнутых лесах единичны, можно предполагать, что средневозрастных и старых генеративных особей также было ранее очень мало и поэтому, в отличие от более многочисленных средневозрастных и старых генеративных особей ясеня или дуба, при рубках их могли удалить полностью.

Клен полевой в краткопоемных старых широколиственных лесах имеет самую малую общую плотность и самую малую плотность генеративных особей среди всех лесообразователей. Но его локусы обычно включают не только имматурных, но и виргинильных особей вегетативного происхождения, поэтому можно предполагать, что в качестве ассектатора он сохранится в составе древесной синузии этих фитохор и в будущем. Как и перечисленные выше виды (ясень, клен остролистный, липа и вяз гладкий), клен полевой характеризуется теневыносливостью, и мог бы при высокой плотности подроста стать доминантом яруса В, как это описано в других регионах (Зворыкина, 1954). Почему этого не произошло в период роста современных старых генеративных особей дуба, ясеня и клена остролистного и почему сейчас его возобновление имеет очень низкую плотность, не ясно. Константность этого вида в пойменных лесах различных типов также мала (см. Приложение 3). В связи с этим его присутствие в каких-либо пойменных фитохорах является достаточным основанием для специальных мер по их охране.

Присутствующие в краткопоемных широколиственных лесах типа **U4a** светолюбивые виды – дуб и осина – стабильного состояния в настоящее время достичь не могут. Осина осуществляет слабую инвазию корневыми отпрысками в некоторые фитохоры, если поблизости есть послерубочные средневозрастные леса с осиной в древостое (типы U4d, U3b3), но ее особи полностью отмирают, не достигнув виргинильного состояния. Состояние локусов дуба, наоборот, свидетельствует о тенденции его популяционной системы в лесах этого типа к

регрессии: большинство локусов включают только старых генеративных и ювенильных особей и имеют очень низкую общую плотность особей, то есть являются фрагментарными. Старые генеративные особи дуба в этих фитохорах в последние десятилетия интенсивно отмирают, а плотность средневозрастных генеративных настолько мала, что обеспечить высокую плотность подроста они не могут. Поэтому виргинильные и молодые генеративные особи дуба в фитохорах данного типа практически отсутствуют, и плотность имматурных не превышает плотности старых генеративных. Позиции дуба в дальнейшем не упрочит даже то, что единичные экземпляры его подроста оказались способны достичь виргинильного состояния (рис. 5.9.а, табл. 5.10) в отдельных мелких лесных окнах, возникающих при выпадении старых особей (рис. 4.3). Виргинильные особи остальных широколиственных видов более многочисленны и обеспечат доминирование теневыносливых видов в древостое и в будущем. Можно предполагать, что при поддержании в лесах этого типа абсолютно заповедного режима дуб станет в них чрезвычайно редким видом после того, как выпадут все особи, находящиеся сейчас в средневозрастном или старом генеративном состоянии.

Таким образом, в краткопоемных фитохорах старых лесов (тип **U4a**) в настоящее время способны поддерживать оборот поколений (хотя и за счет разных способов размножения) популяционные системы ясеня, вяза гладкого, липы и клена остролистного. Первые 2 из этих видов относительно теневыносливы, а последние 2 – очень теневыносливы (Евстигнеев, 1991). Это говорит о том, что в краткопоемных широколиственных лесах, как и в водораздельных (Восточноевропейские …, 1994), основным организующим фактором для древесной синузии является свет. При этом позиции ясеня и клена в долговременной перспективе более устойчивы, поскольку у них сформирована многочисленная группа генеративных особей, которые могут обеспечивать самоподдержание популяционных систем длительное время. Плотность имматурных и виргинильных особей липы и вяза, обеспечивающих возобновление этих видов, очень сильно варьирует в разных локусах. Поэтому позиции этих

видов в данной ценотической обстановке менее стабильны, чем у клена остролистного и ясеня.

Синузия кустарников в краткопоемных фитохорах старых широколиственных лесов типа **U4a** включает лещину обыкновенную, черемуху птичью, бересклет европейский, свидину кроваво-красную, калину обыкновенную (рис. 5.9,б; табл. 5.10). У конкурентного вида – лещины – локусы имеют полночленные демографические спектры и самые высокие среди всех кустарников общую плотность особей и плотность средневозрастных генеративных. Лещина стабильно занимает в этих фитохорах доминирующие позиции, ее общая популяционная система является нормальной. Почти у всех остальных видов, характеризующихся толерантной стратегией, в краткопоемных фитохорах локусы находятся в нормальном состянии за счет вегетативного размножения прегенеративных особей. Характерные признаки демографической структуры их популяционных систем – высокая плотность ювенильных и имматурных особей, отсутствие виргинильных и генеративных. Это связано с низкой освещенностью, препятствующей развитию виргинильных и генеративных особей и вынуждающей особей бересклета, свидины и калины переходить в жизненную форму стланика и вегетативно размножаться в имматурном и ювенильном состоянии (Восточноевропейские ..., 1994). У черемухи вегетативное размножение прегенеративных особей тоже является в краткопоемных фитохорах основным способом самоподдержания и такая жизненная форма широко распространена, хотя в отдельных мелких окнах ее особи способны перейти и в генеративное состояние. Однако ее проростки там совершенно не отмечены, так что вклад в оборот поколений вносит только вегетативное потомство.

Незаливаемые старовозрастные широколиственные леса (тип **U5a**) в пойме Неруссы были охарактеризованы только 1 демографическим учетом (табл. 5.11) из-за незначительной распространенности. Учет показывает расширение видового состава древесной синузии в этих фитохорах по сравнению с краткопоемными лесами: в нем была отмечена (с низкой плотностью) ель европейская – вид, очень плохо переносящий поемность (Бяллович, 1957) и отсутствующий в собственно

пойменных местообитаниях. Также до некоторой степени леса этого типа отличает от остальных очень слабая инвазия рябины обыкновенной и крушины обыкновенной и присутствие бересклета бородавчатого, так как в большинстве остальных типов пойменных фитохор все эти виды отмечены не были.

В среднепоемных старовозрастных лесных фитохорах типов **U2** и **U3a** древесная и кустарниковая синузии имеют несколько иной видовой состав, чем в краткопоемных. Так, в фитохорах типа **U3a** (табл. 5.12) присутствуют ольха черная и смородина черная: оба эти вида устойчивы к очень длительной поемности, хотя смородина – к менее длительному и застойному затоплению, чем ольха (Бяллович, 1957). Наиболее интересна для анализа ситуация в экотонных опушечных фитохорах типа **U2** (рис. 5.10; табл. 5.13). Кроме отличий от краткопоемных лесов типа U4a по режиму поемности, они отличаются от этого типа и типа U3a также большей освещенностью за счет боковой подсветки со стороны необлесенных особо долгопоемных ложбин и межгривных понижений. У относительно теневыносливых видов, устойчивых к длительной поемности в условиях проточного затопления, – ясеня и вяза гладкого – демографические спектры локусов на опушках типа U2 можно охарактеризовать как нормальные: они включают генеративные состояния и полный набор прегенеративных с максимумом плотности на имматурной группе особей и довольно высокой плотностью виргинильных, что является хорошей гарантией самоподдержания. Однако средневозрастные генеративные особи ясеня и вяза не формируют локальный максимум плотности в опушечных локусах. Возможно, объясняется это просто небольшой площадью многих опушек (рис. 2.4), не вмещающей большого числа крупных деревьев. Общие популяционные системы этих видов в опушечных фитохорах можно все же охарактеризовать как нормальные.

Теневыносливые виды – липа и клены остролистный и полевой – осуществляют инвазию только на верхние части опушечных склонов, поскольку не выдерживают режима длительной поемности (Бяллович, 1957), свойственного нижним частям склонов. Но приживаются все эти виды даже на верху склонов с трудом: плотность виргинильных особей в их локусах низка. В опушечных

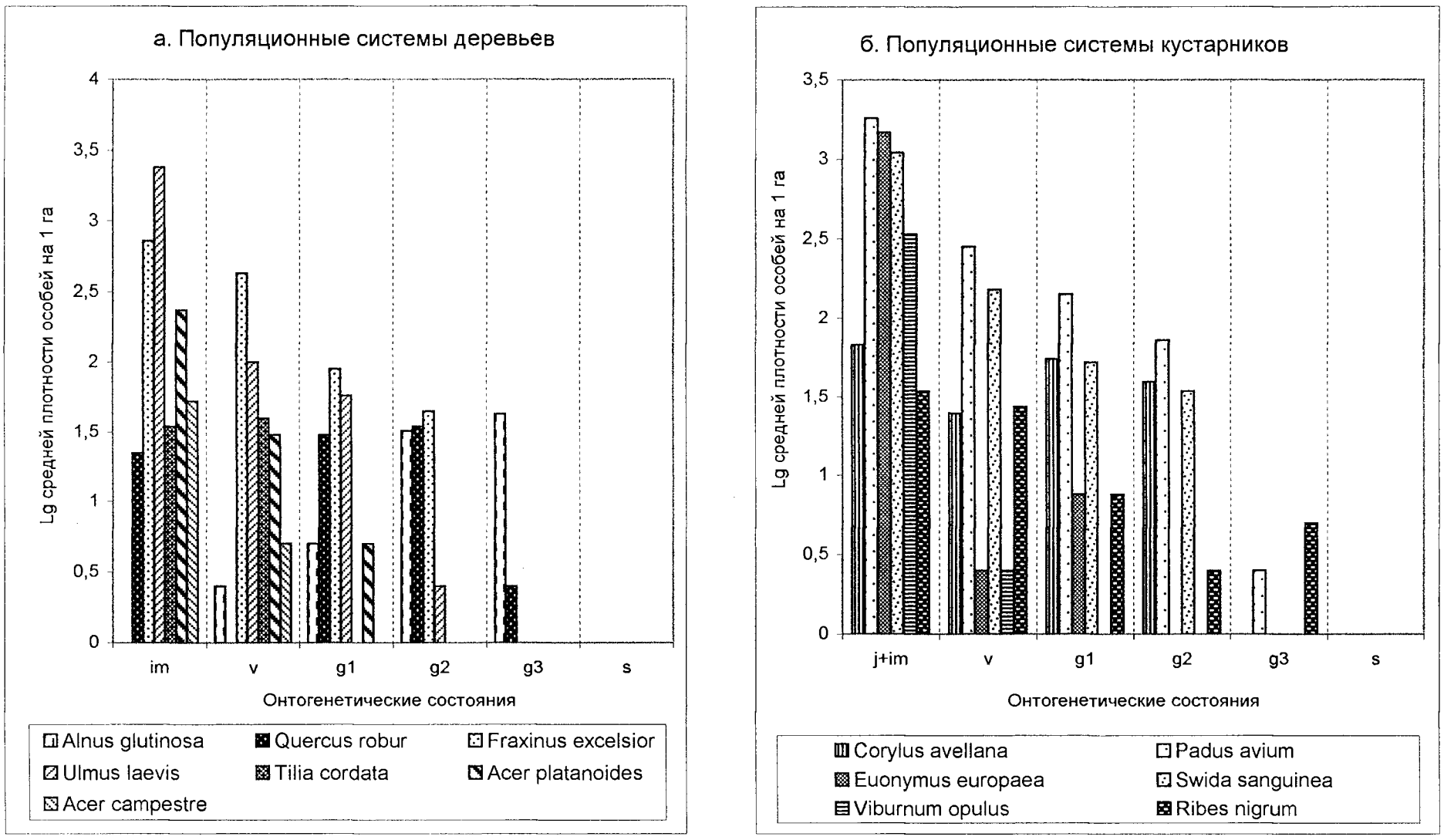


Рис. 5.10. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников на среднепоемных опушках малонарушенных лесов унаследованной поймы (тип U2).

фитохорах генеративные особи отмечены из этих видов только у клена остролистного. Его инвазия на опушки более активна, благодаря высокой плотности генеративных особей в примыкающих краткопоемных фитохорах типа U4a, поэтому и более успешна, чем у клена полевого и липы. В целом эти 3 вида, из-за низкой плотности их особей на опушках, в будущем достаточно долго не смогут создать там сомкнутый полог и существенно повлиять на световой режим.

Дуб, так же как ясень и вяз, устойчив к длительной поемности в условиях проточного затопления. Поэтому он встречается в опушечных фитохорах практически всегда. Но и там, как в фитохорах типа U4a, его общая популяционная система включает очень мало особей прегенеративных состояний; ее демографический спектр является фрагментарным; плотность дуба в отдельно взятых локусах очень низка. Не исключено, что в пойме Неруссы среднепоемные опушки заселялись многими древесными видами уже только в недавнем прошлом – после проведения мелиорации, вызвавшей резкое сокращение срока их затопления (а до этого были долгопоемными и мало пригодными для поселения мезофильных деревьев). Возможно, в этот предполагаемый период общей инвазии древесных видов на опушки, когда ярусы A и B там еще не были достаточно сформированы, дуб приживался более успешно. Во всяком случае, сейчас в его опушечных локусах плотность молодых и средневозрастных генеративных особей выше, чем в локусах краткопоемных фитохор типа U4a (табл. 5.10). Но высокой плотности его имматурного и виргинильного подроста – условия надежного самоподдержания популяционной системы – на опушках в настоящее время нет, даже несмотря на боковую подсветку.

На среднепоемных опушках обитает еще один светолюбивый вид, причем устойчивый к очень длительному и застойному затоплению, – ольха черная. Ее локусы там в большинстве случаев представлены только старыми генеративными особями, и общая популяционная система имеет выраженную тенденцию к регрессии (рис. 5.10,а). Это, как и в ситуации с дубом, может быть следствием формирования сомкнутой древесной синузии на опушках в относительно недавнем прошлом. Ольха могла, как и дуб, внедряться на опушки одновременно с другими

видами, а могла заселить их и еще раньше, до мелиорации поймы, когда они были долгопоемными. Однако, когда бы она ни заселила опушки, ее возобновление там очень сильно подавили остальные внедрившиеся древесные виды. Видимо, в будущем она может сохраниться на опушках (благодаря формированию пневой поросли после выпадения старых генеративных особей), но только как ассектатор, не имеющий в фитохорах стабильных позиций.

Таким образом, можно предположить, что повсеместное вкрапление опушечных фитохор в пойменные леса может быть благоприятным фактором для светолюбивых видов деревьев только до некоторого момента времени, пока древесная синузия еще не сформировалась в развитом виде и пока безлесное переувлажненное пространство, разделяющее среднепоемные и краткопоемные лесные фитохоры, имеет достаточно большую ширину. Ослабление конкуренции за свет на опушках, вызванное угнетением липы и клена остролистного, эффективно используют не светолюбивые, а толерантные и к затоплению (Бяллович, 1957), и к затенению (Евстигнеев, 1991) виды – вяз гладкий и ясень обыкновенный.

Синузия кустарников в фитохорах старых опушечных ольхово-широколиственных лесов типа U2 (рис. 5.10,б; табл. 5.13) включает почти тот же набор видов, что и в краткопоемных широколиственных: лещину обыкновенную, черемуху птичью, бересклет европейский, свидину кроваво-красную, калину обыкновенную, а кроме того смородину черную. По оценке Ю.П. Бялловича, при проточном затоплении все они способны переносить поемность от длительной до особо длительной, а наиболее толерантным к поемности видом (переносящим застойное затопление) является смородина черная. У лещины позиции в фитохорах типа U2 очень стабильны и схожи с позициями в типе U4a: она имеет полночленные спектры отдельных локусов и общей популяционной системы и доминирует в синузии, хотя ее средневозрастные генеративные особи приурочены обычно только к верхней части опушечного склона. Локусы бересклета европейского и свидины в более светлых опушечных фитохорах включают больше виргинильных и молодых генеративных особей, чем в затененных краткопоемных,

и по характеру демографических спектров приближаются к молодым нормальным. Хотя плотность этих особей в локусах очень мала, но они отмечены почти в каждом опушечном локусе (включая и те, которые были обследованы маршрутным методом, без демографического учета). Средневозрастные генеративные особи отмечены в опушечных ольхово-широколиственных лесах у черемухи, свидины и смородины (о лещине было сказано выше). У черемухи в опушечных среднепоемных фитохорах наблюдается более высокая, чем в затененных краткопоемных, плотность молодых и средневозрастных генеративных особей. У калины генеративные особи на опушках старовозрастных лесов не были охвачены демографическими учетами, но отмечались при дополнительном маршрутном обследовании поймы. Наибольшая полночленность спектров характерна на опушках для общих популяционных систем смородины и черемухи.

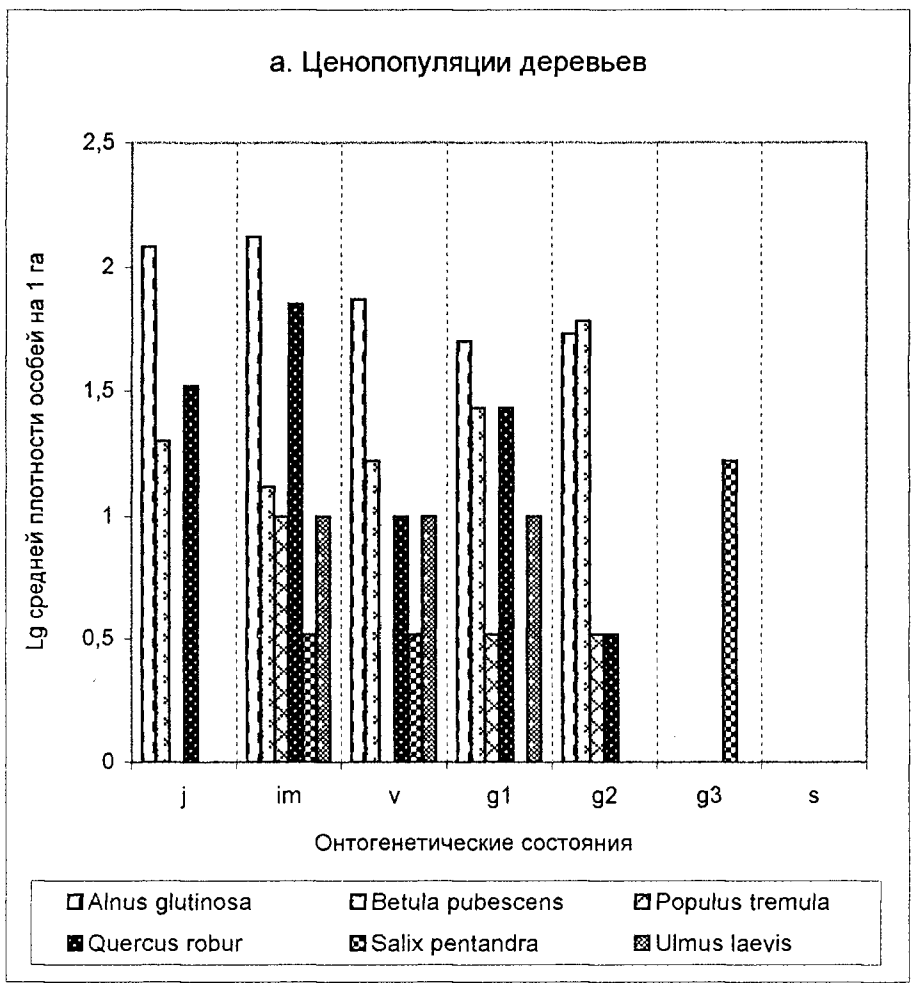
Таким образом, синузия кустарников в старовозрастных пойменных лесах более активно, чем синузия деревьев, реагирует на улучшение световой обстановки на опушках. Этому способствует толерантность всех кустарников не только к затенению, но и к поемности. Полевые наблюдения и анализ демографических спектров позволяют предположить, что позиции всех перечисленных видов кустарников стабильны во всех типах малонарушенных пойменных широколиственных лесов, несмотря на регулярное повреждение подлеска кабанами и другими копытными.

В особо долгопоемных, постоянно обводненных межгривных понижениях унаследованной поймы нередко развиты леса, где в древостое преобладает черная ольха – один из самых устойчивых к затоплению древесных видов в исследуемом районе. Анализ состава и демографической структуры древесной и кустарниковой синузий в сообществе малонарушенного постоянно обводненного черноольхового леса типа **U1d** (табл. 5.14) показывает, что ольха сформировала в нем полночленную нормальную ценопопуляцию. Другие древесные виды встречаются в этих лесах изредка: при учете были отмечены фрагментарные локусы дуба и вяза гладкого, включающие единичных молодых генеративных и прегенеративных

особей. Видовой состав кустарниковой синузии также небогат. Доминантом в ней является наиболее устойчивый к затоплению кустарниковый вид – ива пепельная, которая формирует полночленную нормальную ценопопуляцию. Кроме нее в составе кустарниковой синузии малонарушенных обводненных лесов отмечены черемуха и смородина черная (гигрофильные виды) и крушина ломкая (гигромезофильный вид). Особи всех этих видов произрастают на приствольных повышениях ольхи. Ценопопуляция черемухи находится в нормальном состоянии, хотя имеет невысокую общую плотность. У остальных двух видов выявлены только фрагментарные локусы, включающие генеративных особей. Проведенный учет показывает основную особенность лесов этого типа – возможность относительно стабильного обитания в них гигромезофильных и мезофильных видов деревьев и кустарников, благодаря внутриценотической мозаичности.

5.2.2. Вторичные лесные фитохоры. Сплошные рубки лесов проводились в пойме Неруссы преимущественно в пойменных массивах с крупногривистым мезорельефом или на платообразных останцах, то есть в относительно легко доступных участках. Поэтому фитохоры вторичных лесов, восстановившихся после сплошных рубок в течение последних 30-70 лет, занимают каждая большую площадь и могут рассматриваться как сообщества. Видовой состав древесной синузии в них существенно зависит от поемности экотопов, в которых они восстановились.

Во вторичной растительности долгопоемных экотопов демографические учеты охватили лесные фитохоры типа U1c2 вместе с кустарниковыми (тип U1c1), поскольку они входят в состав одних и тех же сообществ (табл. 5.15, рис. 5.11). В этих сообществах, как и в малонарушенных обводненных лесах, ольха черная также является доминантом древостоя и формирует нормальные, почти полночленные ценопопуляции (без старых генеративных особей, поскольку они еще не успели сформироваться после проведения рубки). Левосторонний характер демографического спектра не всегда бывает выражен в ценопопуляциях ольхи, поскольку в некоторых вторичных черноольховых лесах (обводненных не постоянно, а периодически) древостой создает высокое проективное покрытие



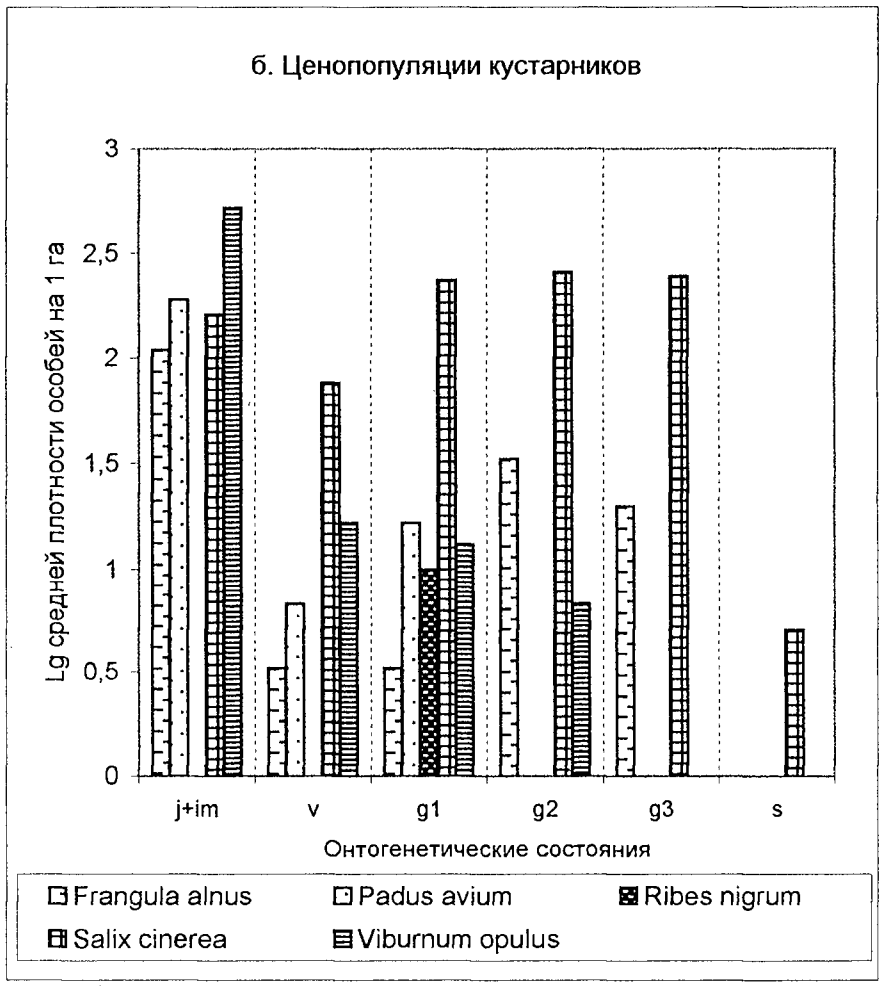


Рис.5.11. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в обводненных вторичных черноольховых лесах (тип U1c2).

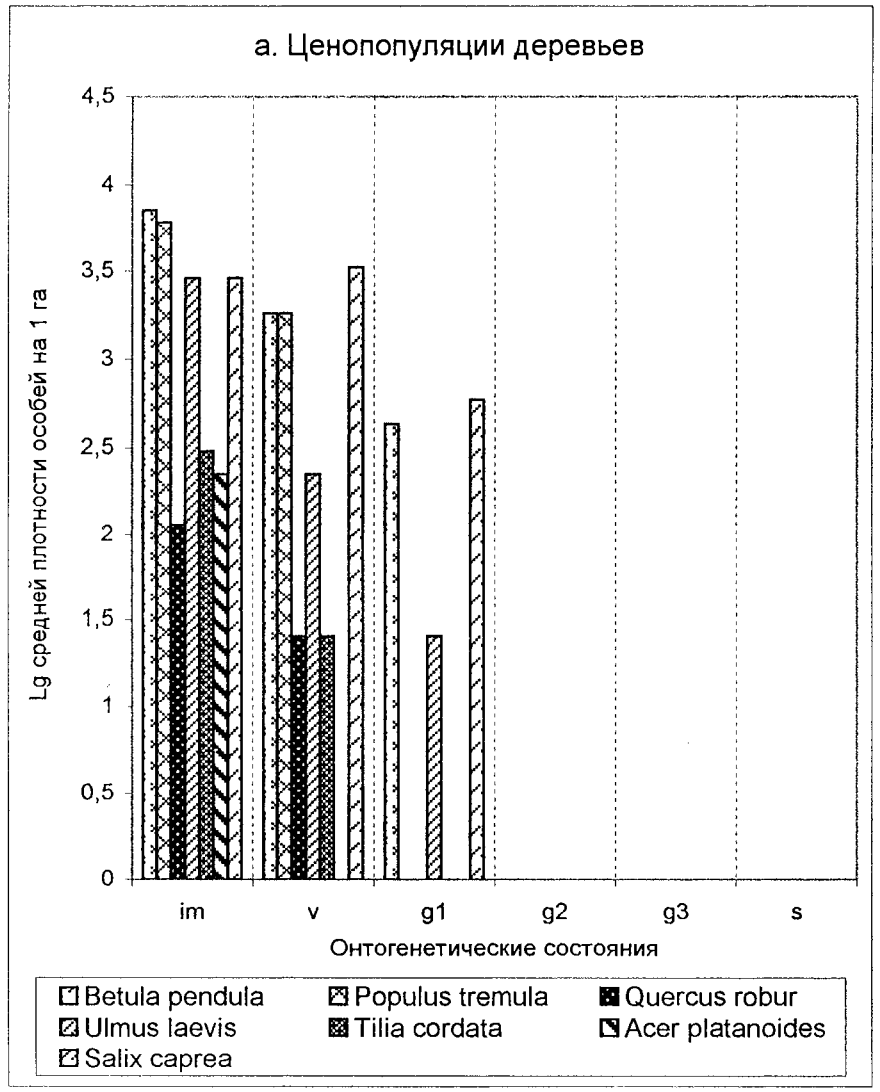
яруса А и препятствует массовому приживанию потомства ольхи, как семенного, так и порослевого происхождения. В качестве ассектаторов в этих сообществах могут присутствовать и другие лесообразующие виды. Одни из них – береза пушистая, ива пятитычинковая – считаются столь же устойчивыми к затоплению, как ольха. Относительно других видов – вяза гладкого, дуба, осины – высказывается мнение, что в условиях очень длительного затопления стоячей и прогретой водой они испытывают угнетение и нормально развиваться не могут (Бяллович, 1957). Нормальные ценопопуляции (однако без выраженной левосторонности демографического спектра – по той же причине, что и у ольхи) отмечены в этих сообществах у березы пушистой, поскольку этот реактивный вид массово внедрился в долгопоемные местообитания после рубки. Ценопопуляции дуба ближе к фрагментарным по характеру демографических спектров, но обычно содержат генеративных особей. Совокупность таких ценопопуляций в одном пойменном массиве может представлять собой нормальную популяционную систему, хотя и с низкой плотностью. Ценопопуляции вяза гладкого еще более фрагментарны, но все же в них отмечены особи молодого генеративного и некоторых прегенеративных онтогенетических состояний.

