

УДК 630*182: 630*907.32

О 93

ББК 28.588

ISBN 5-89176-083-5

Коллектив авторов

ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА

В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. – М.: Научный мир, 2000 г. – 196 с.

В книге представлены результаты анализа различных показателей биоразнообразия лесного покрова заповедных территорий в центре Европейской России в подзонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Оценка биоразнообразия основана на методических подходах, вытекающих из современных представлений о растительном покрове (концепция иерархического континуума). Дан обзор развития концепции и приведены ее основные положения. Благодаря использованию системы иерархических единиц показано значение разных факторов (экологических, фитоценологических, зоогенных, антропогенных) для поддержания современного биоразнообразия.

Проведена оценка альфа-, бета- и гамма-разнообразия лесного покрова, а также структурного разнообразия в пяти заповедниках. Дано представление о потенциальной флоре отдельных пространственных единиц лесного покрова, а также прогнозы развития лесного покрова при заповедном режиме. Показана роль различных способов хозяйствования в поддержании биоразнообразия лесного покрова.

Табл. 56. Ил. 50. Цвет. ил. 7. Библ. 456 назв.

Ответственный редактор:

Л.Б. Заугольнова

Авторы:

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Евстигнеев О.И., Торопова Н.А., Смирнов В.Э., Шепелева С.А., Пчелинцева О.В., Славгородский А.В., Глухова Е.М., Пономаренко Е.В., Есипова Е.С., Офман Г.Ю., Романовский А.М., Сарычева Е.П.

Рецензенты:

доктор биол. наук В.Г. Онитченко, доктор биол. наук Н.И. Шорина

© Коллектив авторов, 2000

© Научный мир, 2000

ISBN 5-89176-083-5

Научное издание

Коллектив авторов

ОЦЕНКА И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА В ЗАПОВЕДНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

«Научный мир». 119890. Москва, Знаменка, 11/11

Тел./факс (095) 291-28-47. E-mail: naumir@ben.irex.ru. Internet: www.rfbr.ru

ЛР № 030671 от 09.12.95 г. Гигиеническое заключение № 77.99.6.953.П.3619.6.99 от 29.06.1999 г.

Подписано к печати 20.04.2000. Формат 60×88/8. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,5.

Тираж 500 экз. Заказ 450

Издание отпечатано в типографии

ООО «ПОЛИМАГ», Москва, Дмитровское ш., 107

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

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

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

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

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

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

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

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

6.5. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников

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

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

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

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

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

Абногенные микросайты

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

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

Таблица 6.6

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

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

Размер площадок – 0.25 кв. м

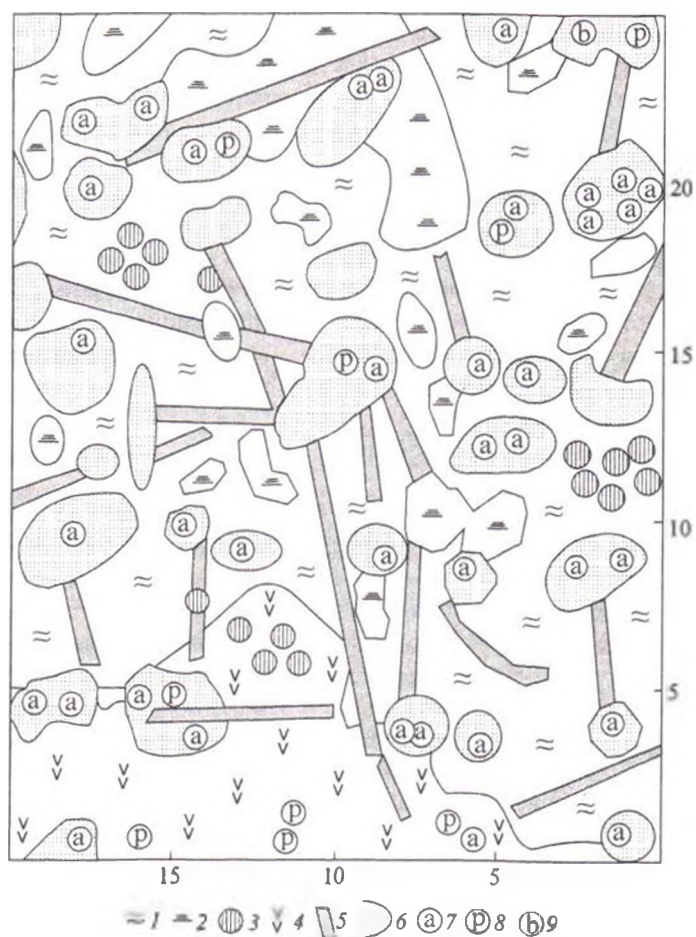


Рис.6.5. Фрагмент горизонтальной структуры "кочкарного" черноольшаника

Заповедник, кв. 4, выд. 28. 1 – мелководье (затопляемые участки); 2 – сплавинки; 3 – осоковые кочки; 4 – переувлажненные (подтапливаемые) участки почвы; 5 – валеж; 6 – ольховые кочки; 7 – основания стволов ольхи черной; 8 – основания стволов ели обыкновенной; 9 – основания стволов березы пушистой. Площадь – 500 кв. м

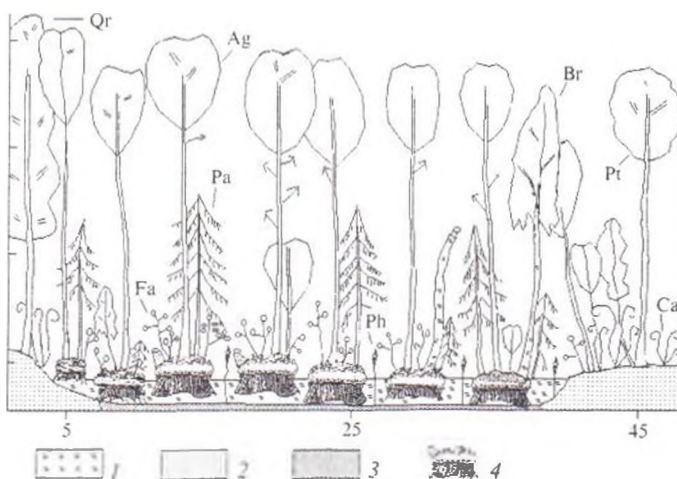


Рис.6.6. Фрагмент вертикальной структуры "кочкарного" черноольшаника

Заповедник, кв. 4, выд. 28. Названия растений: Ag – *Alnus glutinosa*, Pa – *Picea abies*, Br – *Betula pubescens*, Qr – *Quercus robur*, Pt – *Populus tremula*, Ca – *Corylus avellana*, Fa – *Frangula alnus*, Ph – *Phragmites australis*. 1 – вода; 2 – торфяно-глеевые почвы на суглинках; 3 – торфяно-перегонные почвы; 4 – пьедестал черноольховой кочки. Глубина профиля – 5 м. По вертикали – высота сообщества (м), по горизонтали – протяженность профиля (м)



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

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

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

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

Биогенные микросайты

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

Таблица 6.7

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

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

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

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

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

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

Таблица 6.8

Сходство видового состава растительности микросайтов в черноольшанике (%)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Заключение

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

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

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

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

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

Заключение

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

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

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

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

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

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

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