Синузия кустарников во вторичных долгопоемных сообществах (фитохоры типов U1c1 и U1c2) включает, как и в малонарушенных сообществах типа U1d, многочисленные полночленные нормальные ценопопуляции ивы пепельной и молодые нормальные популяции черемухи, а также нормальные популяции калины и крушины, имеющие невысокую плотность. Также в учетах были отмечены фрагментарные локусы смородины черной, бересклета европейского и свидины, состоящие из генеративных особей.

Демографические учеты во вторичных долгопоемных сообществах подтверждают вывод, что приживание и нормальное развитие мезофильных и гигромезофильных древесных и кустарниковых видов в таких фитохорах возможно, благодаря наличию среднепоемных микросайтов – высоких приствольных повышений ольхи (кобл) и микроповышений флювиального рельефа. Для приживания семенного возобновления ольхи тоже требуются такие

микросайты, плотность размещения и общая площадь которых в обводненных местообитаниях ограничены (Сарычева, 1998, Евстигнеев, Сарычева, 1999). С этим связана невысокая общая плотность ценопопуляций всех мезофильных и гигромезофильных древесных и кустарниковых видов в обводненных черноольховых лесах. С этим же связано и не очень высокое во многих черноольховых фитохорах общее проективное покрытие ярусов А и В. Светолюбивым мезофильным и гигромезофильным видам деревьев удается использовать оба этих благоприятных ценотических фактора при формировании локусов, но полная стабильность оборота их поколений достигается только при частом новообразовании подходящих микросайтов и окон в пологе. Этот процесс возможен при регулярном вываливании старых особей ольхи из древостоя, но в пойме Неруссы из большинства долгопоемных лесных сообществ они были удалены в недавнем прошлом при сплошных или выборочных рубках. Поэтому демографическую ситуацию всех древесных и кустарниковых видов, кроме ольхи черной и ивы пепельной, в современных средневозрастных черноольховых лесах пока еще нельзя назвать совершенно стабильной. В будущем может произойти постепенное снижение плотности ценопопуляций березы в таких сообществах по мере старения и отмирания современных средневозрастных генеративных особей. Видимо, это будет способствовать, в первую очередь, появлению и развитию порослевого возобновления ольхи, а также приживанию семенного возобновления ольхи и самой березы на образовавшемся валеже. Также осветление может способствовать онтогенетическому развитию особей толерантных видов – вяза гладкого, кустарников – и вызвать изменения в демографической структуре их ценопопуляций.

Послерубочная растительность на гривах была описана в краткопоемных и среднепоемных экотопах, а наиболее ранние стадии восстановления – 5-10 лет после вырубки, тип U4b – были найдены только в краткопоемных. Демографические спектры видов древесной синузии в сообществах этого типа представлены на рис. 5.12,а и в табл. 5.16. Можно видеть, что вырубки массово заселяются различными светолюбивыми реактивными видами – березой бородав-



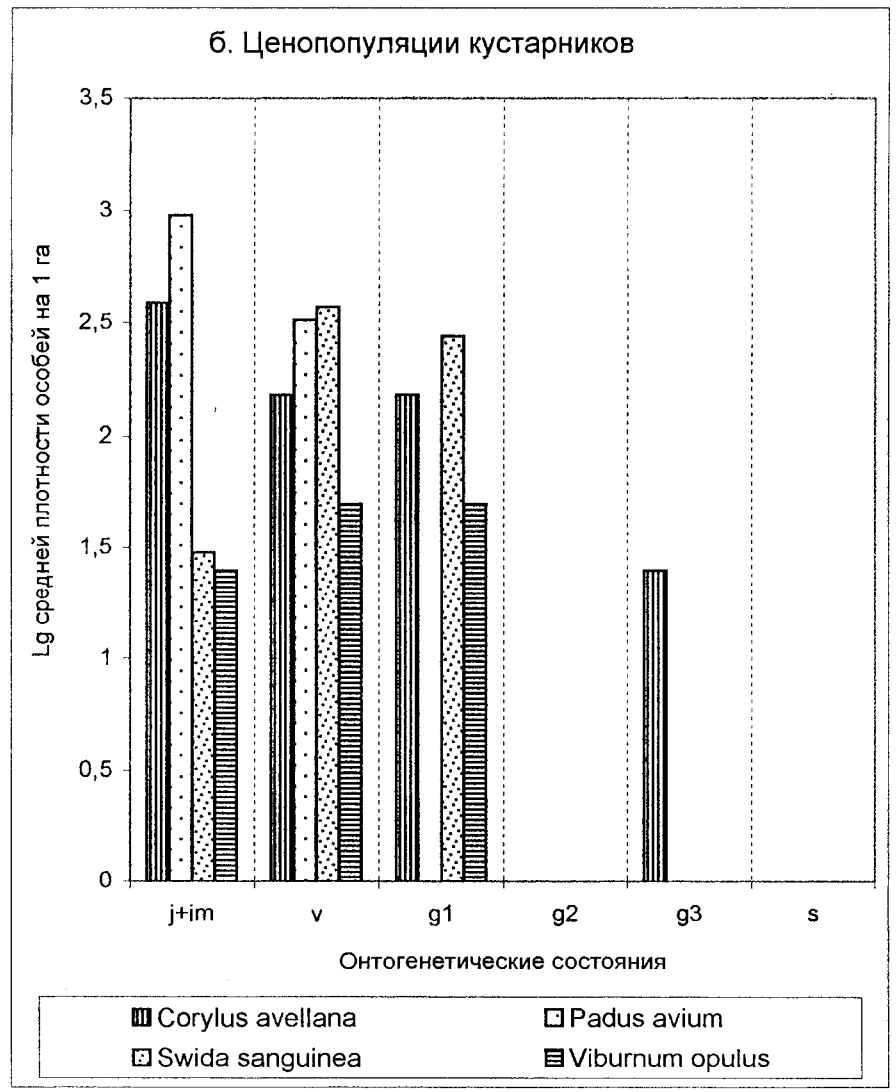


Рис. 5.12. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников на краткопоемных вырубках (тип U4b).

чатой, осиной, ивой козьей. Плотность ценопопуляций этих мелколиственных видов значительно превышает плотность широколиственных, которые представлены в основном порослевым потомством срубленных деревьев. Единично на вырубках отмечены также аллювиальные реактивные виды ив – белая, корзиночная – и толерантная к затоплению и часто произрастающая в межгривных понижениях ива пятитычинковая (табл. 5.16). Маршрутные обследования показали, что единичные особи ивы белой могут иногда входить в состав древостоя и в средневозрастных послерубочных лесах зрелой поймы. Таким образом, успешное прохождение онтогенеза у этого реактивного вида возможно в различных – не обязательно прирусловых – местообитаниях с подходящей световой обстановкой и свободным для поселения субстратом.

Ясень на вырубках 5-10-летней давности совсем не обнаружен: это связано с тем, что все они расположены в одном и том же квартале и имеют однотипное окружение – послерубочные средневозрастные березняки и осинники без генеративных особей ясеня в древостое (других недавних вырубок в пойме в настоящее время нет). Дуб представлен на зарастающих вырубках небольшим количеством имматурных особей семенного происхождения, в отличие от описанных выше популяций на заброшенных сенокосах (тип P9a). Вероятно, это объясняется активным внедрением на вырубки реактивных видов из ближайших лесных сообществ, которые также являются вторичными и в которых плотность ценопопуляций осины и березы очень велика (типы U4d, U3b2, U3b3, см. ниже). Эти виды быстро формируют на вырубках ярус B, с проективным покрытием во многих участках до 90%, и оставляют дубу очень мало подходящих мест для приживания и развития. В синузии кустарников (табл. 5.16, рис. 5.12,б) рубка приводит к некоторому омолаживанию популяций лещины (увеличивается количество прегенеративных и молодых генеративных особей) и, наоборот, к ускоренному онтогенетическому развитию особей в популяциях толерантных видов – свидины, калины. Если до сплошной рубки их популяции почти не включали генеративных особей и поддерживались в нормальном состоянии преимущественно за счет вегетативного размножения прегенеративных (см.

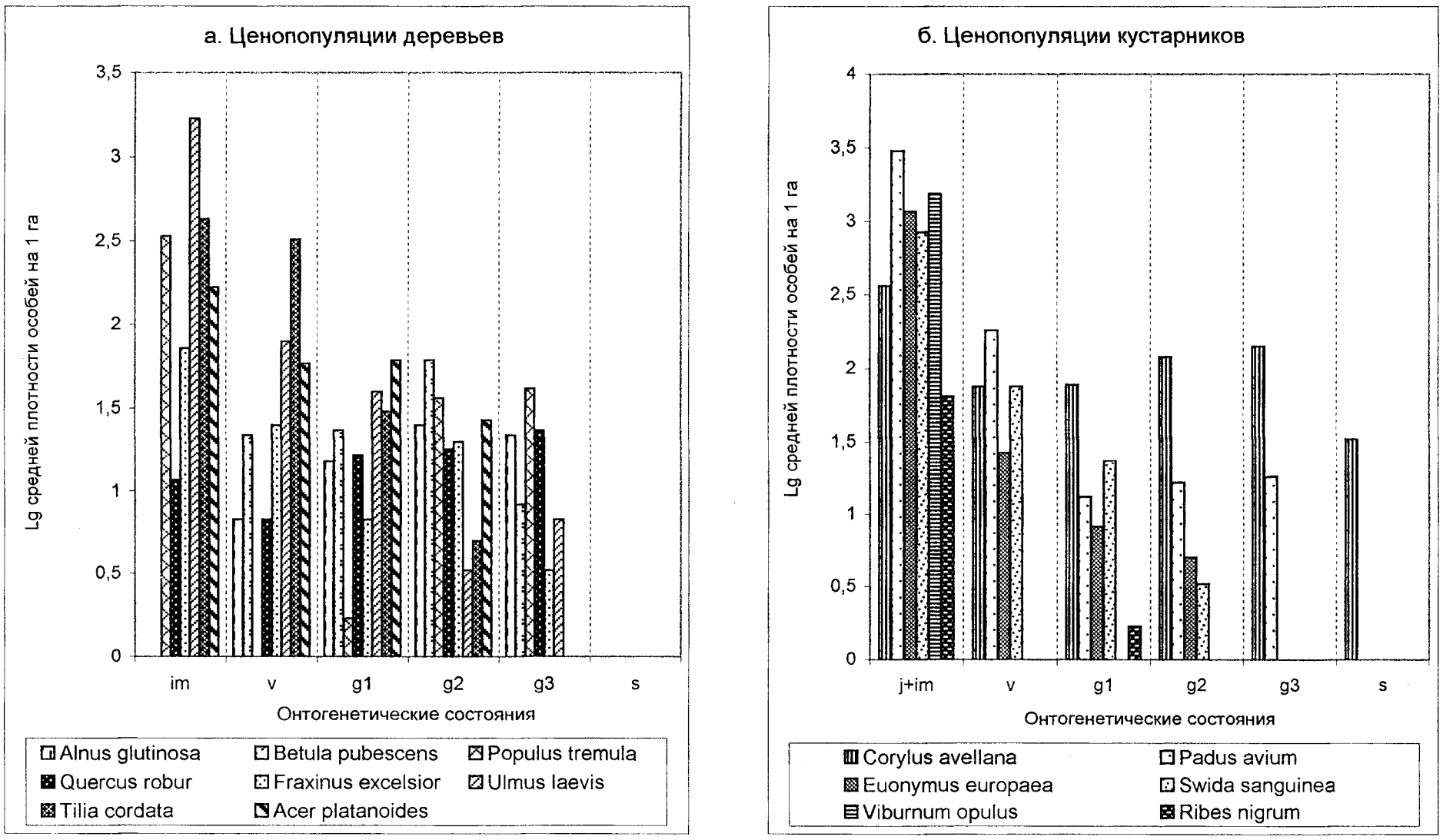


Рис. 5.13. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в краткопоемных вторичных средневозрастных лесах со среднепоемными опушками (типы U4cd и U3b3)

описание типов U4a, U4d, U3a, U3b2, U3b3), то на вырубках в них появляется много генеративных особей.

Обследование краткопоемных вторичных лесов на более поздних стадиях восстановления – 40-80 лет после сплошной рубки (табл. 5.17; рис. 5.13) – результаты учетов в лесах типа **U4cd** и их опушечных фитохорах типа **U3b3**), показывает, что из широколиственных видов-лесообразователей только теневыносливые успешно восстанавливают свои позиции в сообществе за это время. В группе молодых генеративных особей, представляющей послерубочное поколение в составе древостоя, наблюдается тенденция к доминированию клена остролистного и вяза гладкого (их плотность достоверно выше плотности реактивных видов – березы бородавчатой, осины и ольхи черной, хотя от плотности липы и дуба достоверно не отличается из-за значительного варьирования в разных сообществах). Среди виргинильных особей отмечена тенденция к доминированию липы, а также вяза и клена остролистного, а плотность дуба – наименьшая из всех широколиственных видов. Средневозрастные и старые генеративные особи дуба в фитохорах с 40-80-летним древостоем типов **U4cd** и **U3b3** относятся к поколению, сформировавшемуся еще до рубки и частично сохраненному для обсеменения. Анализ демографических учетов показывает, что даже эта мера не усиливает позиции дуба в послерубочных лесных сообществах, формирующихся на краткопоемных участках.

Как один из возможных вариантов дальнейшего развития древесной синузии в таких сообществах можно представить увеличение плотности подроста дуба в окнах, образующихся после выпадения старых особей реактивных видов – осины, березы, ольхи; в сообществах с древостоем 80 лет это выпадение уже началось. Но наблюдаемая современная более высокая, чем у дуба, плотность молодых генеративных, имматурных и виргинильных особей теневыносливых видов заставляет предположить, что в большинстве сообществ вторичных лесов эти виды смогут более эффективно использовать улучшение световой обстановки в окнах и воспрепятствуют увеличению плотности дуба. Результатом будет то, что

ценопопуляции дуба в краткопоемных сообществах вторичных лесов в будущем перейдут в регрессивное состояние.

Другой обращающей на себя внимание особенностью древесной синузии в краткопоемных сообществах средневозрастных послерубочных лесов является низкая плотность ценопопуляций ясеня, по сравнению с некоторыми среднепоемными сообществами вторичных лесов (тип U3b2, табл. 5.18, рис. 5.14,а) и с малонарушенными краткопоемными лесами (тип U4a, табл. 5.10, рис. 5.9,а). В конкретных вторичных краткопоемных лесных сообществах демографические спектры ясеня обычно фрагментарны, включают 1-2 возрастных состояния. Причины этого не совсем понятны, поскольку ясень обладает хорошей способностью к порослеобразованию и при достаточно высокой плотности его особей в срубленном древостое теоретически мог бы массово возобновляться таким способом. В среднепоемных послерубочных лесах (тип U3b2) именно это и наблюдается, однако в краткопоемных – особи ясеня всех возрастных состояний как семенного, так и порослевого происхождения единичны. Возможно, причина заключается в том, что уже в лесах, предшествовавших современным типам U4cd и U3b3 и подвергшихся сплошной рубке, древостои включали очень мало ясеня в результате неоднократных выборочных рубок, проводившихся там ранее (ведь краткопоемные участки поймы были наиболее доступны и удобны населению при бессистемных заготовках на местные нужды). В таком случае было затруднено накопление до сплошной рубки подроста ясеня семенного происхождения, который смог бы пережить рубку и развился бы к настоящему времени во взрослых особей. Еще один вариант объяснения может заключаться в том, что ясень с достаточной плотностью присутствовал в древостое сообществ до сплошной рубки, но после нее слабо проявил в краткопоемных местообитаниях способность к порослеобразованию в связи с глубоким залеганием грунтовых вод летом в меженный период (Юркевич, Адерихо, 1973). Современная демографическая ситуация ясеня во вторичных краткопоемных лесных сообществах такова, что он сможет быть ассектатором древесной синузии в период жизни особей, находящихся сейчас в генеративном и виргинильном

состоянии. Но не очевидно, сможет ли он сформировать непрерывный оборот поколений, хотя бы при низкой плотности ценопопуляций, и обеспечить свое сохранение в этих сообществах в более отдаленной перспективе.

Синузия кустарников во вторичных краткопоемных средневозрастных лесах (табл.5.17, рис. 5.13,б), включающих фитохоры типов U4cd и U3b3, характеризуется достаточно разнообразным видовым составом: помимо видов, распространенных во многих других лесных фитохорах поймы (лещины, черемухи, бересклета европейского, свидины и калины), в ней отмечены смородина черная (вид, характерный обычно для среднепоемных и долгопоемных местообитаний), бересклет бородавчатый, крушина. Для большинства перечисленных кустарниковых видов в фитохорах типов U4cd и U3b3 характерны нормальные или молодые нормальные ценопопуляции. Неполночленность демографического спектра отмечена у смородины, нормальное состояние ценопопуляций за счет вегетативного размножения прегенеративных особей – у калины, близкая демографическая ситуация (вегетативное размножение более активно, чем семенное) – у бересклета европейского и черемухи. Широкий набор видов в составе кустарниковой синузии этих фитохор является, видимо, следствием их резкого осветления при сплошной рубке и возникновения условий для приживания различных толерантных видов.

В среднепоемных условиях в составе древостоя средневозрастных вторичных лесов преобладают более или менее устойчивые к затоплению виды – ясень и осина (тип U3b2, рис. 5.14,а; табл. 5.18). В долгопоемных условиях древостой наземных вторичных долгопоемных лесов сформирован ольхой черной, а также березой бородавчатой (тип U3b1, рис. 5.15,а; табл. 5.19). Участие дуба в древостое вторичных среднепоемных и долгопоемных лесов так же незначительно, как в малонарушенных среднепоемных лесах или в краткопоемных послерубочных. Проведенные демографические учеты показывают, что во всех этих типах сообществ, как и в краткопоемных вторичных 30-70-летних лесах, ценопопуляции светолюбивых реактивных видов (осины, ольхи, березы) имеют тенденцию к регрессивному развитию: имматурного подроста у них нет. То же самое можно

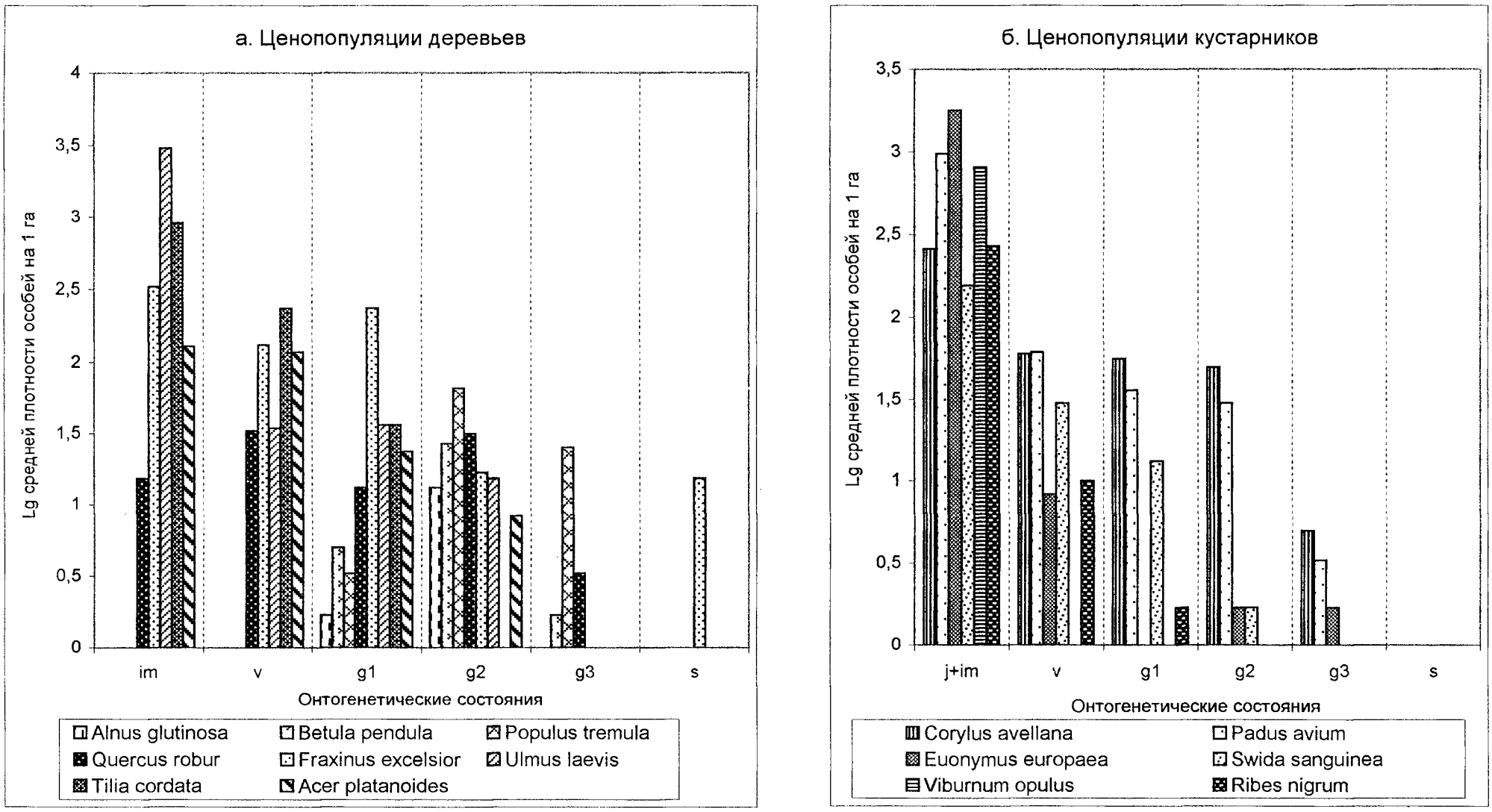


Рис. 5.14. Демографическая структура деревьев и кустарников в среднепоемных вторичных средневозрастных лесах (тип U3b2).

сказать и о ценопопуляциях дуба. Видовой состав ценопопуляций теневыносливых толерантных и конкурентных видов во вторичных среднепоемных сообществах довольно разнообразен не только у разных типов, но и в рамках одного и того же типа. Это варьирование связано с особенностями поемности каждого конкретного участка, расстоянием до окружающих краткопоемных участков (откуда эти виды могли внедряться на вырубку) и набором древесных видов на них.

Общей особенностью сообществ с преобладанием ясеня, располагающихся обычно на пологих склонах пойменных массивов (тип **U3b2**, табл. 5.18, рис. 5.14) является наличие имматурного и виргинильного подроста всех теневыносливых видов, в том числе плохо переносящих затопление липы и клена остролистного. Приживание подроста липы и клена в таких сообществах происходит преимущественно на наиболее высоких точках – на различных буграх, на верхних частях склонов, примыкающих к краткопоемным участкам. Кроме того, потомство липы вегетативного происхождения, видимо, все же достаточно устойчиво к затоплению и может спускаться по склону и ниже. В некоторых сообществах этого типа виргинильные особи липы могут доминировать в подросте, хотя в целом различия теневыносливых видов по плотности имматурного и виргинильного подроста в данном типе сообществ не достоверны. Переход подроста теневыносливых видов в генеративное состояние также возможен, хотя сейчас молодые и средневозрастные генеративные особи вяза гладкого, липы и клена остролистного в этих сообществах единичны. Можно предполагать, что устойчивые к затоплению ясень и вяз сформируют в них в будущем непрерывный оборот поколений и будут стабильными кодоминантами в древесной синузии, а недостаточно устойчивые к затоплению липа и клен остролистный будут ассектаторами с нормальной или ложноинвазионной (у липы) демографической структурой ценопопуляций. При катастрофических паводках особи этих двух видов, возможно, будут погибать, но впоследствии ценопопуляции смогут восстанавливаться за счет инвазии из краткопоемных сообществ. Плотность особей дуба во всех возрастных состояниях в сообществах данного типа меньше плотности других видов. Учитывая это, можно предположить, что его цено-

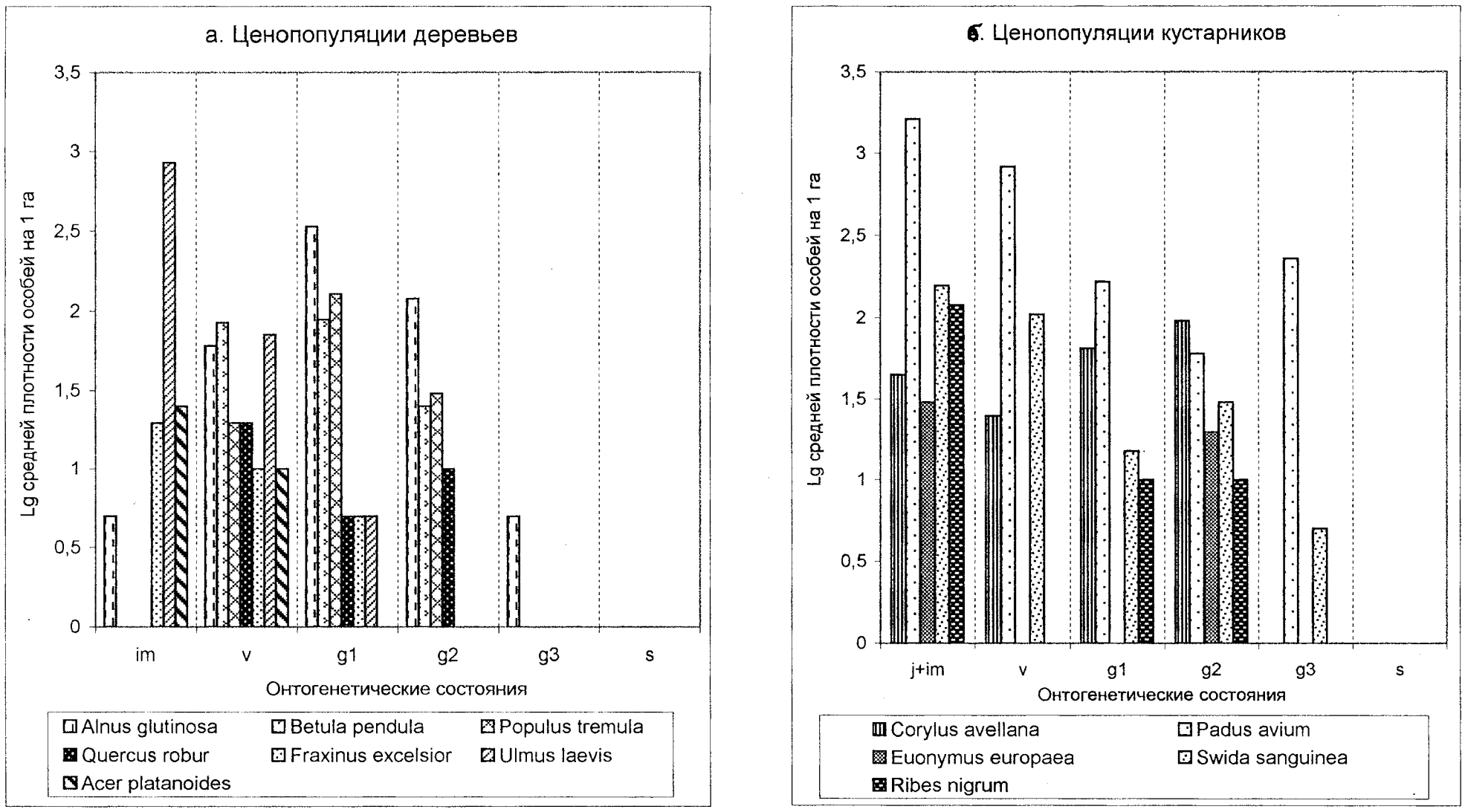


Рис. 5.15. Демографическая структура деревьев и кустарников в долгопоемных вторичных средневозрастных лесах (тип U3b1).

популяции будут развиваться регрессивно.

Во вторичных наземных долгопоемных лесах с преобладанием ольхи (тип **U3b1**, табл. 5.19, рис. 5.15) инвазия клена менее активна, чем в предыдущем типе. Липа в сообществах данного типа не была отмечена ни при демографических учетах, ни в геоботанических описаниях. Судя по оценкам геоботанических описаний этих лесов в шкале увлажнения (Приложение 3) и по данным почвенного обследования (Приложение 1, прикопка 10) почва в местообитаниях этих сообществ бывает более сильно увлажена грунтовыми водами, чем в сообществах типа U3b2. Низкая активность неустойчивых к затоплению широколиственных видов при восстановлении лесной растительности после сплошной рубки вероятнее всего объясняется именно этим. Малая плотность ясеня (возможно, также и клена остролистного) может быть связана с тем, что такие сообщества нередко формируются на обособленных невысоких островных массивах, отделенных от высоких краткопоемных и незаливаемых участков обширными заболоченными пространствами с лугами и черноольховыми лесами (как правило – послерубочными). В связи с этим семенная инвазия анемохорных видов (ясеня и клена) в сообщества типа U3b1 бывает затруднена из-за удаленности плодоносящих деревьев.

Ценопопуляции дуба в послерубочных черноольховых лесах типа U3b1 могут содержать виргинильный подрост, приуроченный чаще всего к опушечным фитохорам. Большинство широколиственных видов не составляет дубу значительной конкуренции в этих сообществах, однако сильным конкурентом за свет выступает ольха. Она формирует ярусА с проективным покрытием не менее 60%, а оборот поколений успешно поддерживает при этом путем образования стволовой поросли. Поэтому формирование оборота поколений дуба скорее всего будет затруднено и в этих сообществах. Некоторую возможность для этого предоставит образование окон при отмирании других реактивных видов, входящих в состав современного древостоя (березы бородавчатой, осины). Но, вероятно, плотность подроста дуба в результате конкуренции с вязом и ольхой не повысится при этом заметно, и оборот его поколений не будет устойчивым.

Синузия кустарников во вторичных средневозрастных долгопоемных (тип U3b1, табл. 5.19, рис. 5.15,б) и среднепоемных (тип U3b2, табл. 5.18, рис. 5.14,б) лесах характеризуется той же особенностью, что и во вторичных краткопоемных лесах типа U4cd, – полночленностью демографических спектров ценопопуляций у таких видов как черемуха, свидина, бересклет европейский. Это связано с благоприятной световой обстановкой во всех сответствующих участках в период формирования лесных сообществ после сплошной рубки. Однако видовой состав кустарниковой синузии в долгопоемных и среднепоемных вторичных лесах, выявленный демографическими учетами и геоботаническими описаниями, в целом оказался беднее, чем в краткопоемных вторичных лесах. Это может быть связано с менее успешной до сих пор инвазией ряда толерантных кустарниковых видов во вторичные долгопоемные и среднепоемные лесные сообщества, где приживание сначала затрудняли суровые условия поемности, а потом также и низкая освещенность. По этой причине мала вероятность обнаружения в фитохорах типов U3b1 и U3b2 каких-либо других толерантных кустарниковых видов, кроме перечисленных (наиболее распространенных в пойме), и проведенных немногочисленных учетов для этого оказалось недостаточно.

На незаливаемых псевдоостанцах описаны 2 типа сообществ вторичных лесов – **U5c** и **U5d**. Леса типа **U5c** были описаны в окрестностях выселенной деревни Борок; можно предполагать, что сплошные рубки на этих легкодоступных участках проводились в прошлом неоднократно. После последней из них сформировались березняки, охарактеризованные 1 демографическим учетом (табл. 5.20). Его результат показывает, что ценопопуляция березы бородавчатой полночленна, так как данный лес окружен безлесными пустошами (тип U5b), и на опушках с ними подрост березы успешно приживается. Осина и дуб также присутствуют в древостое этого сообщества и формируют подрост на опушках, но с гораздо меньшей активностью, чем береза: их ценопопуляции неполночленны и имеют меньшую плотность. Кроме березы бородавчатой и осины, в составе древостоя отмечены еще 2 светолюбивых вида, проявляющих реактивные свойства, – ольха черная и ива козья. Их ценопопуляции фрагментарны и имеют

очень низкую плотность. Ольха черная приурочена к микрозападине, где скапливаются талые и дождевые воды. Она формирует некоторое количество порослевого имматурного подроста, но перспективы для дальнейшего онтогенетического развития у него, видимо, нет из-за неблагоприятной световой обстановки. В ценопопуляции ивы козьей имматурный подрост не обнаружен. Ценопопуляции остальных древесных видов, отмеченных при демографическом учете (клена остролистного, липы, рябины, яблони лесной, груши обыкновенной), находятся в настоящее время в инвазионном состоянии, но их инвазия очень слаба, о чем свидетельствует низкая общая плотность. Кустарниковых видов было отмечено всего 4: лещина, крушина, черемуха и калина. Ценопопуляции лещины и крушины достигли к настоящему времени нормального состояния, полночленны и имеют достаточно высокую плотность. Ценопопуляции черемухи и калины находятся в инвазионном состоянии, генеративные особи в них еще не появились, и общая плотность низкая. Вероятно, небогатый видовой состав деревьев и особенно кустарников в лесах этого типа является следствием именно неоднократного проведения рубок и промежуточных более мелких нарушений, препятствовавших сохранению толерантных и конкурентных видов и/или их активной инвазии при восстановлении лесной растительности.

В культурах сосны (тип U5d, табл. 5.21), посаженных 80-90 лет назад в незаливаемых участках поймы, сосна доминирует в настоящее время в древостое, но ее ценопопуляция имеет выраженную тенденцию к регрессии, поскольку не включает имматурных и виргинильных особей и поскольку плотность средневозрастных генеративных особей в ней выше, чем плотность молодых генеративных. Особенностью этого типа является наличие нормальной ценопопуляции ели, хотя и имеющей в настоящее время не очень высокую плотность. Эта ценопопуляция явно способна к самоподдержанию (в демографическом спектре выражен максимум плотности на имматурном возрастном состоянии) и, видимо, в будущем упрочит свои позиции в сообществе, так как ель – теневыносливый конкурентный вид. Этому могли бы помешать пожары, но при соблюдении заповедного режима их вероятность не очень велика. Также в лесах этого типа присутствует береза

бородавчатая. Проведенный учет показывает, что ее ценопопуляция резко неполночленна: отсутствуют молодые и средневозрастные генеративные особи, имматурный и виргинильный подрост имеет низкую плотность. Этот вид внедрился в культуры в ранний период их роста и в настоящее время проявляет тенденцию к регрессии, хотя может сохраниться в сообществе как ассектатор, благодаря тому, что уже сейчас периодически происходит вываливание старых генеративных особей березы из состава древостоя, которое сопровождается локальным осветлением сообщества.

Также следует отметить активную инвазию широколиственных древесных видов в старые культуры сосны. При учете выявлены инвазионные ценопопуляции: клена остролистного (характеризуется самыми высокими общей плотностью и плотностью имматурных особей), дуба (характеризуется самой высокой плотностью виргинильных особей), липы (плотность имматурных особей ниже, чем у клена, но выше, чем у дуба). Видимо, в дальнейшем ценопопуляции всех этих видов способны развиться до нормального состояния. Обращает на себя внимание практическое отсутствие инвазии ясеня в незаливаемые старые культуры сосны. Также в старых культурах сосны массово присутствует рябина, ценопопуляция которой самоподдерживается преимущественно за счет вегетативного размножения имматурных особей. Ее присутствие – особенность сообществ этого типа, по сравнению с другими сообществами поймы, однако для водоразделов и террас Неруссо-Деснянского полесья присутствие ее ценопопуляций в таком состоянии в сосняках – обычное явление (Биогеоценотический покров …, 1999). Видимо, в отсутствиии ее генеративных особей не последнюю роль играет постоянное обкусывание подроста копытными.

Структура синузии кустарников в незаливаемых старых культурах сосны (табл. 5.21) тоже имеет много общего с синузией в сосняках асс. Querco roboris – Pinetum на террасах и водоразделах. Доминантом в ней является крушина, сформировавшая нормальную ценопопуляцию. Нормальная ценопопуляция сформирована также у лещины, но ее общая плотность ниже, чем у крушины, также ниже и плотность генеративных особей. Из остальных неморальных видов

кустарников в культурах сосны отмечены бересклет бородавчатый (молодая нормальная ценопопуляция), бересклет европейский и калина (у последних двух видов – фрагментарные локусы из имматурных особей).

Предпринятый анализ демографического состава древесной и кустарниковой синузий в пойменной растительности позволяет сделать следующие выводы:

1) Непрерывно идущие в переработанной пойме русловые процессы определяют возможность постоянного новообразования в ней форм мезо- и микрорельефа. Благодаря этому явлению в переработанной пойме могут постоянно присутствовать номадные популяции пионерных видов древесных и кустарниковых ив, представляющие собой совокупность когорт разного возраста, развивающихся на разных геоморфологически молодых формах рельефа.

2) В унаследованной пойме, где возраст флювиальных форм мезорельефа значительно больше длительности оборота поколений толерантных и конкурентных древесных видов, распределение древесных и кустарниковых видов регулируется не геоморфологическими процессами, а режимом поемности. В лесных фитохорах поемность ограничивает распространение ряда мезофильных теневыносливых видов-лесообразователей, в первую очередь – клена остролистного. Тем самым создается возможность для стабильного самоподдержания популяционных систем ряда толерантных видов деревьев и кустарников (ясеня, вяза гладкого, черемухи, бересклета европейского, свидины кроваво-красной), устойчивых и к средней поемности, и к малой освещенности.

3) Одному из важнейших древесных эдификаторов широколиственных лесов – дубу черешчатому – в исследуемой пойме чаще всего свойственны 2 варианта демографической структуры популяционных систем. Один вариант – фрагментарные популяции в лесной растительности с тенденциями к регрессии, другой – инвазионные популяции в растительности лугов и небольших полян. Таким образом, не только на водоразделах, но и в поймах малых рек постоянное природное или антропогенное появление открытых местообитаний – обязательное условие возникновения устойчивого оборота поколений этого вида.

4) Проведение сплошных рубок и последующее восстановление лесной растительности приводит, как правило, к господству в лесных фитохорах сначала реактивных древесных видов (осины, ольхи или березы), потом – толерантных теневыносливых (липы, клена остролистного). Доминирование одного из этих видов над остальными может до некоторой степени находиться под контролем поемности. Также иногда следствием сплошных рубок становится господство: в краткопоемных лесных фитохорах – липы (теневыносливого толерантного вида, не устойчивого к затоплению), в среднепоемных фитохорах – ясеня и/или вяза гладкого (конкурентного и толерантного видов, относительно теневыносливых и устойчивых к затоплению). Упрочения позиций дуба в растительности поймы в результате проведения сплошных рубок не наблюдается.

Глава 6. Сукцессии растительности в пойме р.Нерусса.

Анализ демографической структуры ценопопуляций древесных и кустарниковых видов дает возможность описывать их динамику и общий ход сукцессионных процессов в растительных сообществах, для которых эти виды являются эдификаторами (Смирнова и др., 1991). Однако в условиях поймы, как отмечали различные исследователи (см. Миркин, 1974; Липатова, 1980), специфика сукцессий заключается в том, что они также находятся под сильным влиянием динамичных абиотических факторов – эрозии, аккумуляции, периодических затоплений. Влияние этих факторов выражается в постепенном преобразовании экотопов поймы и изменении степени их пригодности для поселения различных видов растений, а в результате – в корректировке видового состава растительности и той скорости сукцессии, которая обусловлена собственно популяционной динамикой эдификаторов. Поэтому ниже возможные многолетние динамические процессы в пойменной растительности будут обсуждаться с учетом как общих закономерностей популяционной динамики, установленных для древесных видов, так и особенностей абиотических процессов пойменных ландшафтов. Общее представление о ходе и вариантах сукцессионного развития растительности в пойме Неруссы дает схема в Приложении 7.

6.1. Первичные сукцессии пойменной растительности.

В переработанной пойме русловые процессы все время создают новые экотопы – участки суши или старичные водоемы, в которых начинаются первичные сукцессии. На ход этих сукцессий влияет интенсивность аккумуляции аллювия в прируслових экотопах, а также периодичность и продолжительность затоплений.

6.1.1. Первичные сукцессии на положительных формах рельефа в переработанной пойме. Как говорилось в главе 1, многие исследователи отмечали, что инициальным состоянием пойменной суши является на меандрирующих реках прирусловая отмель, то есть именно на ней начинается первичная сукцессия пойменной наземной растительности. В пойме Неруссы на прирусловых отмелях наблюдаются травяные группировки гидрофильных и реактивных мезофильных травянистых растений, отнесенные к типу **Р3**, со всходами (ювенильными

особями) пионерных видов ив – трехтычинковой, корзиночной, белой (табл. 5.1)*. Отмели занимают на намываемых сегментах берега небольшие площади (рис. 2.3). К ним примыкают фитохоры молодых ивняков (тип **P4**), в которых преобладают генеративные особи кустарниковых ив (трехтычинковой и корзиночной) и имеются прегенеративные особи этих видов (рис. 5.1, табл. 5.2), а также присутствуют молодые генеративные особи древесных ив – ломкой и белой. Еще далее вглубь берега от русла (рис. 2.3, рис. 4.2) на намываемых сегментах располагаются старые ивняки типа **P5a** (рис. 5.2, табл. 5.3), которые уже включают старых генеративных особей кустарниковых пионерных ив, а также молодых и средневозрастных генеративных особей ивы белой.

Сопоставление демографических спектров популяционных локусов кустарниковых и древесных ив в фитохорах типов P3, P4 и P5a позволяет рассматривать их как разные стадии в одном и том же процессе популяционной динамики: сначала стадия **P3**, потом **P4**, потом **P5a**. Описанное расположение этих фитохор относительно русла и друг друга сходно с наблюдениями многих других исследователей (Шингарева-Попова, 1935; Марков, Фирсова, 1955; Lindsey et al., 1961 и др.), которые тоже интерпретировали подобные пространственные ряды как отражение динамики формирования растительности на намываемых берегах. Как обсуждалось в главе 5, в ряду типов фитохор P3 – P4 – P5a выражена тенденция к расширению общего видового состава древесной и кустарниковой синузий и к демографическому развитию популяционных систем. При этом кустарниковые ивы в фитохорах типов P4 и P5a способны поддерживать свои популяционные системы за счет активного вегетативного размножения. Также по мере смены каждой из этих стадий на следующую получают развитие, кроме ив, популяционные системы других кустарниковых и древесных видов, среди которых по общей плотности обычно доминирует ясень.

Что касается других фитохор переработанной поймы, то участие пионерных видов ив в составе древесной и кустарниковой синузий сколько-нибудь существенно только на особо долгопоемных старичных берегах в фитохорах типа **P2a** (при том, что вообще-то эти синузии сформированы в них слабо). Расположение

---

* Здесь и далее в этой главе даются ссылки на таблицы Приложения 5.

многих фитохор типа P2a в переработанной пойме – на выпуклых берегах, огибаемых подковообразными старицами (рис. 2.3), – позволяет рассматривать их как бывшие прирусловые отмели. Характер демографических спектров популяционных систем кустарниковых и древесных ив (рис.5.3, табл. 5.4) тоже позволяет рассматривать эти фитохоры как следующую стадию в динамическом ряду после фитохор типа P4. К этой стадии ивняки переходят в той ситуации, когда русло прорывает шейку меандра. Тогда бывшая прирусловая отмель становится отмелью на берегу старицы. После этого на ней аккумулируется только илистый аллювий, поскольку она оказывается в изоляции от деятельного участка русла. Повышение высотных отметок при этом идет крайне медленно, и такое местообитание «консервируется» в условиях особо долгой поемности.

В остальных фитохорах переработанной поймы (типы P6, P7, P8) отмечены только единичные особи пионерных ив – средневозрастные или старые генеративные. Это говорит о том, что на стадии, представленной фитохорами типа P5a, развитие локусов всех пионерных видов ив достигает кульминации, после чего они утрачивают господствующие позиции в растительности и постепенно вымирают. Очевидно, что следующей стадией динамического ряда после фитохор старых ивняков являются фитохоры ясеневых лесов типа **P6**, которые тоже располагаются в молодых массивах переработанной поймы и часто – на сходных с ивняками высотных уровнях (рис. 2.3, рис. 4.2). О том, что локусы ясеня в фитохорах типа P5a могут развиться в те, которые наблюдаются в фитохорах типа P6, говорит сопоставление их демографических спектров (рис. 5.2,а, табл. 5.3 и рис. 5.4,а, табл. 5.5). По сравнению с локусами ясеня в старых ивняках, в средневозрастных ясеневых лесах достигается более высокая плотность его виргинильных и молодых генеративных особей и появляются средневозрастные генеративные особи.

Причина смены ивняков ясеневыми лесами вероятнее всего заключается в затенении кустарниковых ив переросшими их деревьями ясеня (Евстигнеев, Браславская, 1999). Это должно происходить в период, когда массово присутствующие в старых ивняках имматурные особи ясеня дойдут в своем онтогенетическом развитии до старшего виргинильного (v2) или молодого генеративного

состояния. Если считать с момента поселения особей ясеня в прирусловых ивняках, то должно пройти около 20-40(50) лет (Диагнозы и ключи …, 1989) до их превращения в молодые генеративные и смыкания их полога над ивами.

Такая длительность существования кустарниковых ив согласуется с данными М.В. Рубцова и Ю.Н. Салминой (1982) о том, что продолжительность жизни ив корзиночной и трехтычинковой составляет 40-50 лет. Однако онтогенез этих видов все еще изучен слабо, поэтому можно предполагать у них и большую продолжительность жизни, особенно если их кусты способны омолаживаться при периодическом обгрызании или обрубании стволиков. Также следует учитывать, что даже при продолжительности жизни одного парциального образования ив в 40-50 лет их вегетативное или семенное потомство может быть способно быстро занять место, освободившееся при отмирании родительских кустов, и поддерживать структуру растительности далее. Поэтому не исключено, что еще до массового внедрения ясеня в молодые массивы переработанной поймы развитые заросли ивняков существуют и самоподдерживаются там десятилетиями, а инвазию ясеня все это время подавляет режим особо долгой поемности.

Это предположение связано с тем, что у реки такого масштаба как Нерусса аккумулятивная деятельность вряд ли происходит настолько интенсивно, чтобы обеспечивать быстрое увеличение высотных отметок приращение пойменной суши на прирусловых отмелях. К такому предположению приводит анализ данных об аккумулятивной деятельности рек, проведенный в главе 1. Хотя в литературе совершенно не охарактеризована скорость аккумуляции в поймах малых рек при отсутствии интенсивной почвенной эрозии на террасах (как в пойме Неруссы), но есть указания на малую интенсивность размыва берегов в облесенных поймах, вследствие которой водный поток «недозагружен» аллювием и аккумуляцию осуществляет слабо (Чернов, 1983). Также есть сведения о небольших размерах и малых высотных отметках русловых грив на малых реках (Джуха, Чалов, 1985; Борсук, Лихачева, 1987). Имеющиеся к настоящему времени данные о строении толщи аллювия на прирусловых отмелях Неруссы (Приложение 1, разрез 1, прикопки 8 и 9) не позволяют оценить скорость аккумуляции на этой реке и ее соотношение со скоростью внедрения и развития кустарниковых и древесных

видов. Для уточнения этого вопроса необходимы дополнительные геоморфологические исследования. Но все же предположение о том, что аккумулятивные процессы в пойме реки такого масштаба, как Нерусса, скорее могут быть лимитирующим фактором для первичной сукцессии, чем основной движущей силой, пока что следует принимать во внимание.

В связи с этим надо рассмотреть 2 вопроса: 1) почему же в настоящее время в пойме Неруссы представлена полная последовательность сукцессионных стадий P3 – P4 – P5a – P6, причем часто фитохоры разных стадий контактируют в пределах одного и того же молодого пойменного массива (рис. 2.3, рис. 4.2) и 2) каковы могут быть дальнейшие сукцессионные преобразования фитохор типа P6, если в ближайшем историческом будущем не будет радикально изменяться режим поемности в экотопах, где они произрастают (например, в течение жизни того поколения ясеня, которое представлено сейчас молодыми генеративными особями, эти фитохоры не станут краткопоемными под влиянием аккумуляции).

Ответ на первый вопрос может заключаться в том, что быстрая первичная сукцессия наземной растительности на низких уровнях пойменной суши стала возможна только после проведения мелиорации поймы в 1950-е годы. Все участки, которые в настоящее время являются долгопоемными и средне-поемными, были сформированы рекой задолго до мелиорации, но при этом большую часть вегетационного периода были обводнены или подтоплены, и внедрение мезофильной растительности на них было невозможно. В таком случае ясень и другие древесные и кустарниковые виды широколиственных лесов стали приживаться в прируслових ивняках после проведения мелиорации, особенно в тех участках, которые ближе всего располагаются к старым массивам с плодоносящими особями (см. рис. 2.3). В те участки, которые от старых массивов удалены, массовое внедрение ясеня могло начаться только после формирования рядом с ними ясеневых лесов молодой поймы и достижения ясенем в этих лесах генеративного состояния.

Что касается ответа на второй вопрос – о дальнейших сукцессионных процессах в средневозрастных ясеневых лесах типа P6, – то получить его позволяет анализ демографической структуры древесной синузии этих сообществ (рис. 5.4,а;

табл. 5.5). Так, популяционные системы ясеня в них явно способны самоподдерживаться и создавать оборот поколений, удерживая в растительности позиции основного лесообразователя. Также в этих лесах отмечаются единичные молодые и средневозрастные генеративные особи дуба, но из-за сильного затенения почвы практически отсутствует его подрост. Вероятно, наблюдаемые сейчас взрослые особи дуба смогли в ходе преобразования старых ивняков типа P5a в ясеневые леса типа P6 развиться до генеративного состояния, благодаря локальному возникновению в старых ивняках небольших полян (фитохор типа P5c), как это обсуждалось в главе 4. В таком случае и в сомкнутых ясеневых лесах шанс на сохранение популяционной системы дуба в будущем заключается в появлении таких полян поблизости от его современных плодоносящих особей. Жизнь этих особей может продлиться еще около 100 лет или более, поэтому некоторые из них возможно смогут «дождаться» такого события: например, в период выпадения из древостоя старых особей ясеня. Но даже при такой ситуации дуб и в будущем (через 100-150 лет) не займет в фитохорах первичных прирусловых лесов доминирующего положения, если не будут действовать другие, более интенсивные факторы изреживания древесной и кустарниковой синузий.

Анализ древесной синузии в фитохорах типа P6 (рис. 5.4, табл. 5.5) показывает, что в молодых массивах переработанной поймы могут развиться до генеративного состояния также и единичные особи клена остролистного – в немногочисленных краткопоемных микросайтах, как обсуждалось в главе 5. Видимо, в таких же микросайтах способны в будущем дойти до генеративного состояния и особи клена полевого, заносы которого в эти сообщества изредка происходят. Однако дальнейшее развитие популяционных систем кленов и повышение их плотности в молодых массивах переработанной поймы будет сдерживаться нехваткой подобных микросайтов. Оборот поколений у них в ближайшей перспективе (в течение жизни 1-2 поколений, то есть 100-200 лет (Диагнозы и ключи …, 1989)), по-видимому, устойчивым не станет и в сообществах они останутся на положении малоконстантных ассектаторов.

Менее определенный прогноз можно дать о дальнейшем развитии локусов вяза гладкого в фитохорах типа P6. Длительная поемность местообитаний в молодой

пойме не должна быть для него лимитирующим фактором, однако его инвазия в современные первичные ясеневые леса неактивна (причины этого обсуждались в главе 5). Можно предположить, что особи вяза, внедрившиеся в средневозрастные ясеневые леса молодых пойменных массивов, будут способны постепенно увеличивать плотность локусов за счет вегетативного размножения, но резкая мозаичность рельефа в этих экотопах и распространенность там особо долгопоемных участков будут ограничивать широкое расселение их потомства. Развитие генеративных особей вяза под сомкнутым пологом яруса А, сформированного ясенем, будет так же, как развитие подроста дуба, зависеть от случайных изреживаний. То есть до периода выпадения из древостоя современных молодых генеративных особей ясеня, которое может начаться через 100-150 лет, популяционные системы вяза гладкого останутся инвазионными или будут нормальными исключительно за счет вегетативного размножения.

Следует обсудить также возможность сукцессий растительности, вызванных врезанием речного русла и преобразованием среднепоемных молодых участков переработанной поймы в краткопоемные. Однозначно принять или отвергнуть такую возможность в настоящее время нельзя. Как говорилось в главе 1, определяемая геоморфологами скорость врезания русел малых равнинных рек имеет порядок долей миллиметров в год (Воскресенский, 1975; Матвеев, 1992; Панин и др., 1997), то есть оказывается еще меньше, чем скорость роста суши в высоту в результате аккумуляции. В то же время имеются указания на то, что закрепление берегов малых рек растительным покровом и плохая их размываемость приводят к появлению сильно врезанных излучин русла (Джуха, Чалов, 1985), хотя не приводятся количественные оценки скорости врезания в такой ситуации. В пойме Неруссы врезанные излучины очень распространены – именно по причине облесенности одного или обоих берегов во многих отрезках течения. Но, видимо, даже с учетом этого следует принимать, что скорость врезания русла Неруссы составляет не более 1 миллиметра в год. В таком случае на преобразование участков под фитохорами ясеневых лесов типа Р6 из среднепоемных (высотные отметки 200-260 см, Приложение 3) в краткопоемные (как участки под старыми лесами типа Р8, с высотными отметками 310-440 см) понадобится не менее 500

лет, а вероятнее даже – более 1000 лет, поскольку высотные отметки 260 см имеют в фитохорах типа Р6 только единичные высокие бугры. Собственно сукцессия лесной растительности, сопровождающая врезание, – то есть массовое приживание в ясеневых лесах липы, клена остролистного и ряда неморальных травянистых видов, – может начаться в середине или в конце этого промежутка времени. Однако для этого необходимо выполнение нескольких условий: 1) чтобы к моменту выхода молодых массивов суши из-под влияния продолжительных затоплений на них сохранилась (после антропогенных и зоогенных нарушений) древесная синузия с преобладанием неморальных видов и 2) чтобы соответствующий прирусловой участок суши не был за это время размыт в ходе горизонтальных смещений русла.

Постепенное разрушение участков переработанной поймы в ходе горизонтальных (боковых и продольных) смещений излучин русла является важным фактором, влияющим на ход сукцессий прирусловой растительности. Как обсуждалось в главе 1, горизонтальные смещения русла даже на малых меандрирующих реках происходят как минимум на 2 порядка быстрее, чем врезание, – со скоростями один-несколько десятков сантиметров в год (Камалова, 1988). Разрушению при этом подвергаются наиболее старые участки переработанной поймы – с лесами типа Р6 (и прогнозируемыми после них динамическими стадиями) и с лесами типов Р7 и Р8. При прорыве шейки меандра возникает остров, со всех сторон окруженный рукавами русла (рис. 2.1); его берега также могут подвергаться размыву. Поэтому можно предполагать, что в общем случае среднепоемные участки переработанной поймы разрушаются быстрее, чем преобразуются в краткопоемные. По мере разрушения острова или вогнутого берега меандра, возле противоположного берега начинается формирование русловой гривы или прирусловой отмели и инициируется первичная сукцессия растительности на таком участке суши. Как говорилось в главе 1, эти процессы взаимосвязаны: скорость размыва увеличивается в тот период, когда происходит резкий прирост противоположного берега в плане, вызванный причленением побочня русловой гривы или интенсивной аккумуляцией на прирусловой отмели (Маккавеев, 1970; Камалова, 1988). В результате того, что прерывание первичной сукцессии

растительности в каком-либо участке обычно сопровождается инициацией аналогичной сукцессии на соседнем участке, на территории переработанной поймы сохраняется постоянство основного набора типов фитохор, хотя происходят постепенное перераспределение их пространственного положения и изменение доли общей площади, занимаемой фитохорами каждого типа. Благодаря такой регуляции сукцессий русловыми процессами в переработанной пойме обеспечивается постоянное самоподдержание популяций ряда специфичных для ее растительности видов: пионерных наземных ив, прибрежных гигрофильных малолетников (таких как Cyperus fuscus, Filaginella uliginosa), гигрофильных и гидрофильных многолетников (например, Xanthium strumarium, Leersia oryzoides).

Но наблюдения над геоморфологическим строением переработанной поймы (см. рис. 2.1) показывают, что многие островные массивы в ней не разрушаются полностью. Это связано с тем, что течение реки время от времени "перескакивает" из одной пойменной протоки в другую – из-за пломбирования проток при смещениях русловых грив – и меняет свой основной путь. По-видимому, это происходит с периодичностью раз в несколько десятков лет. В результате таких скачкообразных смещений русла островной массив может попасть из переработанной поймы в унаследованную или наоборот. Если старый краткопоемный массив оказывается на территории переработанной поймы и начинает постепенно размываться, то происходящие при этом изменения его растительности можно представить как преобразование лесов типа U4a в леса типа P8, а лесов типа U3a – в леса типа P7 (в соответствии с высотными отметками фитохор этих типов, см. Приложение 3). Как обсуждалось в главах 4 и 5, старовозрастные леса в переработанной пойме (тип P8) отличаются от старовозрастных лесов в унаследованной (тип U4a) присутствием ряда реактивных видов, например, ив белой и ломкой, клена ясенелистного. Это связано с наличием у фитохор типа P8 осветленной опушки на берегу русла и с частым посещением этих фитохор людьми и животными, которые тоже частично осветляют лес (уничтожают деревья и подлесок) и вытаптывают травяной покров. Вследствие этого и становится возможной инвазия реактивных видов из молодых пойменных

массивов на свободный незатененный субстрат в старых массивах. Видимо, поселение реактивных видов на откосе высокого берега до какой-то степени влияет на дальнейшее геоморфологическое преобразование старого массива: в его прирусловой части может происходить не только постепенный размыв берега и разрушение старого лесного сообщества, но также и формирование молодых низких прирусловых отмелей с травяными группировками (тип Р3) и кустарниковыми сообществами ив (тип Р4). Таким образом, обратимость сукцессий растительности под влиянием русловых процессов возможна не только в переработанной пойме, но отчасти и в унаследованной.

6.1.2. Дальнейший ход первичных сукцессий на положительных формах рельефа унаследованной поймы. Если для среднепоемных ясеневых лесов типа Р6 прогнозировать такой вариант развития событий, когда они уцелеют от разрушения и окажутся на территории унаследованной поймы, и искать там экотопически аналогичный тип лесных фитохор, который можно было бы считать следующей после них стадией в динамическом ряду, то в качестве наиболее вероятного аналога можно рассматривать старовозрастные фитохоры дубово-ясеневых лесов типа U3a. Они располагаются в низких островных пойменных массивах или на пологих склонах высоких на уровне 230-250 см (Приложение 3). По составу древесной и кустарниковой синузий (табл. 5.12) они достаточно сходны с лесами типа Р6. Состояние ценопопуляций ясеня, дуба и вяза в них – наличие старых генеративных особей у ясеня и дуба, полночленность демографического спектра у ясеня, почти регрессивный его характер у дуба, присутствие молодых генеративных особей вяза и левосторонний характер его демографического спектра – также могут служить иллюстрацией тех изменений, которые были прогнозированы выше для лесов типа Р6 на основании демографического анализа.

Популяции клена остролистного в старовозрастных среднепоемных ясеневых лесах типа U3a развиты несколько лучше, чем прогнозируется по демографическому спектру этого вида в прирусловых лесах типа Р6. Это связано с более широким распространением в сообществах типа U3a пригодных для поселения клена микросайтов, режим которых близок к краткопоемному. А

причиной этого, в свою очередь, является то, что массивы, на которых расположены ясеневые леса типа U3a, сформировались настолько давно, что их высотные отметки уже успели трансформироваться под влиянием медленного врезания реки. То есть современные фитохоры типа U3a надо рассматривать не как непосредственно следующую стадию сукцессионной динамики после фитохор ясеневых лесов типа P6, а как опосредованную оборотом поколений лесообразователей в течение некоторого промежутка времени. Продолжительность этого промежутка можно оценить по соотношению высотных отметок, свойственных фитохорам этих типов: в ясеневых лесах молодых массивов переработанной поймы (тип P6) преобладают отметки 200-220 см (табл. 3.1. Приложения 3), а в ясеневых лесах унаследованной поймы (тип U3a) – 240-250 см. Создавшее такую разницу врезание русла должно было продолжаться не менее 200-300 лет и сопровождаться сменой 1 поколения ясеня и 1-2 поколений клена остролистного (Диагнозы и ключи …, 1989). То, что демографическая структура популяционных систем ясеня и некоторых других лесообразователей, наблюдаемая сейчас в лесах типа U3a, хорошо «вписывается» в прогнозируемый динамический ряд, обусловлено удачным стечением обстоятельств: эти леса в пойме р. Нерусса слабо подвергались антропогенным нарушениям, поэтому в них сохранились основные широколиственные лесообразователи и механизмы поддержания устойчивого оборота их поколений.

В отдаленной перспективе врезание речного русла может привести к преобразованию среднепоемных участков унаследованной поймы в краткопоемные и, соответственно, лесов типа U3a (acc. Ficario-Ulmetum) в леса типа U4a (acc. Tilio-Carpinetum). (Аккумуляция аллювия на территории унаследованной поймы очень слаба и уже практически не участвует в таком преобразовании (Шанцер, 1951).) Исходя из того, что: 1) допускаемые значения скорости врезания не превышают 1 мм/год, 2) высотные отметки современных фитохор типа U3a – 230-250 см, а типичные краткопоемные леса acc. Tilio-Carpinetum (типы U4a, U4cd) обычно наблюдаются на уровнях с высотными отметками не менее 300 см, можно предполагать, что для подобной сукцессии требуется как минимум 500 лет. При этом внедрение в сообщества типа U3a неустойчивых к затоплению видов – липы,

кленов остролистного и полевого – может начаться и раньше, судя по их присутствию в современных среднепоемных лесах других типов (например, в фитохорах типа U3b2 с высотными отметками около 270 см). Но все же поемность будет ограничивать расселение этих видов в фитохорах и увеличение плотности их локусов, пока затопления не станут достаточно редкими. По-видимому, наиболее полный набор неморальных видов, включающий в том числе такие травянистые виды как Mercurialis perennis, Pulmonaria obscura, Corydalis cava, Corydalis solida, может сформироваться в ходе такой сукцессии только ближе к концу этого переходного периода.

Сопоставление демографической структуры популяционных систем дуба в фитохорах типа U3a (табл. 5.12) и типа U4a (табл. 5.10) показывает, что в ходе такой сукцессии, порожденной врезанием реки, должны быть какие-то специальные механизмы, обеспечивающие самоподдержание и сохранение этого эдификаторного вида в составе древостоя. Это видно из того, что в фитохорах типа U3a его современные локусы являются почти регрессивными, тогда как в фитохорах типа U4a все-таки включают генеративных особей (значит, на этих участках приживался подрост дуба не более чем 150-200 лет назад). Основная причина регрессивного характера локусов дуба в старовозрастных лесах типа U3a – малая освещенность. Для поддержания оборота поколений ясеня в этих фитохорах она не является помехой в настоящее время: его локусы полночленны и имеют максимум плотности на прегенеративных особях. Но в ходе преобразования среднепоемных лесов в краткопоемные, при усилении ценотических позиций клена остролистного и липы, световая обстановка может сильно измениться, и тогда онтогенетическое развитие особей ясеня до генеративных состояний тоже будет затруднено. Значит, и этому виду требуется специальный механизм для поддержания оборота поколений в ходе обсуждаемой сукцессии. Такие явления, как ветровальный процесс и приживание подроста на месте окон, образующихся в пологе древесной синузии, способны предотвратить окончательное исчезновение ясеня и дуба из древостоя широколиственных лесов в течение этой сукцессии (см. рис. 4.3). Но, судя по низкой плотности виргинильных и молодых генеративных особей этих видов по сравнению с кленом остролистным

и липой (табл. 5.10), эти явления не позволяют дубу и ясеню создавать в краткопоемных лесных фитохорах высокую плотность популяционных локусов. Ниже будет обсуждаться другой возможный механизм поддержания оборота поколений ясеня и дуба в растительном покрове поймы, в том числе – на обсуждаемом этапе сукцесии.

При переходе русла из одной пойменной протоки в другую, о чем говорилось выше, могут попасть из переработанной поймы в унаследованную фитохоры типа P2a, которые располагаются на бывших прирусловых отмелях, превращенных при спрямлении излучин русла в особо долгопоемные старичные отмели (см. рис. 2.3). Их вероятным экотопическим аналогом являются в унаследованной пойме многие опушечные фитохоры из типа U2, расположенные на границе склона высокого старого пойменного массива и пойменной протоки (см. рис. 2.4). Видовой состав древесной синузии (рис. 5.5,а, табл. 5.4 и рис. 5.10,а, табл. 5.13) в фитохорах этих типов сходен, за исключением того, что на опушках в унаследованой пойме не произрастает ива белая. Сопоставление демографических спектров лесообразователей демонстрирует различия между фитохорами этих типов, которые можно интерпретировать как проявление разных стадий единого динамического процесса. Например, у дуба и вяза гладкого на старичных отмелях переработанной поймы популяционные системы находятся в инвазионном состоянии, а на опушках унаследованной поймы включают генеративных особей и небольшое количество подроста. Можно было бы ожидать проявления демографического “сдвига” и в популяционных системах ясеня – присутствия на опушках унаследованной поймы его старых генеративных особей, – но этого учеты не выявили. (Причиной является, видимо, малая встречаемость этих особей в опушечных фитохорах и недостаточность числа проведенных демографических учетов для их обнаружения.) У ольхи черной и на старичных отмелях, и на опушках популяционные системы неполночленны; причины этого обсуждались в главе 5. Конечно, следует иметь в виду, что большинство современных опушечных фитохор унаследованной поймы тоже не являются непосредственно следующими стадиями в динамическом ряду после старичных отмелей, а опосредованы большим промежутком времени, в течение которого на демографическую

структуру лесообразователей влияли эпизодические антропогеные нарушения растительности, врезание реки и последствия мелиорации.

6.1.3. Первичные сукцессии на отрицательных формах рельефа. Совершенно особым путем идет сукцессия растительности на отрицательных формах рельефа переработанной поймы – в старичных озерах и в долгопоемных, но все же дренированных в межень ложбинах и межгривных понижениях. Наиболее глубокие озера (тип P1) при переходе русла в новую протоку попадают на территорию унаследованной поймы, где могут также существовать в виде озер (тип U1a). Дренаж этих водоемов в такой ситуации не осуществляется естественным путем (образованием проток, отводящих воду в русло), поэтому активное внедрение в них мезофильных видов растений долгое время невозможно. Однако известно, что в унаследованной пойме распространены постоянно обводненные черноольховые леса (типы U1c2 и U1d), которые возникают, судя по их положению в ландшафте, именно путем зарастания старичных озер. Исследования этих черноольшаников (Евстигнеев, Сарычева, 1999) показали, что для приживания ольхи в обводненных сообществах необходимо наличие поваленных деревьев крупного размера, на которых ее семена прорастают, а имматурные или виргинильные особи могут надежно закрепляться в отсутствие другого твердого субстрата. По-видимому, первоначально такой валеж накапливается по берегам озер и заселяется ольхой, а со временем в серединную часть озер начинают падать стволы уже состарившихся деревьев ольхи первого поколения, и их также заселяет семенное потомство ольхи (сходный процесс освоения переувлажненных местообитаний древесной растительностью описан и в зарубежной литературе – Agnew et al., 1993). Сформировавшиеся таким путем сообщества (тип U1d) долгое время остаются разреженными и осветленными, поскольку равномерное размещение ольхи по их территории невозможно.

Дальнейшее удержание территории за собой ольха обеспечивает путем формирования кобл – высоких кочкоподобных приствольных повышений (Сарычева, 1998; Евстигнеев, Сарычева, 1999). При этом ее ценопопуляции становятся уже менее зависимы от наличия валежа, так как основным способом самоподдержания в них становится образование стволовой поросли прямо на

ществующих коблах. Благодаря наличию в обводненных сообществах коблового икрорельефа, туда могут путем семенной инвазии внедряться и различные игромезофильные и мезофильные виды, в том числе из древесных – береза ушистая, дуб, вяз гладкий, из кустарниковых – черемуха, смородина черная, рушина (табл. 5.14). В их ценопопуляциях постепенно формируется оборот околений, хотя из-за низкой общей плотности, лимитированной недостатком одходящих микросайтов, они не могут занять в сообществе господствующие озиции.

Возможен и другой вариант геоморфологического преобразования трицательных форм рельефа в переработанной пойме. При горизонтальных мещениях меандров русла и частичных разрушениях берега могут быть размыты еремычки, изолирующие старичные водоемы от русла и препятствующие оверхностному стоку воды из них. После этого пойменные ложбины хотя и стаются долгопоемными, но все же не обводнены так, как старичные озера: еньше глубина воды, возможно пересыхание водоемов по второй половине лета. Местообитания таких сообществ остаются долгопоемными даже в составе наследованной поймы и после длительного периода врезания реки: вследствие олее высокого стояния грунтовых вод под ними, чем под окружающими оложительными формами рельефа. В таких отрицательных формах рельефа огут формироваться влажные травяные фитохоры (типы P2b, U1b) или древесно-устарниковые (типы P2a или U1c1), а впоследствии (если только не проводится егулярное сенокошение) – дренированные на поверхности, но подтопляемые ерноольховые или березовые леса. Имеющиеся в литературе данные о лесной астительности различных пойм центральной России (Марков, Фирсова, 1955; обровольский, 1968; Шилов, 1971; Евстигнеев и др., 1993) позволяют ожидать, то в такие местообитания способны также вселиться ясень, вяз гладкий, осина и уб. Но в пойме Неруссы сейчас во всех подобных местообитаниях лесная астительность не развита из-за проводившегося несколько десятилетий нтенсивного сенокошения (см. главу 2) и в большинстве таких мест даже еще не ачала формироваться.

6.2. Вторичные сукцессии пойменной растительности.

Ранее обсуждались динамические процессы растительности в переработанной пойме, обусловленные экологическими факторами, которые относительно мало зависят от природопользования или же связаны с природопользованием, не уничтожающим растительный покров непосредственно (мелиорацией). Однако в пойме возможны также восстановительные вторичные сукцессии, которые начинаются вслед за частичным разрушением растительного покрова.

6.2.1. Вторичные сукцессии в переработанной пойме. Наблюдения в переработанной пойме позволяют описать 2 варианта таких сукцессий: 1) после изреживания ивняков в молодых массивах и образования в них небольших полян (тип **P5c**), 2) после сведения лесов в старых массивах и создания на их месте сенокосных лугов (тип **P9a**).

На полянах, как уже отмечалось выше, постепенно восстанавливается древесно-кустарниковая растительность, причем некоторое преимущество могут получить в ходе такой сукцессии дуб и вяз гладкий, для которых невозможно возобновление и полное онтогенетическое развитие под пологом сформированной кустарниковой или древесной синузий. Видимо, на таких полянах может приживаться и подрост ивы белой, если возникают антропогенные или зоогенные нарушения травяного покрова. Интересно отметить отсутствие на описанных в типе **P5c** полянах светолюбивых реактивных древесных видов берез (бородавчатой и пушистой) и осины, хотя это может быть только следствием малого объема выборки описаний и удаленности от переработанной поймы всех вторичных послерубочных лесных сообществ, в которых эти виды доминируют.

На краткопоемных лугах типа **P9a** отмечена очень активная инвазия дуба, опережающая инвазию практически всех остальных древесных и кустарниковых видов (рис. 5.7, табл. 5.8). Онтогенетическое развитие особей дуба при этом идет нормально, они в массе развиваются до виргинильного состояния (генеративные особи пока что единичны, так как заповедный режим, запрещающий сенокошение, установился только около 15 лет назад). На основании анализа демографической структуры древесной и кустарниковой синузий, формирующихся на лугах, можно

сделать заключение о том, что дальше в ходе сукцессии луга трансформируются в лесные сообщества со значительным участием дуба в составе древостоя.

Иллюстрацией этой прогнозируемой стадии является демографическая структура древесной синузии в широколиственных лесах типа **P9b** (рис. 5.8,а, табл. 5.9), располагающихся небольшими участками среди луговых угодий. Ценопопуляции дуба в этих сообществах не только полночленны, но и имеют высокую плотность имматурных и виргинильных особей, вследствие чего демографические спектры у них являются четко левосторонними. Высокая плотность подроста дуба возможна в этих лесах на опушках, а также потому, что немногочисленные взрослые деревья стоят довольно разреженно (рис. 4.4). При отсутствии сенокошения эти леса постепенно расширят свою площадь путем дальнейшей инвазии дуба на луга, пока световая обстановка благоприятна для этого. Все это дает основание считать леса типа **P9b** послелуговыми по происхождению. Важно отметить, что ценопопуляции ясеня в них по темпам развития явно отстают от ценопопуляций дуба (они не включают в настоящее время средневозрастных и старых генеративных особей), хотя общую плотность имеют не ниже. Это показывает, что ясень может активно внедряться в эти сообщества уже только после формирования дубом яруса В, что подтверждается и данными литературы (Юркевич, Адерихо, 1973). Активнее, чем на луга, в эти сообщества внедряется также и вяз.

Существование в растительном покрове поймы таких послелуговых лесов демонстрирует возможный механизм сохранения в нем популяций дуба (и ясеня тоже, в известной мере) в составе лесной растительности. Этот механизм заключается в периодическом возникновении обширных безлесных пространств, освобожденных от других древесных и кустарниковых видов, куда дуб может осуществлять инвазию и где успешно проходит его онтогенетическое развитие. Как уже обсуждалось в главе 5, конкуренцию травяного покрова с подростом дуба могут частично устранять зоогенные нарушения лугов (порои кабанов, строительство муравейников). В современных условиях центральной России возникновение таких безлесных пространств возможно только под влиянием хозяйственной деятельности человека. Однако в литературе высказываются предположения, что при отсутствии антропогенных нарушений лесной растительности причиной

возникновения таких участков может быть жизнедеятельность крупных копытных, ведущих стадный образ жизни (зубров и др.) (Смирнова, 1998).

В лесные сообщества, формирующиеся на месте безлесных пространств, внедряются также липа и клен остролистный (табл. 5.9) – позже дуба, но, возможно, одновременно с ясенем и вязом. Развитие ценопопуляций этих видов может в будущем приводить к вытеснению дуба из сообществ, как это наблюдается в старых широколиственных лесах типа **U4a** (если эти участки уцелеют от разрушения при смещениях русла реки). Такая сукцессия может быть еще одним вариантом возникновения в переработанной пойме старых широколиственных лесов (типы P8 и P7), кроме обсуждавшейся выше трансформации лесов унаследованной поймы при скачкообразных смещениях русла.

6.2.2. Вторичные сукцессии в унаследованной пойме. Основными факторами нарушений растительного покрова в унаследованной пойме в историческое время являются рубки лесов с последующим лесовосстановлением или с последующей расчисткой вырубок под сельскохозяйственные угодья. Как говорилось в разделе 2.7, до начала XX века рубки леса были в пойме Неруссы преимущественно выборочными. Оценить их результаты можно по состоянию современных старовозрастных лесов унаследованной поймы: в критическом положении находится популяционная система дуба, значительно подорваны позиции в древесной синузии липы и клена полевого. Вероятно, меньше всего эти рубки повлияли на ясень, клен остролистный и вяз гладкий: их популяционные системы сейчас демонстрируют наиболее стабильную демографическую структуру. Реактивные светолюбивые виды (березы, ива козья, осина, ольха черная), видимо, могут использовать проведение выборочных рубок чтобы самоподдерживаться в лесной растительности на положении ассектаторов, но из современных старовозрастных лесов эти виды практически полностью вытеснены. Проведение в будущем эпизодических выборочных рубок могло бы стать благоприятным фактором для популяционных систем липы и дуба в фитохорах типов U3a и U4a, если при этом не будут уничтожаться их особи, а будет только создаваться небольшое осветление растительности путем удаления части особей клена остролистного и ясеня.

Результаты лесовосстановления после сплошных рубок, проведенных в XX веке, демонстрируют демографические учеты, проведенные в послерубочных фитохорах с древостоем возраста 5-10 лет (тип сообществ **U4b**) и 30-70 лет (типы **U4cd, U5c**, **U3b1**, **U3b2**, **U3b3**). Наиболее полный ряд фитохор, отражающий ход сукцессии при лесовосстановлении, подобран для краткопоемных экотопов. Это ряд: **U4b** (рис. 5.12, табл. 5.16) – **U4cd** (вместе с **U3b3**, рис. 5.13, табл. 5.17). Он показывает, что при появлении вырубки реактивные светолюбивые виды (береза бородавчатая и осина) быстро захватывают осветленную территорию и становятся основой древостоя на ближайшие десятилетия, пока не исчезнут из него по причине старения первого послерубочного поколения и отсутствия последующих. Толерантные теневыносливые виды (липа, клен остролистный, вяз гладкий) за несколько десятилетий накапливают резерв прегенеративных особей, способных сформировать древостой после выпадения из него реактивных видов, хотя в разных сообществах общая плотность ценопопуляций каждого из этих видов сильно варьирует и полный их набор присутствует не всегда. Дуб и ясень в краткопоемных местообитаниях не могут занять господствующие позиции в сообществах после сплошных рубок и последующего спонтанного лесовосстановления. Отсутствие резерва подроста в их ценопопуляциях дает основание прогнозировать, что эти виды и в будущем не смогут занимать во вторичных лесных сообществах господствующие позиции.

В наземных долгопоемных (тип **U3b1**, рис. 5.15, табл. 5.19) и в среднепоемных (тип **U3b2**, табл. 5.18, рис. 5.14) местообитаниях, где позиции липы и клена остролистного могут быть ослаблены, при восстановлении лесных сообществ резерв прегенеративных особей способны формировать вяз гладкий, ясень, иногда – клен остролистный. Дуб и в этих местообитаниях проявляет наибольшую среди всех лесообразующих видов уязвимость к сплошным рубкам, сопровождающимся спонтанным лесовосстановлением.

Сенокошение на обследованных лугах унаследованной поймы активно ведется в настоящее время или было прекращено не более 5 лет назад, в связи с чем восстановление лесной растительности там пока не наблюдается. Можно предполагать, что когда оно проявится, то восстановительная сукцессия будет

проходить либо по такому же пути, как в переработанной пойме (с массовой ранней инвазией дуба на луга), либо по пути ранней инвазии на луга мелколиственных реактивных древесных видов – берез, осины, ольхи черной – с последующим формированием вторичных мелколиственных лесов. Второй вариант во многих участках унаследованной поймы более вероятен, поскольку луга в них окружены в настоящее время именно мелколиственными средневозрастными послерубочными лесами, причем почти не включающими дуба. При этом для внедрения берез и ольхи наличие развитой травяной синузии является достаточно серьезным препятствием. Фактором, который будет способствовать прорастанию семян и приживанию всходов этих видов, являются периодические нарушения травяного покрова кабанами. На современных лугах унаследованной поймы изредка наблюдается приживание на пороях кабана особей березы пушистой, а также клена остролистного. Возможно, что внедрение этих видов будет «на паритетных началах» сочетаться с инвазией дуба. В целом же восстановление лесной растительности на месте лугов унаследованной поймы будет происходить медленнее, чем на вырубках, и на формирование сомкнутой древесной синузии, видимо, потребуется несколько десятилетий. После того, как лесные сообщества на месте лугов унаследованной поймы сформируются, в них, вероятно, будут усиливаться позиции теневыносливых видов – липы и клена остролистного, как это наблюдается в послерубочных лесах.

Из приведенного выше описания сукцессионных процессов в пойме Неруссы можно сделать следующие выводы:

1) Абиогенные (гидрологические и геоморфологические) процессы создают в пойме неоднородность субстрата и инициируют несколько направлений сукцессий растительности, развивающихся относительно независимо друг от друга на положительных и на отрицательных формах мезорельефа.

2) Геоморфологические процессы, преобразующие пойменные экотопы, задают для сукцессий растительности в условиях поймы малой реки меньшую скорость, чем популяционная динамика эдификаторных видов. За тот прогнозируемый период, пока произойдет качественное изменение условий поемности экотопа под влиянием русловых процессов, в растительном покрове может

смениться более чем одно поколение лесообразующих конкурентных древесных видов.

3) Следствием русловых процессов является периодическое прерывание сукцессий растительности в ряде фитохор и инициация аналогичных сукцессий в новых участках. В частности, благодаря этому в малонарушенном растительном покрове переработанной поймы могут самоподдерживаться популяции реактивных древесных и кустарниковых видов ив, присутствие которых составляет специфику пойменной растительности.

4) Антропогенные воздействия на растительность задают более высокую скорость для сукцессий пойменных сообществ, чем собственная популяционная динамика эдификаторных видов. По этой причине при очень интенсивной антропогенной нагрузке конкурентные древесные виды (дуб, ясень) могут быть совершенно вытеснены из пойменных сообществ. Сохранившиеся к настоящему времени в унаследованной пойме 100-150-летние дубово-ясеневые леса могли сформироваться в ходе спонтанной восстановительной сукцессии на зарастающих лугах и полянах различного размера (с периодическим вмешательством в этот процесс выборочных рубок).

Выводы.

1. Растительный покров поймы р.Нерусса характеризуется следующими показателями биологического разнообразия. В нем выявлено 470 видов сосудистых растений. Описано 32 типа фитохор, различающихся по экотопическим характеристикам, структуре растительности и флористическому составу. В системе эколого-флористической классификации растительности описанные пойменные фитохоры принадлежат к 12 классам, а конкретно лесные и кустарниковые – к 8 ассоциациям.

2. Разнообразие флористического состава фитохор поймы р. Нерусса определяют, главным образом, поемность и освещенность. Разнообразие пространственной структуры пойменной растительности определяют: в самых молодых участках переработанной поймы – закономерности русловых процессов, на остальной территории поймы – средообразующая деятельность эдификаторов и антропогенные воздействия.

3. Демографическая структура и видовой состав древесной и кустарниковой синузий принципиально отличаются на молодых участках переработанной поймы, длительность существования которых сопоставима с продолжительностью онтогенеза древесных видов, и на более старых участках поймы, длительность существования которых в несколько раз больше длительности онтогенеза дерева. В первом случае древесная и кустарниковая синузии представлены преимущественно сукцессивными ценопопуляциями пионерных видов, во втором - дефинитивными ценопопуляциями конкурентных и толерантных видов.

4. Основной эдификатор восточноевропейских широколиственных лесов – дуб черешчатый – может существовать на длительно облесенных территориях исследованной поймы в положении ассектатора, благодаря широкому распространению долгопоемных и среднепоемных экотопов и экотонных зон на их границах, не подходящих для произрастания ряда других древесных видов. Эдификаторная роль дуба в исследованной пойме, как и в других ландшафтах данного бассейна, может осуществляться только при условии периодического антропогенного возникновения безлесных пространств, которые он перманентно заселяет.

5. Первичные сукцессии наземной растительности в пойме при отсутствии глубоких антропогенных нарушений приводят через 150-200 лет к появлению среднепоемных широколиственных лесов с преобладанием ясеня в древостое и без неустойчивых к поемности лесообразующих древесных видов, а еще через 200-300 лет (как минимум) – к возникновению краткопоемных широколиственных лесов, включающих полный зональный набор лесообразователей. Первичные сукцессии растительности в обводненных местообитаниях приводят к формированию черноольховых лесов с разнообразным, благодаря внутриценотической мозаичности, видовым составом древесных и кустарниковых ассектаторов. В результате вторичных сукцессий после глубоких антропогенных нарушений растительности в пойме восстанавливаются широколиственные и черноольховые леса с обедненным видовым составом древесной синузии.

6. Длительное поддержание заповедного режима в пойме р Нерусса приведет к повсеместному распространению лесов, в которых через 200-300 лет светолюбивые виды исчезнут из состава различных синузий или будут существовать в положении ассектаторов. Продолжение сложившейся бессистемной хозяйственной деятельности приведет к исчезновению из растительного покрова наиболее длительно живущих деревьев-эдификаторов. Альтернативой является разработка системы эпизодических локальных антропогенных воздействий, имитирующих различные естественные нарушения растительного покрова.

Список литературы

1. Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология и районирование сегментно-гривистой поймы реки Чулым //Биологические науки. – 1992. - № 5. – С.109-114.

2. Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология пойм. Развитие взглядов и современное состояние проблемы //Почвоведение. – 1994. – № 9. – С.22-27.

3. Агроклиматический справочник по Брянской области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1960. – 111 с.

4. Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова //Полевая геоботаника. – 1964. – Т.3. – С.300-450.

5. Алексеенко Л.Н. К методике использования гидрологических материалов для характеристики условий развития пойменной растительности //Вестн. ЛГУ. Геология. География. – 1973. – № 18. – С.111-122.

6. Алехин В.В. Растительность лугов р.Цны и нижнего течения р.Мокши. (Предварительный отчет ботанического исследования лугов Тамбовской губернии). – Тамбов, 1916. – 36 с.

7. Арсенов П.П., Свиридова И.К. Влияние почвенно-гидрологических условий на расселение и производительность древесно-кустарниковой растительности в пойме Дона //Науч. тр. Приморского СХИ. – 1968. – Т.5, вып.1. – С.101-127.

8. Барабаш Г.И., Трегубов В.В., Стародубцева Е.А. Состав и особенности распределения растительных сообществ долины р. Усмани в пределах Воронежского заповедника //Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. – Воронеж, 1987. – С.23-29.

9. Бельгард А.Л. Степное лесоразведение.–М.:Лесная промышленность, 1971.– 336 с.

10. Белькевич П.М. О влиянии затопления на состав, рост и возобновление пойменных лесов//Сб. науч. работ Донской НИЛОС ВНИИЛМ. – Ростов, 1960. – Вып.1. – С.23-46.

11. Беляева Т.В. История природопользования на территории Неруссо-Деснянского полесья //Сукцессионные процессы в заповедниках и проблемы сохранения биологического разнообразия. – СПб.: РБО, 1999. – С.152-160.

12. Беркович К.М. Современная трансформация продольного профиля верхней Оки //Геоморфология. – 1993. - № 3. – С.43-49.

13. Беркович К.М., Голосов В.Н., Панин А.В., Рулева С.Н., Чалов Р.С. Антропогенные изменения эрозионно-аккумулятивных процессов на реках России и сопредельных стран //География и природные ресурсы.–1999.–№ 2.–С.26-30.

14. Беркович К.М, Злотина Л.В., Турыкин Л.А. Современные вертикальные деформации русла р.Белой //Геоморфология. – 1999. – № 1. – С.33-45.

15. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия /Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В. и др. /Под ред. Смирновой О.В. – Брянск, 1999. – 176 с.

16. Бобровский Р.В. Растительный покров //Природа Вологодской области. – Вологда, 1957. – С.210-299.

17. Бойко А.В., Сидорович Е.А., Лознухо И.В. и др. Эколого-фитоценотические исследования черноольховых лесов Припятского заповедника //Припятский заповедник. Исследования. – Вып.1. – Минск, 1976. – С.76-100.

18. Бокк Э.Н. Ивняки поймы верхней Оби. Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Новосибирск, 1968. – 27 с.

19. Борсук О.А., Лихачева Е.А. Структура речной сети и формирование аллювия р.Протвы и р.Лопасни //Эрозионные и карстовые процессы на территории центра Русской равнины. – М.: МФГО, 1987. – С.36-45.

20. Бронзов А.Я. Типы лугов по р. Мологе //Гос. лугов. Ин-т им. В.Р. Вильямса. Труды. – 1927. – Вып.1.

21. Брянская область. Топографическая карта. Масштаб 1:200 000. – М.: 439 центр. эксперим. воен.-картограф. ф-ка им. В.В. Дунаева, 1996. – С.28-30.

22. Булавко А.Г. Влияние осушения болот на элементы водного баланса рек Белорусского Полесья. – М.: Гидрометеоиздат, 1961. – 150 с.

23. Былинская Л.Н. Русловые процессы и современные движения земной коры //Современные движения земной коры. – Тарту, 1973. - № 5. – С.484-490.

24. Бяллович Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению //Бот. журн. – 1957. – Т.42. – N 5. – С.734-740.

25. Великанова З.М. Грядовое движение наносов на модели речной излучины //Труды Гос. гидрол. ин-та. – 1969. – Вып.169. – С.87-97.

26. Веретенников А.В. Древесные растения на затопляемых почвах //Лесоведение. – 1989. - № 6. – С.64-72.

27. Видина А.А. О диагностических признаках ландшафта и его морфологических частей //Ландшафтный сборник. – М.: Изд. МГУ, 1970. – С.160-181.

28. Видина А.А. Типологическая классификация морологических частей ландшафтов на равнинах //Ландшафтный сборник.–М.:Изд. МГУ,1973.–С.50-109.

29. Вильямс В.Р. Общее земледелие. Ч. 2. Естественно-научные основы луговодства, или луговедение.– М.: Новая деревня, 1922. – 298 с.

30. Вильямс В.Р. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения (1927-1938). //Собр. соч. – М.: Сельхозгиз, 1951. – Т.6. – 576 с.

31. Воробьев Г.Т. Почвенный покров Брянской области, его структура и пути рационального использования (Дисс. канд. геогр. наук) /МГУ им. Ломоносова, Географический ф-т. – М., 1974. – 376 с.

32. Воскресенский С.С. Неоднократная смена врезания заполнением – основная особенность речных долин //История развития речных долин и проблемы мелиорации земель. Европейская часть СССР. – М.:Наука, 1975. – С.9-13.

33. Восточноевропейские широколиственные леса /Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов РАН. – М.: Наука, 1994. – 362 с.

34. Ганешин С.С. О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии //Юбилейный сборник, посвященный И.П.Бородину. – Л.: Изд. Рус. Ботанич. Общ-ва, 1927. – С.378-401.

35. Глазов И.П. Геология бассейна среднего течения реки Десны //Комплексная проблема Десны. – Тула, 1970. – С.128-137.

36. Гласко М.П., Фоломеев Б.А. Методика определения скоростей накопления пойменного аллювия по археолого-геоморфологическим данным (на примере Средней Оки) //Геоморфология. – 1981. – № 3. – С.26-36.

37. Голуб В.Б., Горяинова И.Н., Родман Л.С. Возможности использования растительности пойменных лугов для оценки последствий зарегулирования стока нижней Волги //Ландшафтная индикация природных процессов (Труды МОИП. Т. 55). – М.: Наука, 1976. – С.165-170.

38. Горяинова И.Н. Индикаторы поемных лугов высокого экологического уровня в лесной зоне Европейской части России //География и природные ресурсы. – 1993. – № 2. – С.179-182.

39. ГОСТ 19179-73. Гидрология суши. Термины и определения. – 1988. – 24 с.

40. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967.–359 с.

41. Григора И.М. Ольховые лесные болота Украинского Полесья и их типология //Лесоведение. – 1976. – № 5. – С.12-21.

42. Григоренко О.С., Трахман Ю.А., Бочарова Н.В. Опыт иследования микрорельефа почвенного покрова дубрав Присамарья //Биогеоценотические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Днепропетровск, 1981. – С.35-40.

43. Гроздов Б.В. Леса Брянской области. – Брянск, 1951. – 64 с.

44. Гуричева Н.П., Карамышева З.В., Рачковская Е.И. Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана //Геоботаническое картографирование – Л.: Наука , 1967. – С.57-67.

45. Давидюк Л.К. Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций представителей травяного покрова пойменных дубрав //Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона.–Горький,1987.– С.34-40.

46. Дарбутас А.А., Чалов Р.С. Вертикальные деформации русла Немана и влияние на них антропогенных факторов //Геоморфология.–1993.-№ 3. – С.49-58.

47. Денисов А.К. К генезису пойменных дубняков южной тайги //Докл. АН СССР. – 1948. – Т.61, № 2. – С.379-382.

48. Денисов А.К. Пойменные дубравы лесной зоны. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1954. – 84 с.

49. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники /Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. – М., 1989. – 104 с.

50. Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – 206 с.

51. Дмитриев А.М. Луга Холмогорского района. Спб.: Изд. Собрания сельских хозяев, 1904. – 96 с.

52. Джуха И.Г., Чалов Р.С. Морфология и динамика русла р.Юг как пример руслоформирующей деятельности малой реки //Геоморфология. – 1985. – № 1. – С.83-90.

53. Добровольский Г.В. Почвы речных пойм Центра Русской равнины. М.: Изд. МГУ, 1968. – 296 с.

54. Дутина О.П. Микроассоциации пойменных лесов южной тайги //Флора и растительность южной тайги. – Тверь, 1991. – С.20-21.

55. Дылис В.Н. Структура лесного биогеоценоза (доклад на XXI Комаровском чтении). – М.: Наука, 1969. – 54 с.

56. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. – Л.: Наука, 1984. – 176 с.

57. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету //Биол. науки. – 1991. – № 8. – С.20-29.

58. Евстигнеев О.И., Браславская Т.Ю. Эрозионно-аккумулятивная деятельность средней реки и циклические сукцессии пойменной растительности //Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия /Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В. и др. – Брянск, 1999. – С.71-96.

59. Евстигнеев О.И., Почитаева М.В., Желонкин С.Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т.98, вып.5. – С.80-87.

60. Евстигнеев О.И., Сарычева Е.П. Роль микросайтов в подержании флористического разнообразия черноольшаников //Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия /Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В. и др. – Брянск, 1999. – С.71-96.

61. Егорова Г.Н. Морфолитосистемы и ландшафтная структура: на примере бассейна р.Омолон. – Владивосток, 1983. – 164 с.

62. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. – М.:Изд. ВАСХНИЛ, 1936. – 100 с.

63. Еленевский Р.А., Еленевская Е.В. Тетеревская пойма на фоне Днепровско-Припятьского пойменного ландшафта //Гос. луговой ин-т им. В.Р. Вильямса и Полесская обл. опытная станция им. Засухина. Труды. Отд. полеводства. – 1927. – Вып. 14/28.

64. Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах //Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С.110-126.

65. Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области //Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С.110-126.

66. Железнов Г.Ф. Естественное возобновление дуба и система рубок в дубово-вязовых лесах в зависимости от экологических отношений //Лаб. эволюционной экологии растений Московского бот. сада АН СССР. Труды. – 1940. – Т.1. – С.32-58.

67. Жудова П.П. Растительность поймы р.Клязьмы //Пойменные почвы Русской равнины. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – С.99-132.

68. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса //Биол. науки. – 1967. – № 7. – С.67-72.

69. Жукова Л.А. Влияние географических и антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 6. – С.87-100.

70. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых трав.–Йошкар-Ола,1995.–223.

71. Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере Alyssum lenense Adams) //Бот. журн. – 1976. – Т. 61, № 2. – С.187-196.

72. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. – Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. – 51 с.

73. Зворыкина К.В. Влияние подлеска на возобновление ясеня в перестойной дубраве //Сообщ. ин-та леса. – М., 1954. – Вып. 3. – С.10-20.

74. Игошина К.Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой //Тр. биол. НИИ и биол. станции при Пермском гос. ун-те. – 1927. – Т.1, вып.1. – С.1-115.

75. Ипатов В.С.,Кирикова Л.А. Фитоценология.–Спб.:Изд. СпбГУ,1999.–315 с.

76. Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. – М.: Высшая школа, 1965. – 327 с.

77. Кавунец Д.Н. Гидростатическое нивелирование на строительной площадке. - М.: Геодезиздат, 1961. – 118 с.

78. Камалова Е.В. Размывы берегов и горизонтальные деформации русел малых и средних рек бассейнов Волги и верхнего Дона //Малые реки Русской равнины, их использование и охрана. – М.: Мысль, 1988.

79. Классификация и диагностика почв СССР /Егоров В.В., Фридланд В.М., Иванова Е.И., Розов Н.Н. и др. – М.: Колос, 1977. – 222с.

80. Кокорева М. И. Морфология поймы р.Клязьмы //Природа и природные процессы на территории Подмосковья /Моск. обл. пед. ин-т им. Н.К. Крупской. – Москва, 1976. – С.36-50.

81. Крашенинников И.М. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии (опыт анализа ландшафта методами ботанико-географического исследования) //Изв. Географич. ин-та. – 1922. – Вып.3. – С.44-61.

82. Кулагин Ю.З. О влиянии подтопления на некоторые виды деревьев и кустарников //Казанский гос. ун-т. Ученые записки. – Т. 118, кн. 5. – С.119-182.

83. Кульгин А.А., Ревяко И.В. Экологические и мелиоративные свойства древесных и кустарниковых пород. – Новочеркасск, 1985. – 108 с.

84. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976.–284 с.

85. Куркин К.А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Обоснование ландшафтно-экологической классификации (по частям поймы) //Бот журн. – 1987. – Т.72, № 12. – С.1605-1617.

86. Куркин К.А., Горягин А.А., Дергунов А.И., Герус И.В. Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности //Бот. журн. – 1986. – Т.71, № 8. – С.1023-1034.

87. Кухальская Н.П. Лесная и луговая растительность поймы р.Мокши в пределах Мордовской АССР //Уч. зап. Мордовского гос. ун-та. – 1964. – Серия ботаники. – № 39. – С.14-25.

88. Ландшафты Белоруссии. – Минск, 1989. – 239 с.

89. Ландшафты Московской области и их современное состояние. – Смоленск, 1997. – 296 с.

90. Ламакин В.В. Динамические фазы речных долин и аллювиальных отложений //Землеведение /Моск. Общ-во испытателей природы. – Т.2(42). – 1948. – С.154-168.

91. Лесовская Л.В. Влияние леса на перемещение русла р.Десны и значение этого влияния для лесокультурных работ в пойме //Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев, 1970. – Вып.20. – С.120-125.

92. Лесовская Л.В. Влияние леса на аккумуляцию наносов в прирусловой пойме //Лесоведение. – 1983. – № 5. – С.23-32.

93. Летопись природы заповедника «Брянский лес». – 1990-1999.

94. Липатова В.В. Растительность пойм //Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – С.346-372.

95. Лобанова М.В. Отношение некоторых древесных пород к затоплению //Уч. зап. Казанского ун-та. – 1955. – Т.118, кн.5. – С.95-110.

96. Лю Шутуан, Чалов Р.С. Направленные вертикальные деформации русел крупных рек России и Китая //Вестник МГУ. Сер. География. – 1998. - № 5. – С.37-42.

97. Любушкина С.Г., Пашканг К.В., Родзевич Н.Н. Типология пойм рек Калужской области на ландшафтно-географической основе //Ландшафтный сборник. – М.: Изд. МГУ, 1973. – С.138-158.

98. Львович М.И. Реки СССР. – М.: Мысль, 1971. – 351 с.

99. Лютцау С.В. Флювиальные формы рельефа Мещеры как показатель изменений гидрологического режима и водности рек //Вестник МГУ. Серия география. – 1968. – № 3. –С.93-98.

100. Лютцау С.В. Флювиальные процессы и морфолитогенез //Динамическая геоморфология. – М.: Изд. МГУ, 1992. – С.137-164.

101. Маккавеев Н.И. Русло реки и эрозия в ее бассейне. – М., 1955. – 346 с.

102. Маккавеев Н.И. Русловые процессы и их отражение в рельефе //Современные экзогенные процессы рельефообразования. – М.: Наука, 1970. – С.96-102.

103. Маккавеев Н.И., Чалов Р.С. Некоторые особенности дна долин больших рек, связанные с периодическими изменениями нормы стока //Ритмы и цикличность в природе (Вопросы географии. Сб. 79). – М.: Мысль, 1970. – С.156-167.

104. Мамай И.И. О влиянии закономерностей морфологического строения ландшафтов на методику полевых ландшафтных исследований //Ландшафтный сборник. – М.: Изд. МГУ, 1973. – С.110-116.

105. Марков М.В., Фирсова М.И. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР //Уч. зап. Казанского гос. ун-та. – 1955. – Т.115, кн.5. – С.5-94.

106. Матвеев Н.П. Продольные профили рек бассейна Дубны //Проблемы эрозионных, русловых и устьевых процессов. – Ижевск, 1992. – С.61-62.

107. Матвеева А.А. Типы леса поймы р.Хопра в пределах Теллермановского лесного массива //Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. - М.: Изд. АН СССР,1963. – С.99-124.

108. Миллер Н.С. Геоморфологическое строение Брянской области //Ученые записки /Новозыбковский гос. пед. ин-т. – 1971а. – Сер. биол. – Т.9. – С.3-53.

109. Миллер Н.С. Краткий геоботанический очерк Брянской области //Ученые записки /Новозыбковский гос. пед. ин-т. – 1971б. – Сер. биол. – Т.9. – С.53-80.

110. Миркин Б.М. Сукцессии растительности речных пойм //Бот журн. – 1970. – Т.55, № 10. – С.1405-1418.

111. Миркин Б.М. О территориальных подразделениях растительности речных пойм Башкирии и их картографировании //Геоботаническое картографирование. – Л.: Наука, 1971. – С.51-61.

112. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм /АН СССР, Башкирский филиал. – М.: Наука, 1974. – 172 с.

113. Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке. Итоги науки и техники. Ботаника.– М.: ВИНИТИ, 1989. – Т. …. – … с.

114. Миркин Б.М., Ишбулатова Н.Г. Некоторые идеи зарубежного поймоведения //Бот. журн. – 1967. – Т.52, № 4. – С.547-557.

115. Миркин Б.М., Кашапов Р.Ш., Попова Т.И. Использование деревьев-хроноиндикаторов для статистического анализа скорости почвообразовательного процесса в пойме //Почвоведение. – 1970. – № 1. – С.121-127.

116. Миркин Б.М., Попова Т.В., Кашапов Р.Ш. Метод градиентного анализа сукцессий растительности речных пойм //Материалы по динамике растительного покрова. – Владимир, 1968. – С.101-102.

117. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989а. – 221 с.

118. Миркин Б.М., Соломещ А.И., Ишбирдин А.Р., Алимбекова Л.М. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР /Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. – Москва, 1989б. – 46 с.

119. Миркин Б.М., Шведчиков Г.В. О формировании почв в пойме р.Белой //Вестник ЛГУ. Сер. биол. (сер. 3). – 1964. – Вып.1. – С.137-144.

120. Мозговая О.А., Кулагина Н.А. Структура травяного яруса в пойменных и ременных дубравах степного Заволжья //Вопр. лес. Биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. – Куйбышев, 1988. – С.54-61.

121. Морозова О.В. Леса заповедника "Брянский лес" и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика) /Гос. природный заповедник "Брянский лес". – Брянск, 1999. – 97 с.

122. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Приложение: характерные уровни воды (погодичные данные) /Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природной среды.–1988.–Т.1.–Ч.1.–Вып.2. – 51 с.

123. Моисеев Б.Н., Рубцов М.В. Леса в пойме р.Вычегды, их размещение и динамика //Лесоведение. – 1980. – № 1. – С.12-19.

124. Наливкин Д.В. Учение о фациях. М. – Л.: Изд. АН СССР, 1955. – Т.1.

125. Науменко Е.И. Особенности роста, продуктивности и состояния пойменных дубрав среднего Дона и его притоков //Воронежский лесохозяйств. ин-т. Научные записки – 1952. – Т.13. – С.23-92.

126. Невидомов А.М. Эколого-фитоценотические закономерности распределения ассоциаций тополевых лесов пойм юго-востока Европейской России //Бот. журн. – 1994. – Т.79, № 12. – С.47-57.

127. Невидомов А.М. Состояние пойменных дубрав Волжского массива /Лесоведение. – 1996. – № 6. – С.3-15.

128. Нескрябина Е.С. Схема размещения растительного покрова в связи со структурой тополево-ветляниково-дубравного пойменного ландшафта Хоперского заповедника //Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов (мат-лы науч. конфер., посв. 60-летию Хоперского заповедника). – Воронеж, 1995. - С.36-39.

129. Нечаев А.П. Решающий экологический фактор онтогенетического развития древесных растений в поймах рек Дальнего Востока //Бот. журн. – 1956. – Т.41, № 7.

130. Нуждин Б.В. Террасы верхней Волги. Автореф. дисс. канд. геогр. наук. –Л., 1970. – 27 с.

131. Обедиентова Г.В. Условия развития речных долин платформенных областей и формирование террас //Вестн. МГУ. Серия 5. География. – 1985. – № 6. – С.68-74.

132. Обозов Н.А., Горохова А.К. Малые реки бассейна //Здравствуй, Десна! – Брянск, 1979. – С.124-134.

133. Овчинников П.Н. Очерк растительности поймы р.Волхова от д.Завижье до с.Пчевжи //Материалы по исследованию р.Волхова и его бассейна. – Л., 1926. – Вып.9. – С.305-555.

134. Ореховский А.Р. Влияние прируслового леса на размыв берегов р.Десны //Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев, 1972. – Вып.29. – С.96-102.

135. Осипов К.И. Влияние засушливых и влажных лет на пойменную растительность р. Селенги //Растительные ресурсы Забайкалья и их использование. – Улан-Удэ, 1987. – С.90-100.

136. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России /Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. - М.: Научный мир, 2000. – 196 с.

137. Панин А.В., Косматенко О.И. Речные поймы как источник палеогидрологической информации (на примере рек Русской равнины). Деп. ВИНИТИ № 1099 от 05.04.96.

138. Панин А.В., Каревская И.А., Ананьева Э.Г. Особенности пойменного морфолитогенеза в среднем течении р.Протвы //Гидрология и геоморфология речных систем. – Иркутск, 1997. – С.78-80.

139. Панин А.В., Каревская И.А., Маркелов М.В. Эволюция долины ручья Язвицы (бассейн Средней Протвы) во 2-й половине голоцена //Вестник МГУ. Серия 5. География. – 1999. – № 2. – С.63-72.

140. Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). – Новосибирск, 1979. – 135 с.

141. План лесонасаждений заповедника «Брянский лес». Масштаб 1:25 000. Брянское лесоустроительное предприятие. – Брянск, 1987.

142. Позднеева М.И. Ландшафтная характеристика поймы р.Оки в Касимовском районе Рязанской области и особенности ее хозяйственного использования //Ландшафтоведение. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – С.57-66.

143. Полуяхтов К.К., Давидюк Л.К. Пойменные дубравы Затонского лесничества Борского лесхоза Горьковской области //Уч. зап. Горьковского ун-та. – 1973. – Вып.162, серия биол. – С.49-55.

144. Полынов Б.Б. Учение о ландшафтах. Избранные труды. – М.: Изд. АН СССР, 1956.

145. Попов И.В. Типы речных пойм и их связи с типами руслового процесса //Труды гос. гидрологического ин-та. – 1968. – Вып.155. – С.39-55.

146. Попова Т.В. Статистический анализ сукцессии пойменных лесов р. Большой Инзер //Уч. зап. Башкирского ун-та. – 1971. – Вып.52. – С.143-149.

147. Попова Т.В. Сукцессии пойменных лесов на островах р. Белой //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1973. – Т.58, вып.3. – С.119-126.

148. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР) /Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И. и др. – Пущино, 1990. – 91 с.

149. Программа и методика биогеоценологических исследований /под ред. акад. В.Н. Сукачева и д.б.н. Н.В. Дылиса. – М.: Наука, 1966. – 332 с.

150. Пугачев П.Г. Дубняк ландышевый и его место в дубовых лесах поймы среднего течения р. Урал //Мат-лы по флоре и растительности Сев. Прикаспия Зап.-Казах. филиал ВГО. – Л., 1964. Вып. 2, ч.1. – С.112-122.

151. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах //Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. – Сер.3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С.7-204.

152. Работнов Т.А. Некоторые особенности пойменных луговых биоценозов /Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тезисы докладов I Всесоюзной конференции. Уфа, февраль 1972 г. - Уфа, 1972. – С.111-117.

153. Работнов Т.А. Луговедение. – М. : Изд. МГУ, 1984. – 319 с.

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

155. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Огиз, Сельхозгиз, 1938. – 620 с.

156. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.– М.:Сельхозгиз, 1956.– 472 с.

157. Реки и озера Советского Союза. –Л.: Гидрометеоиздат, 1971. – 103 с.

158. Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Формирование придаточных корней ив в аллювиальных отложениях Вычегды //Лесоведение. – 1982. – № 2. – С.37-43.

159. Рубцов М.В., Салмина Ю.Н. Использование погребенных зарослей ивы для определения хронологии пойменных отложений //Лесоведение. – 1983. – № 5. – С.69-70.

160. Рыжова Н.А. Горизонтальная структура нижних ярусов лесных фитоценозов в среднем течении р. Вычегды //Биологические проблемы Севера (IX симпозиум. Пленарные доклады (тезисы). – Сыктывкар, 1981. – Ч.1. – С.43.

161. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Опыт популяционного анализа лесных сообществ //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71, вып. 1. – С. 84-94.

162. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Дуб обыкновенный //Биологическая флора Московской обл. – 1990. – Вып.8. – С.102-130.

163. Рябова П.И. О лесных насаждениях Среднего Дона и особенностях их гравяного покрова //Тр. Ростовского отд. ВБО. – 1960. – Вып.1. – С.113-122.

164. Рязанов П.Н. Пойменные геокомплексы р. Протвы и перспективы их использования (опыт изучения малой реки центра Русской равнины). Автореф. дисс. канд. геогр. наук /МГУ им. М.В.Ломоносова, Географический факультет. – М., 1980. – 20 с.

165. Сагитов С.И. Понятие «цикл развития» И.М. Крашенинникова на примере растительности долин рек аридной полосы //Материалы по динамике растительного покрова. – Владимир, 1968. – С.109-112.

166. Салазанов В.В. Весенний сток рек бассейна Верхнего Днепра. – Л.: Гидрометеоиздат, 1964. – 146 с.

167. Самбук Ф.В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры //Тр. Ботанич. музея АН СССР. – 1930. – Вып.22. – С.49-145.

168. Сарычева Е.П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья //Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 10. – С.65-72.

169. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

170. Сидорович Е.А. Типы и ассоциации пойменных лесов р.Днепра в пределах БССР и биологические основы повышения их защитно-водоохранных свойств. Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Минск, 1965. – 27 с.

171. Сидорчук Ю.А., Борисова О.К., Ковалюк Н.Н., Панин А.В., Чернов А.В. Палеогидрология нижней Вычегды в позднеледниковье и в голоцене //Вестник МГУ. Серия 5. География. – 1999. – № 5. – С.35-41.

172. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 206 с.

173. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов //Успехи соврем. биол.–1998. – Т.118, вып.2. – С.148-165.

174. Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) //Бот. журн. – 1991. – Т.76, № 6. – С.860-871.

175. Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценотических потенций некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР //Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 3. – С.350-362.

176. Солоневич И.А. Пойменные прирусловые дубравы Припятского заповедника //Припятский заповедник. Исследования. – Вып.1. – Минск, 1976. – С.55-75.

177. Строение и история развития долины р.Протвы /Под ред. Г.И.Рычагова и С.И.Антонова. – М.: Изд. МГУ, 1996. – 129 с.

178. Стулов С.А. Растительность Клязьминского заповедника //Клязьминский гос. заповедник. Труды. – М., 1940. – Вып.1. – С.3-76.

179. Сукачев В.Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз //Вопросы географии. Сб. 16. – 1949. – С.45-60.

180. Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. – М.: Изд. АН СССР, 1964. – 568 с.

181. Сурков В.В. Эволюция поймы верхней Оби в условиях сокращения продолжительности ее затопления //География и природные ресурсы. – 1998. - № 2. – С.102-109.

182. Тимофеев В.Е. К вопросу об изменчивости территориальных единиц растительности речных долин бассейна Средней Волги //Уч. зап. Куйбышевского пед. ин-та. – 1971. – Вып. 85. – С.3-30.

183. Титов Ю.В., Нескрябина Е.С. Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме р.Хопер //Бот. журн. – 1982. – Т.67, № 10. – С.1385-1390.

184. Титов Ю.В., Печенюк Е.В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопер/АН СССР, Ботанический ин-т им. В.В.Комарова.– Л.,1990.–139 с.

185. Тюлин В.В., Тимофеева А.А. Аллювиальные дерновые оподзоленные почвы поймы р.Чепцы //Почва, сорт, агротехника (Сб. науч. трудов) /Кировский сель.-хоз. ин-т. – Киров, 1994. – С.17-23.

186. Усов Н.М., Хитрово В.Н. Реки //Природа Орловского края. – Орел, 1925. – С.206-208.

187. Федотов Ю.П. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья (флора и растительность) /Гос. заповедник «Брянский лес». – Брянск, 1999. – 106 с.

188. Федотов Ю.П., Евстигнеев О.И. Сосудистые растения заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья. – Брянск, 1997. – 78 с.

189. Фурсаев А.Д., Хвалина Н.Я. Характер растительности долины р.Урала от Уральска до Каспия //Уч. зап. Саратовского ун-та.–1946.–Т.16,вып.1.– С.123-145.

190. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

191. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 134 с.

192. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 182 с.

193. Чалов Р.С. Географические исследования русловых процессов. – М.: Изд. МГУ, 1979. – 231 с.

194. Чалов Р.С. Историческое и палеорусловедение: примеры, методы исследований и роль в изучении рельефа //Геоморфология. – 1996. – № 4. – С.13-18.

195. Чалов Р.С., Чернов А.В. Морфология и динамика русел малых рек России и их антропогенные изменения //Малые реки России. – М.: ИГРАН, МЦГО, 1994.

196. Чемерис М.П. Оценка масштабов антропогенных преобразований водосборов и русел малых рек Украинского Полесья //Проблемы эрозионных, русловых и устьевых процессов. – Ижевск, 1992. – С.99-101.

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

198. Чернов А.В. Геоморфология пойм равнинных рек. –М.: Изд. МГУ, 1983.– 197 с.

199. Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит //Тр. гос. ин-та геологич. наук. – 1951. – Вып.135. – 276 с.

200. Шаталов В.Г. Эрозионно-аккумулятивные процессы на поймах равнинных рек (на примере бассейна Дона) //Геоморфология. –1997. – № 1. – С.87-91.

201. Шенников А.П. О возникновении и смене растительных формаций на речных аллювиях //Тр. Петроградского общ-ва естествоиспытателей. – 1914. – Т.44-45. – Отд. ботаники. – С.140-158.

202. Шенников А.П. Луговедение. – Л.: Изд. ЛГУ, 1941. – 511 с.

203. Шепелев А.И. О методологии и методике исследования аллювиальных почв //Сибирский экологич. журн. – 1995. – Т.2, № 4. – С.338-343.

204. Шепелева Л.Ф., Шепелев А.И., Шемякина Т.В. Выявление ландшафтной гомогенности пойменных массивов методом фитоиндикации. – Томский гос. ун-т. - Деп. ВИНИТИ № 1549-В87 от 03.03.1987. – 25 с.

205. Шеремет Б.В., Афанасьева Т.В. Новые принципы классификации аллювиальных почв //Почвоведение. – 1991. - № 12. – С.1-12.

206. Шерстобитова Л.В. Ритмы и их проявление в эволюции пойменных ландшафтов //Экология пойм сибирских рек и Арктики. Тр. 1-го межрегионального совещ. Новосибирск, 1999. – С.22-27.

207. Шикломанов А.И. Антропогенные изменения водности рек. – М.: Гидрометеоиздат, 1979. – 346 с.

208. Шилов М.П. О связи растительного покрова с развитием сегментов речных пойм //Бот. журн. – 1969. – Т.54, № 2. – С.№23-238.

209. Шилов М.П. Растительные сообщества и их комплексы в пойме р.Клязьмы Владимирской области //Уч. зап. Владимирского пед. ин-та. Серия бот. – 1971. – Вып.2. – С.67-131.

210. Шилов М.П., Клопова А.А. О структуре лесо-луговых комплексов в пойме реки Клязьмы //Науч. доклады высшей школы. Биологические науки. – 1970. – № 10. – С.49-55.

211. Шингарева-Попова Н.С. Пойменные осокоревые и ветловые леса. – Л.: Гослестехиздат, 1935. – 72.с.

212. Шраг В.И. Пойменные почвы и их сельскохозяйственное использование. – М.: Изд. АН СССР, 1954.

213. Шульга В.Д., Семенихина Е.Л. Некоторые особенности агротехники создания лесных культур в зарегулированных поймах юго-востока ЕТС //Бюлл. ВНИИ гролесомелиорации. – 1983. – Вып. 1(40). – С.9-14.

214. Юркевич И.Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Изд. 2-е. – Минск: Изд. АН БССР, 1960. – 271 с.

215. Юркевич И.Д., Адерихо В.С. Типы и ассоциации ясеневых лесов (по исследованиям в БССР). – Минск: Наука и техника, 1973. – 255 с.

216. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. – Пермь, 1991. – 81 с.

217. Яковлев Ф.С. Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Волги //Науч. зап. Воронежского лесохоз. ин-та. – 1946. – Вып.9. – С.40-56.

218. Agnew A.D.Q., Wilson J.B., Sykes M.T. A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand //Journ. of Veget. Sci. – 1993. – V.4, № 2. – P.273-278.

219. Barrat-Segretain M.H., Amoros C. Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: importance of the border effects //Journ. of Veget. Sci. – 1996. – V.7, № 5. – P.769-776.

220. Bendix J. Stream power influence on southern Californian riparian vegetation /Journ. of Veget. Sci. – 1999. – V.10, № 2. – P.243-252.

221. Bornette G., Amoros C. Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain // Journ. of Veget. Sci. – 1991. – V.2, № 4. – P.497-512.

222. Bornette G., Amoros C., Chessel D. Effects of allogenic processes on successional rates in former river channels //Journ. of Veget. Sci. – 1994. – V.5, № 2. – P.237-246.

223. Bornette G., Amoros C. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands //Journ. of Veget. Sci. – 1996. – V.7, № 5. – P.615-622.

224. Buell V.C., Wistendahl W.A. Flood plain forests of the Raritan river //Bull. of Torrey Bot. Club. – 1955. – V.82, № 6. – P. ...

225. Carbiener R., Shnitzler A. Evolution of major pattern models and processes of alluvial forest of the Rhine in the rift valley (France/Germany) //Vegetatio. – 1990. – V.88, № 2. – P.115-129.

226. Carter M. F., Grace J.B. Relationships between flooding tolerance, life history and short-term competitive performance in three species of Polygonum //Amer. Journ. of Bot. – 1990. – V.77, № 3. – P.381-387.

227. Cellot B., Moulliot F., Henry C.P. Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland //Journ. of Veget. Sci.–1998.–V.9, № 5.– P.631-640.

228. Duncan R.P. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland ›odocarp forest, south Westland, New Zealand //Journ. of Ecol. – 1993. – V.81, № 3. – ².403-416.

229. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa //Scripta Geobotanica. – 1995. – V.18. – P.1-116.

230. Fonda R.W. Forest succession in relation to river terraces development in Olym-›ic National Park, Washington //Ecology. – 1974. – V.55, № 4. – P.927-942.

231. Frye II R.J., Quinn A.J. Forest development in relation to topography and soils ›n a floodplain of the Raritan River, New Jersey //Bull. of Torrey Bot. Club.- 1979. – /.106, № 4. – P.334-345.

232. Grime J.P. Plant strategies and Vegetation Processes. – New York: John Whiley&Sons, 1979. – 222 p.

233. Hosner J.F., Boyce S.G. Tolerance to water saturation of various bottomland ıardwoods //For. Sci. – 1962. – V.8, № 2. – P.180-187.

234. Hosner J.F., Minckler L.S. Bottomland Hardwood forests of southern Illinois – egeneration and succession //Ecology. – 1963. – V.44, № 1. – P.29-40.

235. Hupp C. R. Upstream variation in bottomland vegetation patterns, north-western /irginia //Bull. of Torrey Bot. Club. – 1986. – V.113, № 4. – P.421-430.

236. Johnson W.C., Burgess R.L., Keammerer W.R. Forest overstory vegetation and nvironment on the Missouri River floodplain in North Dacota //Ecol. Monogr. – 1976. – /.46, № 1. – P.59-84.

237. Jones R.H., Sharitz R.R., Dixon P.M., Segal D.S., Schneider R.L. Woody plant egeneration in four floodplain forests //Ecol. Monogr.–1994.–V.64, № 3. – P.345-367.

238. Lindsey A.A., Petty R.O., Sterling D.K., Van Asdall W. Vegetation and envi-›nment along the Wabash and Tippecanoe River //Ecol. Monogr. – 1961. – V.31, № . – P.105-156.

239. Loucks W.L. Flood-tolerant trees//Journ. of Forest.–1987.–V.85,№ 3.–P.36-40.

240. McCune B., Mefford M.J. Multivariate Analysis of Ecological Data. Vers.3.11. JSA, Oregon, Gleneden Beach: MJM Software, 1997.

241. Robertson P.A., Weaver G.T., Cavanaugh J.A. Vegetation and tree species atterns near the northern terminus of the southern floodplain forests //Ecol. Monogr. – 978. – V.48, № 3. – P.249-267.

242. Schnitzler A. Successional status of trees in gallery forest along the river Rhine 'Journ. of Veget. Sci. – 1995. – V.6, № 4. – P.479-486.

243. Schnitzler A., Carbiener R., Sanchez-Perez J.-M. Variation in vernal species omposition in alluvial forests of the Rhine valley, eastern France //Journ. of Veget. Sci. · 1991. – V.2, № 4. – P.485-490.

244. Shull C.A. Formation of a new island in the Missisipi River //Ecology. – 1932. – /.3, № 1. – P.202-206.

245. Sman A.J.M.v.d., Joosten N.N., Blom C.V.P.M. Flooding regimes and life-istory characteristics of short-lived species in river forelands //Journ. of Ecol. – 1993.– /.81, № 1. P.121-130.

246. Springel I. Riverian vegetation in the Nile Valley in Upper Egypt //Journ. of /eget. Sci. – 1990. – V.1, № 5. – P.595-598.

247. Streng D.R., Glitzenstein J.S., Harcombe P.A. Woody seedling dynamics in an ast Texas floodplain forest //Ecological Monographs.–1989.–V.59, № 2. – P.177-204.

248. Walker L.R., Zasada J.C., Chapin III S.F. The role of life history processes in rimary succession on an Alaskan floodplain //Ecology. – 1986. – V.67, № 5. – P.1243-253.

249. Watt A.S. Pattern and process in the plant community //Journ. of Ecol. – 1947. – //35, № 1. – P.1-22.

250. Wolman M.G., Leopold L.B. River floodplains: some observation on their for-ıation //US Geol. Surv. Prof. Paper. – 1957. – 282-C. – P.87-107.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Описания почвенных разрезов и прикопок.

Почвенный разрез № 1 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 6 сентября 1999 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: переработанная пойма, намываемый берег, молодой
тровидный массив, верх длительно-поемной гривы, высотные отметки 130-140 см.

Глубина 95 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: старый ивняк типа P5a (acc. Salicetum triandro-viminalis).

Название почвы: аллювиальная дерновая кислая слоистая маломощная на песках.

O: 0-1 см (1) Лиственный опад и сучья; переход резкий, граница ровная.

Ad: 1-10(13) см (9(12)) Средний суглинок, темно-серый, сухой, рыхлый, густо пронизанный тонкими корнями и корневищами (диам. до 7-8 мм); переход резкий, по карманами.

C: 10(13)-95 см ((82)85) Мелкий песок, желтовато-светло-серый, свежий, спрессованный, плотный, с частыми прослойками и мелкими округлыми пятнами темно-серого тяжелого суглинка (мощность прослоек от 2 до 15 мм, суглинок не липкий). Корней мало, песок корнями не структурирован. На глубине 32 см и на глубине 43 см почти по линии стен-ки разреза тянутся прослойки суглинка мощностью >10 мм. На глубине 61 см через всю стенку разреза тянется сплошная темно-серая прослойка суглинка мощностью 2 см, выше – слой темно-серого песка мощностью 4-5 см, под ним еще одна прослойка суглинка мощностью 1 см. Глубже 77 см на некоторых участках стенки четко выражено чередование прослоек суглинка мощностью около 10 мм и прослоек песка такой же мощности.

Почвенный разрез № 2 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 7 сентября 1999 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: переработанная пойма, молодой островной массив,
кратко-средне-поемной гривы, высотные отметки – 250-260 см.

Глубина 128 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: средневозрастный ясеневый лес типа P6 (acc. Ficario-Ulmetum).

Название почвы: аллювиальная дерновая кислая маломощная на супесях и песках.

O: 0-1 см (1) Лиственный опад и сучья; переход резкий, граница ровная.

Ad: 1-5 см (4) Средний суглинок, коричнево-серый, свежий, рыхлый, густо пронизанный мелкими корнями, структурированный в непрочные бусовидные агрегаты; переход ясный, граница волнистая.

A: 5-14(16) см 9(11) Средний суглинок, коричнево-серый, свежий, б. м. плотный; корней мало (ок.4 шт. на 1 кв.дм); есть включения бежево-серого песка (пятна 3-15 мм) начиная с глубины 9 см; переход резкий, граница карманами.

1: 14(16)-67(85) см (51)53 Супесь, бежево-серая, свежая, рыхлая, корней мало; есть включения корневой трухи, есть ед. включения вышележащего суглинка диам. до 3-4 см), есть включения светло-серого песка; переход постепенный, граница нами.

2: 67(85)-128 см (43)61 Песок мелкий, светло-серый с бежевым оттенком, б.м. рыхлый, почти без корней (0-2 шт. на 1 кв.дм); есть включения корневой есть пятна рыжего песка (б.м. округлые, диам. 15-30 мм) на глубине 119 см.

Почвенный разрез № 3 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва ского ЛК); 20 сентября 1993 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: переработанная пойма, старый островной массив, редко-заливаемой гривы, высотные отметки – 360-370 см.

Глубина 120 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: старовозрастный дубово-ясеневый лес типа P8 (acc. Tilio-Carpinetum).

Название почвы: аллювиальная дерновая лесная кислая среднемощная на супесях и к.

O: 0-1 см 1 Полуразложившийся лиственный опад; переход резкий, граница ровная.

Ad: 1-6(9) см 5(8) Супесь, серая, свежая, рыхлая, комковато-мелкозернистая с нечетко выраженной бусовидной структурой, много тонких корней (диам. 2-3 переход ясный, граница волнистая.

A: 6(9)-24(31) см 15(25) Легкий суглинок, коричнево-серый, свежий, комковато-крупно-мелкозернистый, рыхлый, но плотнее предыд. горизонта; пористый мало), мало тонких корней (диам. 1-5 мм), есть включения рыжевато- и желтовато-серого (округлые пятна), есть зерна кварца, есть ходы дождевых червей; переход заметный, ца карманно-языковатая.

AC: 24(31)-100 см (69)76 Супесь, коричнево-серая с рыжевато-серыми пятнами по ходам корней, свежая, комковато-крупно-мелкозернистая, плотнее предыд. онта; слабо пронизанная очень тонкими и толстыми корнями (диам. 0,5-30 мм); есть чения серого песка по ходам корней, есть зерна кварца; переход ясный, граница истая.

C: 100-120 см 20 Песок, серовато-белый с коричнево-рыжими пятнами, свежий, крупно-мелкозернистый, рыхлый; корней нет.

Почвенный разрез № 4 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 13 августа 1998 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: островной массив в унаследованной пойме, верх
-заливаемой гривы, высотные отметки – 340-360 см.

Глубина 100 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: старовозрастный дубово-ясеневый лес типа U4a (acc. Tilio-Carpinetum).

Название почвы: аллювиальная дерновая лесная кислая среднемощная на супесях и
к

О: 0-2 см — Лиственный опад, переход резкий, граница ровная.
2

Ad: 2-12(17) см — Легкий суглинок, темно-коричневый, свежий, крупнозернистый,
10(15), рыхлый;очень густо пронизан мелкими корнями, слабо структурирован
непрочные бусовидные структуры, также есть толстые горизонтальные корни деревьев
. 1,5-2 см); есть незначит. примесь зерен кварца; переход заметный, граница карманная
одам корней).

A: 12(17)-27(32) см — Легкий суглинок, рыжевато-коричневый, свежий, крупнозер-
(10)15 нистый,рыхлый, но более слитный, чем предыд.; не густо пронизан
ми корнями (диам. 2-5 мм), есть незначит. примесь зерен кварца, есть мелкие поры в ниж.
горизонта (мало), есть ржавые пропитки на стенках ходов корней; переход ясный,
ца волнистая.

B: 27(32)-37(42) см — Средний суглинок, коричнево-серый с рыжими прокрасками,
(5)10 свежий,плотный, слитный; корней очень мало (диам. 3-15 мм),
мелкие поры (мало); переход заметный, граница волнистая.

BC: 37(42)-57 см — Супесь, рыжевато-светло-серая с ед. мелкими рыжими пятнами,
(15)20 свежая, плотная; корней мало (d=2-10 мм), есть темно-
невые глинистые включения (плотные, липкие) по ходам корней, переход постепенный,
ца волнистая.

C: 57-100 см — Песок, бело-серый с большим колич. рыжих пятен (на глубине
45 65-80 см они сливаются и создают фоновую окраску), мелкий,
свежий, плотный; есть включения глины на глуб. 80-100 см (темно-серые округлые пятна
. 2-3 см).

Почвенный разрез № 5 (Неруссо-Севный заказник, кв.82 Краснослободского л-ва ского ЛК); 17 сентября 1993 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: островной массив в унаследованной пойме, склон заливаемой гривы, высотные отметки – 250-260 см.

Глубина 95 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: старовозрастный дубово-ясеневый лес типа U3a (acc. Ficario-Ulmetum).

Название почвы: аллювиальная луговая лесная кислая ожелезненная маломощная на ых суглинках и песках.

см Полуразложившийся растительный опад, густо переплетенный живыми корнями и корневищами, коричневый; переход заметный, граница неровная.

8(15) см (12) Легкий суглинок, коричнево-темно-серый, свежий, мелкозернистый, рыхлый, но плотнее предыд. горизонта; много живых и мертвых корневьев (диам. 0,5-30 мм), развита бусовидная структура, есть включения глинистого иала из следующего горизонта, есть небольшая примесь кварцевых зерен; переход ный, граница языковато-волнистая.

5)-19 см (4) Средний суглинок, темно-серый с мелкими рыжими пятнами, свежий, комковато-мелкозернистый, рыхлый; блестит на гранях зерен, много й (диам. 0,5-10 мм); переход заметный, граница языковатая.

69(81) см)(62) Тяжелый суглинок, серый с многочисленными кирпично-красными (на воздухе постепенно желтеющими) пятнами, свежий, мелкозернисто-ватый, плотный, липкий, в нижней части более глинистый; есть многочисленные гельные остатки, корней мало (диам. до 3 мм), есть единичные ходы корней, запол-ые белым песком; переход ясный, граница карманная.

81)-95 см Песок, серый, влажный, комковатый, рыхлый; есть прослойки серой ı (мощностью до 10 см), есть редкие старые ходы корней.

Почвенная прикопка № 6 (заказник «Колодезь», кв.10 лесов колхоза «Новый путь»); 10 га 1997 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: склон в микрозападину с крупной гривы унасле-ной поймы, высотные отметки – 220-250 см.

Глубина 60 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: крапиво-таволговое травяное сообщество (тип U1b) с единичными ми ивы пепельной.

Название почвы: аллювиальная дерново-луговая кислая маломощная на тяжелом нке.

): 0-1 см Лиственный опад, переход резкий, граница ровная.
1

\d: 1-5(10) см Средний суглинок, коричнево-серый, крупнозернистый, свежий, рых-
4(9) лый; густо пронизан тонкими корнями, структурирован ими в непрочные
ідные структуры; переход заметный, граница карманная.

А: 5(10)-27(30) см Средний суглинок, коричневато-серый, свежий, слитный; не густо
(17)22 пронизан тонкими корнями (диам. 2-5 мм), есть коричневые потеки;
слючения светло-серой супеси в виде полос (шир. 1-1,5 см) или округлых пятен (диам. 1
ереход резкий, граница карманная.

С: 27(30)-60 см Тяжелый суглинок, желтовато-светло-серый с большим колич.
33(30) рыжих пятен, свежий, плотный; корни единичны (диам. 1-2 мм),
овольно много ходов от отмерших корней (диам. 3-4 мм).

Почвенная прикопка № 7 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 23 сентября 1993 г.
Положение в ландшафте и в рельефе: ложбина между массивами унаследованной поймы,
ные отметки 220-230 см.
Глубина 40 см; уровень грунт. вод – 23 см.
Растительность: крапивно-черноольховый лес типа U1d (acc. Carici elongatae alnetum).
Название почвы: аллювиальная болотная иловато-торфянисто-глеевая.

см Полуразложившийся растительный опад; переход ясный, граница ровная.

17(20) см Средний суглинок, темно-коричнево-серый, влажный, комковато-
5(18) мелкозернистый, плотный, липкий, мажущий; много тонких корней и
вищ, переход заметный, граница ровная.

0)-40 см Средний суглинок, темно-коричнево-серый, мокрый, комковато-
глыбистый, слитный, липкий, мажущий; много тонких корней и
вищ, много полуразложившихся растительных остатков, есть рыжие корочки по
ам ходов корней.

Почвенная прикопка № 8 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 3 сентября 2000 г.
Положение в ландшафте и в рельефе: переработанная пойма, прирусловая отмель, расст.
ла – 3 м, высотные отметки – 60 см (высота над уровнем воды в русле – 35 см).
Глубина 30 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

астительность: травяная группировка из манника большого, канареечника иковидного, череды трехраздельной (тип Р3).

[азвание: старично-пойменная фация слоистых аллювиальных отложений.

Слой 1: 0-8 см — Тяжелый суглинок, коричневый, влажный, липкий, мажущий, плотный; переход заметный, граница ровная.

Слой 2: 8-10 см — Глина, темно-коричневая, влажная, липкая, мажущая, плотная; переход резкий, граница ровная.

Слой 3: 10-17 см — Супесь, серовато-рыжая, влажная, не липкая, мажущая, плотная; переход резкий, граница ровная.

Слой 4: 17-19 см — Средний суглинок, коричневый, влажный, липкий, мажущий, плотный; переход заметный, граница ровная.

Слой 5: 19-22 см — Глина, серовато-темно-коричневая, влажная, липкая, мажущая, плотная; переход резкий, граница ровная.

Слой 6: 22-30 см — Песок, голубовато-серый, мелкий, влажный, плотный, без видимой ости.

Почвенная прикопка № 9 (Неруссо-Севный заказник, кв.84 Краснослободского л-ва ского ЛК); 2 сентября 2000 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: переработанная пойма, низкая грива на прирус-отмели, расст. от русла – 2,5 м, высотные отметки – 95 см (высота над уровнем воды в – 70 см).

Глубина 53 см; уровень грунт. вод не вскрыт.

Растительность: молодой ивняк типа Р4 (acc. Salicetum triandro-viminalis).

Название почвы: аллювиальная дерновая кислая слоистая малоразвитая маломощная на

O: 0-1 см — Лиственный опад; переход резкий, граница ровная.

Ad: 1-10 см — Супесь, серо-коричневая, свежая, рыхлая, корней мало (диам. 1-3 мм); переход резкий, граница ровная.

C: 10-50 см — Мелкий песок, рыжевато-светло-серый, свежий, рыхлый; переслоен темно-серой мажущей плотной глиной, пронизанной тонкими (диам. < 1

орнями. Последовательность слоев: 10-13 см – песок, 13-20 см – глина, 20-24 см – песок, см – песок, 25-46 см – песок, 46-53 см – глина.

Почвенная прикопка № 10 (Неруссо-Севный заказник, кв.82 Краснослободского л-ва
ского ЛК); 25 сентября 1993 г.

Положение в ландшафте и в рельефе: невысокая грива в унаследованной пойме, высотные
ни – 220-250 см.

Глубина 60 см; уровень грунт. вод – 55 см.

Растительность: средневозрастный березово-ольховый лес типа U3b1 (acc. Carici elongatae
etum).

Название почвы: аллювиальная болотная иловато-глеевая.

0 см Полуразложившийся растительный опад; переход ясный, граница ровная.

0-22 см Легкий суглинок, черно-коричневый, свежий, комковато-мелкозернистый,
) мажущий, рыхлый;очень много корней и корневищ (диам. до 15 мм), вдоль
ходов корней развита бусовидная структура из зерен, есть небольшая примесь мелких
ервых зерен; переход заметный, граница неровная.

2-45 см Средний суглинок, коричнево-серый с рыжими пятнами, свежий,
5 комковато-крупнозернистый, липкий, плотнее предыд. горизонта; корней
ет; переход заметный, граница волнистая.

5-60 см Средний суглинок, светло-серый с рыжими пятнами, сырой, комковато-
ристый, липкий, мажущий, рыхлее предыд. горизонта, живых корней нет, есть
многочисленные ходы корней, заполненные темным материалом.

Приложение 2

Приложение 2

Характеристики поемности на разных высотных уровнях пойменного мезорельефа.

Высотные отметки, см	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Градации поёмности
	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	Продолжит. затопления, дни	Частота затоплений	
30	27-30	10/10	31-31	10/10	30-30	10/10	16-31	9/10	4-31	8/10	5-30	8/10	
40	27-30	10/10	31-31	10/10	27-30	10/10	12-31	9/10	0-30	6/10	1-30	7/10	
50	27-30	10/10	31-31	10/10	21-30	10/10	6-28	9/10	0-24	6/10	0-28	5/10	
60	27-30	10/10	31-31	10/10	11-30	10/10	1-24	7/10	0-18	5/10	0-23	5/10	
70	27-30	10/10	27-31	10/10	4-27	10/10	0-19	7/10	0-13	5/10	0-19	3/10	
80	27-30	10/10	22-31	10/10	4-30	7/10	0-14	5/10	0-12	4/10	0-16	3/10	
90	27-30	10/10	16-31	10/10	5-29	6/10	0-9	3/10	0-10	3/10	0-14	3/10	Особо долго-поёмные
100	27-30	10/10	14-30	10/10	6-28	5/10	0-8	3/10	0-7	3/10	0-12	2/10	
110	27-30	10/10	11-30	10/10	5-22	5/10	0-6	3/10	0-5	2/10	0-8	2/10	
120	26-30	10/10	10-29	10/10	5-17	4/10	0-4	3/10	0-4	2/10	0-7	2/10	
130	25-30	10/10	8-25	10/10	4-13	4/10	0-3	3/10	0-4	2/10	0-5	2/10	
140	24-30	10/10	7-20	10/10	2-10	4/10	0-2	3/10	0-3	2/10	0-4	2/10	
150	24-30	10/10	5-17	10/10	2-9	4/10	0-1	3/10	0-2	1/10	0-3	1/10	
160	23-30	10/10	3-14	10/10	1-6	4/10	0	0	0-1	1/10	0-3	1/10	
170	19-30	10/10	1-12	9/10	3-7	2/10	0	0	0	0	0-2	1/10	
180	12-29	10/10	1-12	7/10	4-8	1/10	0	0	0	0	0-1	1/10	Долго-поёмные
190	10-28	10/10	1-10	6/10	4-8	1/10	0	0	0	0	0	0	
200	8-28	10/10	4-13	3/10	3-7	1/10	0	0	0	0	0	0	
210	7-27	9/10	1-9	3/10	3-7	1/10	0	0	0	0	0	0	
220	6-26	9/10	9-17	1/10	3-7	1/10	0	0	0	0	0	0	
230	5-23	8/10	8-16	1/10	3-5	1/10	0	0	0	0	0	0	Средне-поёмные
240	3-21	7/10	8-16	1/10	1-3	1/10	0	0	0	0	0	0	
250	5-21	5/10	8-15	1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	
260	4-19	5/10	6-12	1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	
270	3-15	5/10	4-8	1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	
280	2-11	5/10	3-7	1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	Кратко-поёмные
290	3-10	4/10	1-3	1/10	0	0	0	0	0	0	0	0	
300	2-7	4/10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
310	2-4	3/10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Примечание. Подъем уровня воды до отметок более 310 см не был зафиксирован на водомерном посту Старое Ямное в 1989-1999 гг., но 1 раз наблюдался в начале 1980-х гг., согласно устным сообщениям местных жителей.

Приложение 4

Значения коэффициентов Съеренсена при попарном сравнении флор, свойственных типам пойменных фитохор.

	P1	P2a	P2b	P3	P4	P5a	P5b	P5c	P6	P7	P8	P9a	P9b	U1a	U1b	U1c1	U1c2	U1d	U2	U3a	U3b1	U3b2	U3b3	U3c	U4a	U4b	U4cd	U4e	U5a	U5b	U5c
P2a	0,152																														
P2b	0,144	0,416																													
P3	0,044	0,327	0,25																												
P4	0,033	0,468	0,349	0,569																											
P5a	0,06	0,611	0,369	0,377	0,566																										
P5b	0,049	0,46	0,256	0,308	0,527	0,623																									
P5c	0,063	0,279	0,277	0,157	0,238	0,379	0,28																								
P6	0,024	0,403	0,169	0,147	0,334	0,538	0,591	0,275																							
P7	0,046	0,197	0,154	0,123	0,158	0,263	0,207	0,54	0,223																						
P8	0,018	0,3	0,14	0,209	0,353	0,424	0,565	0,259	0,682	0,252																					
P9a	0,06	0,315	0,522	0,227	0,368	0,372	0,315	0,289	0,212	0,144	0,219																				
P9b	0,027	0,309	0,182	0,117	0,283	0,414	0,444	0,276	0,642	0,229	0,546	0,257																			
U1a	0,411	0,351	0,251	0,142	0,14	0,143	0,067	0,135	0,042	0,052	0,049	0,109	0,047																		
U1b	0,203	0,587	0,556	0,257	0,371	0,484	0,304	0,443	0,251	0,248	0,205	0,428	0,266	0,402																	
U1c1	0,118	0,475	0,331	0,14	0,219	0,274	0,182	0,166	0,161	0,09	0,142	0,153	0,151	0,386	0,457																
U1c2	0,059	0,482	0,314	0,123	0,229	0,293	0,182	0,174	0,217	0,08	0,177	0,158	0,189	0,356	0,411	0,837															
U1d	0,191	0,403	0,298	0,13	0,2	0,21	0,122	0,113	0,151	0,062	0,136	0,119	0,13	0,469	0,377	0,749	0,733														
U2	0,024	0,387	0,14	0,078	0,239	0,402	0,444	0,252	0,588	0,204	0,566	0,151	0,574	0,137	0,255	0,241	0,276	0,217													
U3a	0	0,27	0,086	0,068	0,161	0,278	0,339	0,154	0,542	0,117	0,514	0,126	0,56	0,027	0,157	0,141	0,163	0,122	0,712												
U3b1	0,056	0,464	0,244	0,106	0,247	0,427	0,379	0,256	0,485	0,168	0,425	0,23	0,439	0,211	0,366	0,407	0,428	0,351	0,6	0,549											
U3b2	0,024	0,388	0,166	0,117	0,239	0,411	0,389	0,195	0,542	0,145	0,463	0,18	0,594	0,103	0,249	0,213	0,263	0,165	0,681	0,681	0,618										
U3b3	0,02	0,232	0,102	0,069	0,156	0,252	0,298	0,155	0,413	0,117	0,432	0,125	0,476	0,066	0,157	0,181	0,187	0,126	0,53	0,662	0,529	0,588									
U3c	0,061	0,282	0,244	0,096	0,161	0,315	0,211	0,577	0,261	0,431	0,203	0,253	0,239	0,152	0,4	0,204	0,179	0,145	0,275	0,212	0,35	0,248	0,224								
U4a	0	0,216	0,048	0,061	0,147	0,245	0,299	0,148	0,457	0,116	0,47	0,092	0,489	0,024	0,131	0,098	0,118	0,088	0,625	0,7	0,472	0,657	0,759	0,196							
U4b	0,015	0,343	0,292	0,17	0,291	0,39	0,325	0,242	0,316	0,121	0,329	0,308	0,365	0,109	0,34	0,281	0,301	0,232	0,391	0,37	0,426	0,419	0,527	0,257	0,413						
U4cd	0,021	0,25	0,077	0,042	0,137	0,257	0,253	0,138	0,369	0,125	0,408	0,108	0,448	0,054	0,151	0,156	0,182	0,131	0,528	0,606	0,499	0,611	0,776	0,212	0,687	0,494					
U4e	0,064	0,29	0,563	0,195	0,274	0,305	0,225	0,263	0,162	0,129	0,146	0,608	0,186	0,152	0,447	0,209	0,214	0,161	0,091	0,063	0,164	0,134	0,082	0,253	0,029	0,346	0,057				
U5a	0	0,172	0,03	0,042	0,112	0,19	0,238	0,112	0,359	0,083	0,387	0,076	0,397	0,008	0,082	0,059	0,084	0,06	0,466	0,54	0,37	0,49	0,606	0,118	0,703	0,364	0,607	0,017			
U5b	0	0,02	0,063	0,029	0,11	0,051	0,05	0,075	0,014	0,02	0,065	0,215	0,091	0	0,047	0,013	0,013	0	0,036	0,045	0,028	0,043	0,069	0,049	0,052	0,12	0,059	0,121	0,058		
U5c	0,017	0,096	0,125	0,016	0,079	0,132	0,13	0,116	0,131	0,051	0,172	0,193	0,22	0,04	0,095	0,074	0,085	0,049	0,202	0,216	0,182	0,247	0,365	0,107	0,234	0,36	0,397	0,17	0,319	0,328	
U5d	0	0,023	0,019	0,013	0,026	0,022	0,09	0,057	0,094	0,035	0,123	0,029	0,154	0	0,015	0,077	0,091	0,047	0,111	0,117	0,121	0,135	0,288	0,056	0,181	0,223	0,267	0,018	0,258	0,18	0,409

Приложение 5.

Примечания к таблицам 5.1-5.21:

- во всех таблицах указана плотность особей в размерности шт./га;
- CV – выборочные коэффициенты вариации плотности;
- * - вид отмечен в фитохорах данного типа только в одном учете;
- «0 – 10» – минимальное и максимальное значение плотности особей (указаны для тех типов, в которых было проведено менее 4-х учетов).

Таблица 5.1. Демографическая структура локусов деревьев и кустарников на прирусловых отмелях (тип Р3)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Salix alba	281538	10769	---	---	---	---	---	10769
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Salix triandra	---	2308	---	---	---	---	---	2308
Salix viminalis	---	15385	---	---	---	---	---	15385

Таблица 5.2. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в особо долгопоемных молодых прирусловых ивняках (тип Р4)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Alnus glutinosa	---	---	---	---	---	---	---	---
Quercus robur	50--970	0--30	---	---	---	---	---	50--1000
Fraxinus excelsior	0--130	0--150	---	---	---	---	---	0--280
Ulmus laevis	---	0--30	---	---	---	---	---	0--30
Salix alba	---	---	0--30	0--100	---	---	---	0--130
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Padus avium	0--270	0--100	0--80	---	---	---	---	0--450
Salix fragilis	--	0--50	---	0--230	---	---	---	50--230
Salix triandra	--	0--80	100--330	1030--1450	150--1430	0--80	---	1360--3290
Salix viminalis	--	50--130	150--150	250--450	80--150	---	---	600--810

Таблица 5.3. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в особо долгопоемных старых прирусловых ивняках (тип P5a)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	---	---	---	---	7,5	233,3	1,3	269,2	---	---	---	---	---	---	8,8	205,7
Quercus robur	51,3	96,3	53,8	140,9	8,8	133,3	---	---	---	---	---	---	---	---	62,6	130,2
Ulmus laevis	20	283	47,5	241,1	1,3	269,2	2,5	184	---	---	---	---	---	---	51,3	236,1
Fraxinus excelsior	750	198,6	2893,8	141,5	43,8	192,2	3	233,3	---	---	---	---	---	---	2940,6	139,4
Acer platanoides	15	123,3	20	153,5	1,8	200	---	---	---	---	---	---	---	---	21,8	146,3
Acer negundo	22,5	248,9	8,8	186,4	13,8	134,1	2,5	284	---	---	---	---	---	---	25,1	113,2
Salix alba	---	---	---	---	6,7	180,6	65	47,4	106,7	62,6	---	---	---	---	178,4	36,1
Pyrus communis*	---	---	---	---	20	20	---	---	---	---	---	---	---	---	20	20
Кустарники	---		j+im		v		g1		g2		g3		s		Сумма j-s	
	---		M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Corylus avellana	---		6,3	188,9	8,8	142	2,5	284	2,5	284	---	---	---	---	20	139
Padus avium	---		131,3	113,7	17,5	164	6,3	146	0,5	280	---	---	---	---	155	111,3
Euonymus europaea	---		145	235,4	1,3	269,2	6,3	146	---	---	---	---	---	---	152,5	227,7
Frangula alnus	---		12,5	283,2	---	---	3,8	194,7	3,8	279	---	---	---	---	20	263
Ribes nigrum	---		55	126	37,5	164,8	28,8	156,9	33,8	181	18,8	282	---	---	173,8	145,3
Salix acutifolia	---		---	---	1,7	241,2	11,7	244,4	33,3	98,2	23,3	129	---	---	70	88,6
Salix fragilis	---		10	155	15	131,3	40	103,8	240	118	16,7	140	---	---	321,7	86,1
Salix triandra	---		51,7	136,9	103,3	131,4	58,3	87,1	90	81,3	120	80,8	---	---	423,3	86,9
Salix viminalis	---		33,3	245	246,7	244,9	70	218,1	108,3	115	80	126	1,7	241	540	174,4
Salix cinerea*	---		---	---	---	---	20	20	---	---	---	---	---	---	20	20
Salix myrsinifolia*	---		---	---	---	---	20	20	---	---	---	---	---	---	20	20

Таблица 5.4. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников на особо долгопоемных берегах стариц в переработанной пойме (тип P2a)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	---	---	---	---	---	---	5	168	---	---	---	---	---	---	5	168
Quercus robur	475	189,5	163,3	156,7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	163,3	156,7
Fraxinus excelsior	941,7	190,3	2051,7	113,5	248,3	125,7	28,3	112,7	41,7	245	---	---	---	---	2370	107,9
Ulmus laevis	---	---	115	188,4	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	115	188,4
Salix alba	---	---	---	---	---	---	50	163	23,3	225	---	---	---	---	73,3	145
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---	---	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Euonymus europaea	---	---	755	185,7	8,3	245,8	---	---	---	---	---	---	---	---	763,3	186,3
Ribes nigrum	---	---	270	192	208,3	192,3	---	---	75	214	---	---	---	---	553,3	194,9
Salix cinerea	---	---	166,7	244,9	---	---	---	---	61,7	191	---	---	---	---	78,3	202,4
Salix fragilis	---	---	115	155,6	---	---	13,3	210,5	88,3	95,4	15	157	---	---	231,7	71,9
Salix triandra	---	---	45	127,1	65	167,4	48,3	156,3	188,3	117	40	182	---	---	386,7	105,6
Salix viminalis	---	---	3,3	248,5	---	---	---	---	---	---	30	156	---	---	33,3	159,8
Corylus avellana*	---	---	50		---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	50	
Padus avium*	---	---	1000		50		---	---	---	---	---	---	---	---	1050	

Таблица 5.5. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных средневозрастных ясеневых лесах переработанной поймы (тип P6)

Деревья	j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма im-s
Quercus robur	200--240	0--20	0--10	10--40	10--40	---	---	30--100
Fraxinus excelsior	870--2800	000--231	890--900	170--450	40--140	---	---	2210--3690
Ulmus laevis	---	0--10	---	---	---	---	---	0--10
Acer platanoides	320--400	150--510	10--10	---	0--10	---	---	170--520
Acer campestre	---	0--130	0--190	---	---	---	---	0--320
Acer negundo	0--20	---	---	---	---	---	---	---
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	--	20--60	---	---	---	---	---	20--60
Padus avium	--	310--570	80--130	10--80	20--40	0--20	---	480--790
Euonymus europaea	--	750--3372	---	---	0--10	---	---	4750--33730
Ribes nigrum	--	20--150	0--50	---	---	---	---	20--200
Salix fragilis	--	---	---	0--200	40--40	40--50	---	90--270

Таблица 5.6. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в краткопоемных старовозрастных широколиственных леса переработанной поймы (тип P8)

Деревья	j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма im-s
Alnus glutinosa	---	---	---	0--10	---	---	---	0--10
Quercus robur	70--310	0--70	---	---	0--30	0--120	---	0--120
Fraxinus excelsior	330--3000	160--430	40--1160	100--180	50--100	0--30	---	420--1860
Ulmus laevis	---	0--30	---	---	---	---	---	0--30
Acer platanoides	330--3000	30--340	40--520	0--30	0--60	---	---	130--920
Acer negundo	---	0--110	---	---	---	---	---	0--110
Sorbus aucuparia	--	0--30	---	---	---	---	---	0--30
Salix alba	---	---	---	---	---	0--30	---	0--30
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	0--110	50--130	0--60	0--30	---	---	160--190
Padus avium	---	530--1930	210--390	30--50	---	---	---	790--2260
Euonymus europaea	---	330--3300	30--380	0--50	---	0--30	---	690--3420
Ribes nigrum	---	0--330	0--150	---	0--30	---	---	0--510
Salix fragilis	---	0--30	---	---	0--60	---	---	0--60
Frangula alnus	---	0--30	---	---	---	---	---	0--30

Таблица 5.7. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных старовозрастных ясеневых лесах переработанной поймы (тип P7)

Деревья	j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма im-s
Quercus robur	0--630	---	---	---	---	---	---	---
Fraxinus excelsior	0--690	330--550	330--600	70--560	0--80	---	---	1050--1400
Ulmus laevis	---	0--50	0--70	---	---	---	---	0--70
Acer platanoides	---	0--330	---	---	---	---	---	0--330
Acer negundo	0--400	0--70	---	---	---	---	---	0--70
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	0--20	---	---	---	---	---	---
Padus avium	---	493--0	80--70	27--0	7--0	---	---	607--70
Euonymus europaea	---	500--1380	0--70	---	---	---	---	500--1450
Ribes nigrum	---	0--430	0--200	0--30	0--70	---	---	0--730
Salix fragilis	---	---	---	---	0--130	0--20	---	0--150

Таблица 5.8. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников на краткопоемных заброшенных сенокосных лугах переработанной поймы (тип P9a)

Деревья	**j**		**im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма im-s**	
	M	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Alnus glutinosa	---		0--100		0--100		---		---		---		---		100	
Betula pendula	---		100--200		---		---		---		---		---		100--200	
Quercus robur	273,9	132,8	1078,7	108,5	87	273,6	3,9	482,1	---	---	---	---	---	---	1169,6	105,1
Fraxinus excelsior	238,7	282	312,2	219,7	2,6	403,8	2,2	472,7	---	---	---	---	---	---	317	216,4
Ulmus laevis	---	---	89,1	323,7	2,2	472,7	---	---	---	---	---	---	---	---	91,3	320
Acer platanoides	0--120		60--400		---		---		---		---		---		60--400	
Malus sylvestris	---		0--300		0--100		---		---		---		---		50--300	
Tilia cordata*	---		100		---		---		---		---		---		100	
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Corylus avellana	---		79,1	219,7	4,3	486	2,2	472,7	---	---	---	---	---	---	85,2	203,2
Salix cinerea	---		182,6	243,6	47,8	217,4	26,1	331	21,7	339,2	---	---	---	---	278,3	168,5
Padus avium	---		0--100		0--100		0--100		---		---		---		100--200	
Frangula alnus	---		60--200		---		---		---		---		---		60--200	
Salix triandra	---		0--100		0--300		0--200		0--200		---		---		100--700	
Euonymus europaea*	---		500		---		---		---		---		---		500	
Swida sanguinea*	---		200		200		---		---		---		---		400	
Ribes nigrum*	---		---		100		200		---		---		---		300	

Таблица 5.9. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в краткопоемных послелуговых широколиственных лесах унаследованной поймы (тип P9b)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Alnus glutinosa	---	---	0--10	0--70	0--30	---	---	0--110
Betula pendula	---	---	0--10	0--10	---	---	---	0--20
Populus tremula	50--1200	---	---	0--30	---	---	---	0--30
Quercus robur	780--1700	110--710	40--140	30--90	0--30	0--30	---	210--970
Fraxinus excelsior	1500--3450	730--890	80--220	30--80	---	---	---	980--1050
Ulmus laevis	0--1150	120--3300	70--80	10--80	0--40	---	---	280--3420
Tilia cordata	---	20--60	0--80	---	---	---	---	60--100
Acer platanoides	50--250	110--260	20--100	0--40	---	---	---	250--280
Salix caprea	---	---	---	0--10	0--10	---	---	0--20
Malus sylvestris	---	0--30	0--20	0--10	---	---	---	0--60
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	70--110	40--120	0--20	---	---	---	130--230
Padus avium	---	360--440	30--50	30--110	50--50	---	---	550--570
Frangula alnus	---	---	0--80	0--60	---	---	---	0--140
Swida sanguinea	---	50--4500	140--180	40--60	20--50	---	---	270--4770
Salix cinerea	---	---	0--10	---	---	---	---	0--10

Таблица 5.10. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в краткопоемных старовозрастных широколиственных лесах унаследованной поймы (тип U4a)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Populus tremula	58	171,7	24	149,2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	24	149,2
Quercus robur	432	91,3	32	223,8	4	222,5	2	225	12	149,2	18	138,3	---	---	68	100,4
Fraxinus excelsior	13400	104	366	89,6	66	160,2	18	72,2	86	76,5	12	180,8	---	---	548	64,7
Ulmus laevis	50	81,2	904	104,6	28	129,6	8	56,3	2	225	---	---	---	---	942	102,4
Tilia cordata	82	216,8	630	153,9	152	145,7	2	225	---	---	---	---	---	---	784	151,7
Acer platanoides	12002	89,4	116	99,6	116	90,5	96	105,3	44	59,3	2	225	---	---	374	28,3
Acer campestre	16	190,6	128	154,7	6	148,3	6	223,3	---	---	---	---	---	---	140	145,4
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Corylus avellana	---		170	35,5	68	62,8	58	87,4	66	75,5	6	91,7	---	---	368	47,3
Padus avium	---		2438	86	50	51	12	108,3	6	148,3	---	---	---	---	2506	82,9
Euonymus europaea	---		1562	68,5	12	223,3	---	---	---	---	---	---	---	---	1574	68
Swida sanguinea	---		518	138,8	54	107,6	4	137,5	2	225	---	---	---	---	578	133,1
Viburnum opulus	---		46	189,3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	46	189,3

Таблица 5.11. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в незаливаемых старовозрастных широколиственных лесах унаследованной поймы (тип U5a)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Quercus robur	273	9	---	---	55	46	---	110
Fraxinus excelsior	173	655	36	---	9	---	---	700
Ulmus laevis	27	636	18	9	---	---	---	663
Tilia cordata	18	1936	382	---	---	---	---	2318
Acer platanoides	1055	45	127	91	73	---	---	336
Picea abies	---	---	9	---	---	9	---	18
Sorbus aucuparia	---	27	---	---	---	---	---	27
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	100	64	---	18	---	---	182
Padus avium	---	227	---	---	---	---	---	227
Euonymus europaea	---	682	9	---	---	---	---	691
Euonymus verrucosa	---	709	91	---	---	---	---	800
Frangula alnus	---	27	---	---	---	---	---	27

Таблица 5.12. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных старовозрастных широколиственных лесах унаследованной поймы (тип U3a)

Деревья	j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма im-s
Alnus glutinosa	---	---	---	---	10	---	---	10
Quercus robur	---	---	---	---	10	30	---	40
Fraxinus excelsior	13930	250	250	70	50	20	---	640
Ulmus laevis	260	5840	140	60	---	---	---	6040
Acer platanoides	8230	70	20	10	---	---	---	100
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	60	---	20	---	---	---	80
Padus avium	---	1370	60	40	10	---	---	1480
Euonymus europaea	---	100	10	---	---	---	---	110
Viburnum opulus	---	140	---	---	---	---	---	140
Ribes nigrum	---	10	10	---	---	---	---	20

Таблица 5.13. Демографическая структура популяционных систем деревьев и кустарников в среднепоемных опушечных фитохорах старовозрастных широколиственных лесов унаследованной поймы (тип U2)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	17,5	134,9	---	---	2,5	200	5	200	32,5	131,4	42,5	200	---	---	82,5	155,4
Quercus robur	882,5	76,4	22,5	171,6	---	---	30	90,3	35	124,6	2,5	200	---	---	90	57,3
Fraxinus excelsior	7475	123,7	725	70,1	430	62,9	90	25,7	45	116,9	---	---	---	---	1290	60,4
Ulmus laevis	825	199,2	2380	111,5	100	80,4	57,5	167	2,5	200	---	---	---	---	2540	109,4
Tilia cordata	---	---	35	135,1	40	130,8	---	---	---	---	---	---	---	---	75	132,7
Acer platanoides	1923	55,6	233	139,6	30	90,3	5	200	---	---	---	---	---	---	267,5	121
Acer campestre	27,5	200	52,5	200	5	200	---	---	---	---	---	---	---	---	57,5	200
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Corylus avellana	---		67,5	134,4	25	115,6	55	155,3	40	54	---	---	---	---	187,5	99,6
Padus avium	---		1840	46	280	77,6	140	63,4	72,5	98,5	2,5	200	---	---	2335	41,4
Euonymus europaea	---		1483	116,8	2,5	200	7,5	128	---	---	---	---	---	---	1493	116,4
Swida sanguinea	---		1105	170,6	153	115,5	52,5	135	35	135,1	---	---	---	---	1345	155,7
Viburnum opulus	---		335	112,1	2,5	200	---	---	---	---	---	---	---	---	337,5	110,5

Таблица 5.14. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в обводненных малонарушенных черноольховых лесах унаследованной поймы (тип U1d)

Деревья	j	im	v	g1	g2	g3	s	Сумма im-s
Alnus glutinosa	260	190	230	110	280	120	---	930
Betula pubescens	---	---	---	---	10	---	---	10
Quercus robur	60	---	10	10	---	---	---	20
Ulmus laevis	---	20	---	20	---	---	---	40
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Salix cinerea	---	60	510	220	120	200	---	1110
Padus avium	---	40	20	30	10	---	---	100
Ribes nigrum	---	---	---	40	---	---	---	40
Frangula alnus	---	---	---	10	20	---	---	30

Таблица 5.15. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в обводненных вторичных черноольховых лесах унаследованной поймы (тип U1c2)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	120	109,3	133,3	127,8	73,3	41,7	50	91,6	53,3	86,7	---	---	---	---	310	39,1
Betula pubescens	20	173	13,3	115	16,7	68,9	26,7	173	60	145,3	---	---	---	---	117	123,1
Populus tremula	---	---	10	173	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	10	173
Quercus robur	33	173,3	70	113,4	10	100	26,7	141,9	3,3	175,8	---	---	---	---	110	102,5
Ulmus laevis	---	---	10	100	10	173	10	173	---	---	---	---	---	---	30	88,3
Sorbus aucuparia*	10		---		---		---		---	---	---	---	---	---	10	
Salix pentandra	---	---	3,3	175,8	3,3	175,8	---	---	---	---	16,7	68,9	---	---	23,3	49,4
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Salix cinerea	---		163,3	93	76,7	88,8	237	60,4	257	92,4	247	85,7	6,7	172	987	74
Padus avium	---		190	141,5	6,7	86,6	16,7	91,6	---	---	---	---	---	---	213	132,6
Ribes nigrum	---		---	---	---	---	10	173	---	---	---	---	---	---	10	173
Viburnum opulus	---		523,3	173,2	16,7	91,6	13,3	115	6,7	86,6	---	---	---	---	560	165,5
Frangula alnus	---		110	95,8	3,3	175,8	3,3	175,8	33,3	91,9	20	132,5	---	---	170	94,6
Euonymus europaea*	---		---		---		---		10		---		---		10	
Swida sanguinea*	---		---		---		---		10		---		---		10	

Таблица 5.16. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников на краткопоемных вырубках 5-10-летней давности (тип U4b)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Betula pendula	---	---	7145	166,7	1840	41,2	425	170,1	---	---	---	---	---	---	9410	129,9
Populus tremula	---	---	6083	112,7	1810	125,1	---	---	---	---	---	---	---	---	7892,5	77,4
Quercus robur	25	200	115	85,7	25	200	---	---	---	---	---	---	---	---	140	48,1
Ulmus laevis	---	---	2908	136,4	225	116,9	25	200	---	---	---	---	---	---	3157,5	130,6
Tilia cordata	---	---	305	101	25	200	---	---	---	---	---	---	---	---	330	91,2
Acer platanoides	---	---	222,5	116,6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	222,5	116,6
Salix caprea	---	---	2895	193,2	3328	143,4	592,5	79,6	---	---	---	---	---	---	6815	151,1
Salix pentandra	---	---	137,5	123,8	442,5	171,2	307,5	154,2	25	200	---	---	---	---	912,5	119,1
Salix alba*	---		---		200		---		---		---		---		200	
Sorbus aucuparia*	---		100		---		---		---		---		---		100	
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Corylus avellana	---		385	110,3	150	127,7	150	200	---	---	25	200	---	---	710	84
Padus avium	---		952,5	104,2	325	116,2	---	---	---	---	---	---	---	---	1277,5	105,5
Viburnum opulus	---		25	200	50	115,4	50	115,4	---	---	---	---	---	---	125	120
Swida sanguinea	---		30	200	375	182,7	275	200	---	---	---	---	---	---	680	178,6
Ribes nigrum*	---		---		---		---		100		---		---		100	
Salix viminalis*	---		120		60		---		---		---		---		180	
Salix cinerea*	---		---		400		1000		100		---		---		1500	

Таблица 5.17. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в краткопоемных вторичных средневозрастных лесах (типы U4cd и U3b3)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	---	---	---	---	6,7	180,6	15	244,7	25	155,6	21,7	114,3	---	---	68,4	138,2
Betula pendula	---	---	---	---	21,7	222,6	23,3	206	61,7	191,9	8,3	141	---	---	115	186,1
Populus tremula	1065	67,5	341,7	210,7	---	---	1,7	241,2	36,7	112,5	41,7	122,8	---	---	421,8	166,8
Quercus robur	16,7	244,3	11,7	244,4	6,7	153,7	16,7	188	18,3	100	23,3	110,7	---	---	76,7	37,7
Fraxinus excelsior	591,7	104,1	71,7	133,9	25	103,6	6,7	122,4	20	200	3,3	248,5	---	---	126,7	119,7
Ulmus laevis	128,3	131,9	1691,7	82,2	80	108,1	40	114	3,3	157,6	6,7	122,4	---	---	1821,7	83
Tilia cordata	11,7	156,4	430	101,8	325	132,9	30	126,3	5	168	---	---	---	---	790	97,2
Acer platanoides	1911,7	216	166,7	77,7	58,3	82,2	61,7	86,5	26,7	141,6	---	---	---	---	313,4	61,3
Sorbus aucuparia	---	---	83,3	227,9	5	244	---	---	---	---	---	---	---	---	88,3	229,5
Malus sylvestris	---	---	63,3	237,4	3,3	248,5	---	---	---	---	---	---	---	---	66,6	235,8
Кустарники	---		**j+im**		**v**		**g1**		**g2**		**g3**		**s**		**Сумма j-s**	
	---		**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**	**M**	**CV**
Corylus avellana	---		365	47,9	76,7	107	78,3	69,7	120	58,3	140	97,2	33,3	173,9	813,3	32,2
Padus avium	---		3025	77,1	180	87,6	13,3	131,6	16,7	97,6	18,3	152,5	---	---	3253,3	71,5
Euonymus europaea	---		1181,7	139,8	26,7	115,4	8,3	160,2	5	244	---	---	---	---	1221,7	138,4
Swida sanguinea	---		841,7	132,9	75	89,2	23,3	157,5	3,3	248,5	---	---	---	---	943,3	127,5
Viburnum opulus	---		1538,3	133,7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1538,3	133,7
Ribes nigrum	---		65	223,1	---	---	1,7	241,2	---	---	---	---	---	---	66,7	222,4
Euonymus verrucosa	---		261,7	175,9	40	233	6,7	180,6	---	---	---	---	---	---	308,4	181,5
Frangula alnus	---		33,3	245	11,7	244,4	10	245	3,3	248,5	---	---	---	---	58,3	246,6

Таблица 5.18. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в среднепоемных вторичных средневозрастных лесах с преобладанием ясеня (тип U3b2)

Деревья	j		im		v		g1		g2		g3		s		Сумма im-s	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Alnus glutinosa	---	---	---	---	---	---	1,7	241,2	13,3	131,6	---	---	---	---	15	120
Betula pendula	---	---	---	---	---	---	5	168	26,7	227	1,7	241,2	---	---	33,4	218,2
Populus tremula	530	217,5	---	---	---	---	3,3	157,6	66,7	90,9	25	244,8	---	---	95	82,1
Quercus robur	15	100	---	---	20	10	5	0	10	0	---	---	---	---	35	162,9
Fraxinus excelsior	3638,3	132,4	331,7	143,8	133,3	171,3	233	119,7	16,7	97,6	---	---	15	244,7	730	96,2
Ulmus laevis	185	152,3	3033,3	136	35	122,3	36,7	115,3	15	156,7	---	---	---	---	3120	134,6
Tilia cordata	60	118,3	905	141,1	233,3	135,3	36,7	159,4	---	---	---	---	---	---	1175	130,8
Acer platanoides	2665	169,5	128,3	121,1	118,3	72,2	23,3	64,8	8,3	141	---	---	---	---	278,2	74,8
Sorbus aucuparia*	---		---		10		---		---		---		---		10	
Malus sylvestris	---	---	3,3	248,5	1,7	241,2	---	---	---	---	---	---	---	---	5	160
Кустарники	---		j+im		v		g1		g2		g3		s		Сумма j-s	
	---		M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
Corylus avellana	---		258,3	106,4	60	87	56,7	86,9	50	105,8	5	168	---	---	430	81,4
Padus avium	---		985	38,5	61,7	147,6	36,7	194	30	92	3,3	248,5	---	---	1116,7	35,3
Euonymus europaea	---		1770	181,9	8,3	160,2	---	---	1,7	241,2	1,7	241,2	---	---	1781,7	181,2
Swida sanguinea	---		153,3	95	30	214	13,3	162,4	1,7	241,2	---	---	---	---	198,3	103,5
Viburnum opulus	---		805	174,7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	805	174,7
Ribes nigrum	---		268,3	201,3	10	200	1,7	241,2	---	---	---	---	---	---	280	200
Euonymus verrucosa	---		63,3	214,8	5	244	3,3	157,6	---	---	---	---	---	---	71,6	184,7
Frangula alnus*	---		---		10		---		---		---		---		10	

Таблица 5.19. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в долгопоемных вторичных средневозрастных лесах с преобладанием ольхи (тип U3b1)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Alnus glutinosa	0--10	0--10	0--120	270--410	20--220	0--10	---	440--620
Betula pubescens	---	---	0--170	30--150	10--40	---	---	70--330
Populus tremula	---	---	0--40	0--260	0--60	---	---	0--360
Quercus robur	0--30	---	10--30	0--10	0--20	---	---	10--60
Fraxinus excelsior	0--70	10--30	0--20	0--10	---	---	---	10--60
Ulmus laevis	0--130	0--1700	0--140	0--10	---	---	---	0--1850
Acer platanoides	0--70	20--30	0--20	---	---	---	---	20--50
Malus sylvestris	0--10	---	---	0--20	---	---	---	0--20
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	10--80	10--40	20--110	20--170	---	---	60--400
Padus avium	---	470--178	90--1560	60--270	20--100	0--460	---	1640--4170
Euonymus europaea	---	0--60	---	---	0--40	---	---	0--100
Swida sanguinea	---	0--320	0--210	0--30	0--60	0--10	---	0--630
Ribes nigrum	---	0--240	---	0--20	0--20	---	---	40--240
Salix cinerea*	---	---	80	---	---	---	---	80
Salix myrsinifolia*	---	---	10	---	---	---	---	10

Таблица 5.20. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в незаливаемых 40-летних мелколиственных лесах унаследованной поймы (тип U5c)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Alnus glutinosa	0	30	0	0	10	0	0	40
Betula pendula	0	160	120	210	290	80	0	860
Populus tremula	500	590	0	0	90	0	0	680
Quercus robur	30	380	10	0	10	0	0	400
Acer platanoides	30	160	0	0	0	0	0	160
Tilia cordata	0	100	10	0	0	0	0	110
Sorbus aucuparia	0	10	40	0	0	0	0	50
Malus sylvestris	0	70	0	0	0	0	0	70
Pyrus communis	0	10	0	0	0	0	0	10
Salix caprea	0	0	60	20	0	0	0	80
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Padus avium	---	200	10	0	0	0	0	210
Corylus avellana	---	340	130	70	70	0	0	610
Frangula alnus	---	600	100	960	30	0	0	1690
Viburnum opulus	---	170	0	0	0	0	0	170

Таблица 5.21. Демографическая структура ценопопуляций деревьев и кустарников в незаливаемых 90-летних культурах сосны в унаследованной пойме (тип U5d)

Деревья	**j**	**im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма im-s**
Betula pendula	---	250	9	---	---	9	---	268
Populus tremula	1500	800	---	---	---	---	---	800
Quercus robur	150	223	45	---	---	---	---	268
Fraxinus excelsior	---	9	---	---	---	---	---	9
Acer platanoides	650	1949	9	---	---	---	---	1958
Tilia cordata	100	350	9	---	---	---	---	359
Picea abies	---	495	54	18	9	---	---	576
Pinus sylvestris	50	---	---	18	450	---	---	468
Sorbus aucuparia	1050	2800	333	---	---	---	---	3133
Кустарники	---	**j+im**	**v**	**g1**	**g2**	**g3**	**s**	**Сумма j-s**
Corylus avellana	---	400	63	81	9	---	---	553
Euonymus europaea	---	9	---	---	---	---	---	9
Euonymus verrucosa	---	1150	45	18	---	---	---	1213
Frangula alnus	---	1600	747	549	9	---	---	2905

Приложение 6

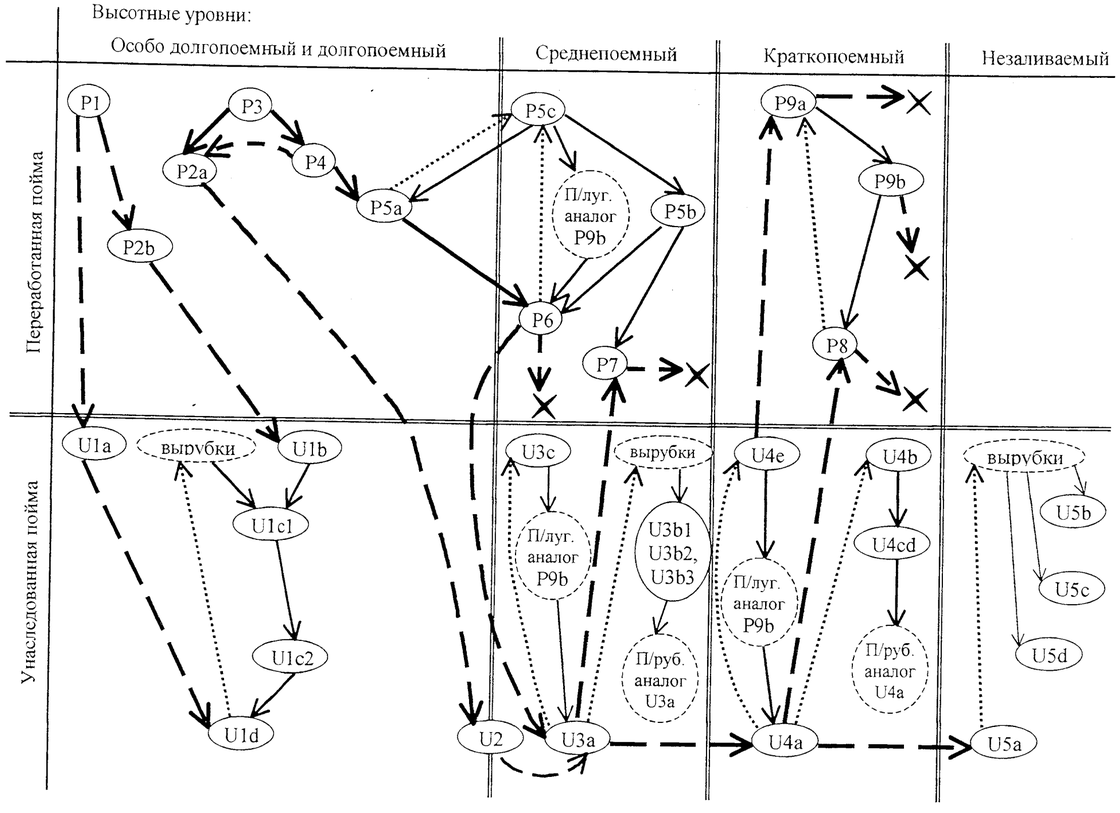
Спектры флор типов пойменных фитохор по составу экологических и эколого-ценотических групп видов.

Примечание. Числа без скобок - доли видов соответствующих экологических групп по отношению к общему видовому составу флоры.
Числа в скобках - доли константных видов соответствующих экологических групп по отношению к общему составу константных видов флоры.
н/опр - число константных видов не определялось в связи с малым объемом выборки описаний.

Типы фитохор	P1	P2a	P2b	P3	P4	P5a	P5b	P5c	P6	P7	P8	P9a	P9b	U1a	U1b
Число описаний	8	15	21	13	10	36	6	5	15	4	10	34	8	18	32
Общее число видов	29	91	143	138	148	157	91	83	81	43	83	212	107	72	165
Число константных видов	н/опр	29	29	42	60	25	н/опр	н/опр	28	н/опр	45	35	н/опр	21	19
Группы видов															Спектр экологических г
Не охаракториз. виды	0	14(10)	20(7)	21(5)	20(17)	22(12)	18	17	19(14)	19	20(16)	20(20)	22	6(5)	24(5)
1 балл	0	0(0)	1(0)	1(0)	0(0)	0(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	1(0)	0	0(0)	0(0)
2 балла	0	0(0)	1(0)	1(0)	1(0)	1(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	1(0)	0	0(0)	1(0)
3 балла	0	0(0)	1(0)	5(0)	4(5)	3(0)	1	1	0(0)	0	2(0)	7(3)	3	0(0)	2(0)
4 балла	0	2(0)	8(0)	10(5)	9(7)	7(4)	5	8	4(4)	7	7(9)	13(11)	7	0(0)	6(0)
5 баллов	0	9(0)	10(3)	12(12)	16(15)	16(4)	15	19	21(21)	14	20(22)	14(17)	24	1(0)	11(0)
6 баллов	3	11(14)	11(14)	10(19)	13(15)	11(20)	16	17	20(21)	16	14(24)	11(23)	15	4(0)	11(11)
7 баллов	3	7(14)	7(10)	7(10)	5(7)	8(12)	8	8	10(11)	5	8(7)	8(3)	6	6(5)	5(11)
8 баллов	10	25(34)	18(31)	13(21)	16(23)	17(36)	22	18	16(18)	28	19(18)	13(20)	13	19(15)	17(32)
9 баллов	21	16(17)	13(28)	11(14)	11(7)	9(12)	12	7	7(11)	9	7(4)	8(3)	7	22(15)	13(26)
10 баллов	21	11(10)	8(7)	9(14)	5(5)	6(0)	2	4	4(0)	2	0(0)	3(0)	3	17(35)	7(16)
11 баллов	24	4(0)	2(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	0(0)	0	13(20)	2(0)
12 баллов	17	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	0(0)	0	13(5)	0(0)
															Спектр экологических
Не охаракториз. виды	31	51(45)	55(52)	62(67)	57(67)	54(55)	55	58	49(39)	60	52(42)	50(71)	60	39(45)	56(53)
1 балл	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)
2 балла	0	0(0)	0(0)	1(0)	1(0)	1(0)	0	0	0(0)	0	1(0)	2(0)	1	0(0)	0(0)
3 балла	0	0(0)	6(7)	2(2)	2(0)	1(0)	0	1	0(0)	0	0(0)	7(0)	1	3(0)	3(0)
4 балла	3	4(3)	4(10)	3(5)	3(2)	2(3)	3	4	1(0)	5	1(0)	4(6)	2	4(0)	4(0)
5 баллов	0	4(3)	3(3)	3(2)	4(3)	2(0)	3	2	5(11)	0	4(7)	4(0)	0	6(5)	4(0)
6 баллов	14	10(10)	6(7)	4(7)	5(3)	5(10)	10	6	11(18)	7	10(13)	5(9)	8	13(15)	6(16)
7 баллов	41	22(34)	15(10)	16(10)	18(18)	20(19)	20	24	25(21)	21	25(31)	17(11)	21	31(30)	20(26)
8 баллов	10	9(3)	10(10)	9(7)	9(7)	13(13)	9	5	9(11)	7	7(7)	9(3)	7	6(5)	6(5)
9 баллов	0	0(0)	0(0)	1(0)	1(0)	0(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	1(0)	0	0(0)	0(0)
															Спектр экологических груп
Не охаракториз. виды	14	25(24)	27(28)	25(14)	24(20)	28(29)	25	24	20(18)	23	23(20)	27(40)	28	19(15)	29(26)
1 балл	0	0(0)	1(0)	1(0)	1(0)	1(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	3(0)	0	0(0)	1(0)
2 балла	0	1(0)	6(7)	4(5)	5(3)	1(0)	1	4	0(0)	2	0(0)	9(3)	2	3(0)	5(0)
3 балла	0	1(0)	8(7)	4(2)	3(2)	6(6)	2	2	2(0)	2	4(2)	7(6)	4	6(0)	4(0)
4 балла	10	8(10)	7(14)	6(10)	7(8)	10(16)	8	5	6(4)	7	7(2)	8(9)	7	13(20)	6(21)
5 баллов	28	14(7)	13(7)	11(12)	10(12)	10(13)	11	11	11(14)	9	11(11)	11(11)	10	14(10)	13(5)
6 баллов	14	10(14)	8(7)	13(12)	11(12)	12(6)	9	12	12(11)	9	7(13)	10(11)	12	18(10)	15(0)
7 баллов	17	16(21)	14(17)	14(17)	17(20)	13(6)	16	20	21(18)	19	20(18)	13(14)	19	11(15)	13(16)
8 баллов	14	16(17)	13(10)	14(26)	15(17)	16(19)	21	16	19(18)	21	22(22)	9(6)	14	13(25)	9(21)
9 баллов	3	8(7)	2(3)	7(2)	8(7)	4(3)	7	6	9(18)	7	6(11)	2(0)	4	4(5)	4(11)
															Спектр экологически
Не охаракториз. виды	0	11(10)	11(14)	17(12)	13(13)	13(16)	10	12	12(4)	12	13(9)	10(11)	7	10(5)	13(16)
1 балл	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0	0(0)	0	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)
2 балла	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0	0	1(0)	0	1(0)	0(0)	1	0(0)	1(0)
3 балла	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(3)	0	0	1(0)	0	0(0)	0(0)	1	0(0)	0(0)
4 балла	0	9(7)	3(3)	1(2)	5(5)	7(6)	10	10	16(29)	7	14(22)	4(3)	12	3(0)	8(0)
5 баллов	0	8(3)	4(3)	1(2)	4(3)	6(6)	7	7	14(7)	12	12(16)	5(0)	8	1(0)	5(0)
6 баллов	17	10(14)	12(14)	10(19)	8(15)	17(19)	13	10	10(14)	9	14(13)	12(23)	18	14(15)	13(16)
7 баллов	55	47(52)	48(45)	38(36)	45(30)	37(39)	41	45	33(32)	40	31(27)	43(49)	37	57(70)	45(58)
8 баллов	24	12(14)	19(17)	26(26)	18(27)	11(6)	16	16	11(11)	19	11(11)	22(14)	12	14(5)	13(5)
9 баллов	3	3(0)	3(3)	6(2)	6(7)	6(3)	3	1	1(4)	2	2(2)	3(0)	3	1(5)	3(5)
															Спектр э
Не охаракториз. виды	4	4(0)	3(3)	6(4)	4(5)	4(4)	3	---	2(0)	2	2(2)	3(0)	3	2(0)	1(0)
Водная	29	4(0)	1(0)	1(2)	1(0)	1(0)	---	---	---	---	---	---	---	18(29)	2(0)
Водно-болотная	68	35(52)	33(41)	30(45)	27(25)	21(32)	22	16	16(7)	16	13(4)	17(6)	12	48(62)	23(58)
Черноольховая	---	26(38)	15(34)	12(19)	17(27)	21(40)	29	28	27(46)	35	27(33)	13(23)	20	24(10)	21(42)
Лугово-опушечная	---	38(41)	56(55)	43(31)	46(51)	56(52)	56	65	45(64)	54	48(52)	61(89)	50	31(10)	59(42)
Сорная	---	2(0)	4(0)	12(10)	11(12)	4(0)	3	5	6(0)	7	6(2)	6(3)	6	---	4(0)
Боровая	---	2(0)	---	4(5)	4(2)	1(0)	1	---	---	---	1(0)	5(0)	2	---	1(0)
Бореальная	---	---	---	---	1(0)	1(0)	2	2	2(0)	---	4(4)	1(0)	4	---	---
Неморальная	---	13(7)	3(0)	3(2)	5(7)	13(12)	12	12	27(29)	21	25(33)	7(3)	24	---	11(0)

U1c1	U1c2	U1d	U2	U3a	U3b1	U3b2	U3b3	U3c	U4a	U4b	U4cd	U4e	U5a	U5b	U5c	U5d
13	7	10	21	18	23	38	25	4	54	25	59	32	11	10	9	11
87	60	66	82	72	108	85	103	88	83	165	27	184	47	105	108	55
32	н/опр	50	26	20	20	27	31	н/опр	31	50	27	73	32	33	45	28
упп по отношению к увлажнению почвы																
15(13)	13	15(10)	23(19)	26(25)	16(15)	21(22)	24(32)	21	18(26)	24(22)	21(27)	25(21)	28(22)	35(30)	24(29)	38(46)
0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0(0)	0(0)
0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	1(0)	0(0)	1(0)	0(0)	1(3)	1(0)	0(0)
0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	1(0)	3(0)	1(0)	2(0)	0(0)	16(21)	7(2)	7(0)
2(0)	2	0(0)	1(0)	0(0)	3(0)	5(4)	6(6)	5	11(10)	10(8)	6(10)	10(8)	13(19)	19(30)	19(20)	18(18)
2(0)	3	2(2)	15(19)	21(15)	19(10)	20(11)	20(23)	14	31(23)	19(14)	20(27)	10(11)	32(31)	17(15)	20(27)	20(21)
10(3)	5	5(2)	18(23)	19(35)	15(20)	16(26)	16(23)	13	18(26)	12(20)	21(19)	13(21)	15(19)	7(0)	15(11)	9(4)
12(6)	10	9(6)	11(15)	15(10)	11(20)	14(11)	14(10)	13	11(10)	10(8)	10(8)	5(3)	9(6)	2(0)	6(7)	4(7)
20(25)	20	17(18)	15(15)	10(15)	14(25)	13(19)	12(6)	21	7(3)	13(14)	10(8)	15(21)	2(3)	0(0)	5(4)	2(0)
23(38)	27	29(36)	12(8)	7(0)	17(10)	7(7)	9(0)	11	2(3)	9(12)	10(2)	13(13)	2(0)	2(0)	3(0)	2(4)
12(16)	15	17(18)	5(0)	1(0)	6(0)	4(0)	0(0)	3	0(0)	1(2)	1(0)	6(3)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
2(0)	3	5(6)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
1(0)	2	3(2)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
упп по отношению к закислению почвы																
43(47)	40	39(40)	48(31)	44(35)	44(40)	44(56)	43(42)	49	39(35)	47(46)	39(35)	58(71)	38(34)	56(64)	40(51)	42(50)
0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0(0)	0(0)
2(0)	0	2(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0	0(0)	1(0)	1(0)	1(0)	4(0)	2(3)	2(2)	7(11)
3(6)	3	6(4)	0(0)	0(0)	3(0)	1(0)	4(3)	2	2(0)	5(4)	6(4)	8(0)	4(3)	9(12)	12(18)	13(14)
5(0)	3	2(2)	1(0)	0(0)	1(0)	1(0)	2(0)	2	2(0)	4(2)	3(0)	4(8)	2(0)	5(3)	3(0)	7(7)
7(9)	10	9(12)	2(0)	7(5)	7(5)	4(0)	7(3)	5	5(3)	5(6)	8(8)	4(0)	6(9)	7(6)	6(2)	7(4)
13(13)	15	15(16)	12(19)	13(10)	11(20)	11(7)	11(13)	8	11(13)	8(8)	9(13)	3(8)	13(9)	4(3)	9(4)	4(4)
23(25)	25	26(24)	30(42)	26(40)	27(35)	31(30)	27(26)	26	33(32)	19(24)	28(31)	13(11)	23(31)	10(9)	21(22)	15(7)
2(0)	3	2(2)	6(8)	10(10)	7(0)	9(7)	6(13)	7	8(16)	10(10)	7(10)	8(3)	9(13)	7(0)	7(0)	5(4)
1(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
по отношению к содержанию азота в почве																
22(25)	27	23(20)	23(15)	25(15)	21(20)	24(30)	27(26)	30	18(19)	27(30)	24(23)	31(42)	19(16)	34(36)	26(24)	24(29)
0(0)	0	2(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	1(0)	0(0)	1(0)	0(0)	4(3)	0(0)	0(0)
6(3)	3	3(4)	0(0)	1(0)	2(0)	0(0)	2(0)	2	1(0)	4(6)	3(2)	9(3)	0(0)	16(24)	13(11)	22(14)
7(6)	5	8(6)	0(0)	1(0)	5(0)	4(0)	6(3)	0	6(0)	10(2)	10(10)	10(0)	15(13)	15(6)	18(24)	20(25)
15(16)	15	12(16)	6(8)	6(5)	12(10)	8(15)	10(6)	8	7(10)	8(6)	11(8)	6(11)	9(6)	7(9)	10(9)	7(11)
10(13)	8	11(12)	10(4)	10(10)	12(5)	8(7)	12(10)	13	11(13)	13(10)	11(13)	12(11)	17(19)	11(12)	12(13)	11(4)
9(9)	13	14(16)	12(12)	11(10)	11(10)	12(7)	11(6)	11	12(10)	12(12)	12(13)	9(11)	11(9)	6(6)	8(11)	7(7)
15(9)	12	14(8)	22(31)	24(40)	19(25)	24(26)	17(35)	18	20(32)	16(24)	15(21)	12(21)	17(19)	4(0)	7(2)	5(7)
10(19)	13	14(16)	18(15)	15(15)	11(25)	15(11)	13(6)	11	18(10)	8(8)	11(8)	9(3)	9(13)	3(3)	5(2)	4(4)
5(0)	3	2(2)	9(15)	7(5)	7(5)	6(4)	3(6)	6	6(6)	2(2)	3(2)	2(0)	4(6)	0(0)	1(2)	0(0)
групп по отношению к освещенности																
13(16)	10	11(12)	12(4)	13(5)	8(10)	9(7)	11(6)	15	5(3)	11(10)	9(6)	15(11)	6(3)	14(12)	10(4)	7(4)
0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)
0(0)	0	2(0)	2(4)	4(0)	3(0)	2(0)	3(10)	1	7(10)	2(0)	3(6)	0(0)	6(9)	1(0)	2(0)	2(4)
2(0)	0	0(0)	1(0)	7(0)	3(0)	7(4)	6(6)	2	7(6)	3(2)	9(10)	0(0)	9(13)	2(0)	5(9)	4(4)
9(6)	10	9(8)	21(31)	24(50)	19(25)	25(30)	23(32)	10	25(39)	14(16)	21(33)	2(3)	32(31)	3(0)	10(11)	13(14)
5(3)	7	5(6)	11(15)	15(10)	10(15)	13(15)	13(16)	3	18(16)	8(12)	14(21)	4(0)	19(22)	9(12)	14(13)	20(25)
14(13)	15	14(12)	12(12)	11(15)	12(15)	13(22)	14(13)	14	12(10)	12(16)	15(12)	15(24)	13(9)	12(12)	15(20)	22(21)
43(63)	53	55(56)	34(27)	22(15)	39(30)	27(19)	27(13)	46	22(13)	37(36)	29(12)	45(50)	13(9)	38(39)	36(31)	29(29)
13(0)	3	3(4)	5(4)	3(5)	5(5)	1(4)	3(3)	7	2(3)	11(8)	2(2)	16(13)	2(3)	16(15)	8(11)	4(0)
1(0)	2	3(2)	1(4)	1(0)	2(0)	2(0)	1(0)	1	1(0)	3(0)	1(0)	2(0)	0(0)	5(9)	0(0)	0(0)
лого-ценотических групп																
2(0)	---	2(2)	---	1(0)	2(0)	1(0)	---	3	1(0)	2(2)	---	1(3)	---	5(0)	1(2)	2(4)
3(0)	5	9(8)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
34(50)	40	42(52)	20(4)	4(0)	21(10)	11(7)	8(3)	17	4(0)	15(14)	5(4)	28(16)	---	1(0)	3(2)	2(0)
33(38)	33	29(30)	30(38)	25(25)	30(50)	28(30)	22(10)	29	17(16)	18(18)	22(15)	15(24)	8(9)	---	7(4)	5(4)
41(44)	41	32(34)	40(42)	38(30)	41(55)	37(34)	37(13)	55	31(19)	49(34)	40(19)	60(82)	14(12)	55(63)	50(39)	23(12)
3(0)	---	---	4(0)	1(0)	1(0)	---	1(0)	2	1(0)	5(2)	1(0)	4(0)	---	4(0)	---	---
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	2(4)	2(0)	1(0)	2(0)	15(21)	6(4)	9(14)
8(3)	5	5(2)	2(0)	7(0)	6(5)	6(0)	11(6)	2	7(3)	6(6)	10(11)	2(0)	17(6)	10(9)	14(20)	29(39)
7(3)	8	11(2)	34(54)	49(70)	30(30)	45(59)	44(77)	20	57(77)	22(38)	41(67)	3(0)	67(81)	10(6)	27(31)	35(32)

Приложение 7. Общая схема сукцессий растительности в пойме р.Нерусса.



Условные обозначения:

– типы фитохор, выявленные в современной растительности поймы.

– предполагаемые типы фитохор, отсутствующие в современной растительности поймы.

– первичная сукцессия растительности, выявленная по демографическим показателям древесной и кустарниковой синузий.

– первичная сукцессия растительности, прогнозируемая на основе представлений о русловых процессах.

– вторичные сукцессии, выявленные по демографическим показателям древесной и кустарниковой синузий.

– антропогенные нарушения растительности.

– разрушение фитохор переработанной поймы в ходе русловых процессов.

П/луг – послелуговые фитохоры

П/руб – послерубочные фитохоры