
ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.9

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ В ЮЖНОМ НЕЧЕРНОЗЕМЬЕ РОССИИ

© Ю. А. Семенищенков
Yu. A. Semenishchenkov

Phytocoenotic diversity and ecological features of communities
of floodplain oak forests in the Southern Nechernozemye of Russia

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет им. акад. И. Г. Петровского», кафедра биологии
241036, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: yuricek@yandex.ru

Аннотация. В статье охарактеризованы экологические особенности местообитаний пойменных гигрофитных и гигро-мезофитных дубрав Южного Нечерноземья России в контексте флористической классификации растительности. Эти леса представляет асс. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015, в пределах которой установлены 2 субассоциации и 10 вариантов. Выявлены различия и сходство экологических режимов местообитаний сообществ синтаксонов. Максимальными значениями видового богатства характеризуются отдельные сообщества вар. *F. u.-Q. r. typicum Vincetoxicum hirsudinaria* (69 видов) и *F. u.-Q. r. veronicetosum typica* (68). По результатам регрессионного анализа, зависимость видового богатства от значений ведущих экологических факторов на значимом уровне не выявляется. Это указывает на возможный больший вклад антропогенного воздействия на формирование флористического состава. Минимальными показателями видового богатства отличается вариант дубрав с обеднённым флористическим составом *F. u.-Q. r. typicum inops* (13), что объясняется неполночленностью флористического состава искусственных дубовых лесов в пойме, отнесённых к этому варианту. С возрастанием видового богатства экспоненциально растут значения индекса выровненности Шеннона-Уивера в сообществах. Это отвечает общеизвестной тенденции снижения вклада отдельных видов в состав сообщества при возрастании общего количества видов.

Ключевые слова: пойменные дубравы, синтаксономия, экологические шкалы, Южное Нечерноземье России.

Abstract. The article described the environmental features of the habitats of floodplain hygrophite and hygro-mezophyte oak forests of Southern Nechernozemye of Russia in context of floristic approach of classification of vegetation. These forests presents the ass. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015, within which 2 subassociations and 10 variants established. Differences and similarities of environmental regimes of habitats of syntaxa identified. Maximum species richness characteristic for communities of variants *F. u.-Q. r. typicum Vincetoxicum hirsudinaria* (69 species) and *F. u.-Q. r. veronicetosum typica* (68). Based on the results of the regression analysis the dependence of species richness from leading environmental factors on a meaningful level not detected. This indicates a possible greater contribution of anthropogenic influence on the formation of floristic composition. Minimum rates of species richness differed a variant *F. u.-Q. r. typicum inops* (13), wich combines communities with poor floristic composition of artificial oak forests in the floodplain. With increased richness of species exponentially grows value of Shannon-Weaver index in communities. It is in the well-known trends of declining of contribution of specific species in the community structure while increasing the total number of species.

Keywords: floodplain forests, syntaxonomy, ecological scales, Southern Nechernozemye of Russia.

DOI: 10.22281/2307-4353-2018-4-39-50

Введение

Пойменные дубравы – важная часть фитоценотического разнообразия Южного Нечерноземья России. Они сохранились небольшими фрагментами в долинах наиболее крупных рек данного региона – Десны и Ипути и являются конечным этапом сукцессионного преобразования краткотрапляемых пойм (Растительность..., 1980). По Лесному кодексу РФ (2018), пойменные леса относятся к категории защитных (ранее – леса I группы), что ограничивает их хозяйственное использование. Именно с редкостью и невозможностью прямого хозяйствен-

ного использования связана и слабая изученность пойменных лесов в регионе до настоящего времени: их типология разрабатывалась только на примере отдельных небольших регионов, а данные о фитоценоотическом разнообразии разрознены.

Согласно обобщенной типологии дубовых лесов европейской части СССР (Основные..., 1947), в группе пойм выделена одна хозяйственная группа типов: *пойменные дубравы*, которые встречаются в зоне смешанных лесов, в лесостепной и степной зонах. Позднее (Основные..., 1987) в составе данной группы для Европейской России выделены *дубравы ландышево-злаковые, лециновые, широколиственные, злаково-разнотравные, ежевикковые, крапивные, тальвежные (таволговые (?)), ольховые*.

Б. В. Гроздов (1950 : 38–39) описал в Брянском лесном массиве два типа пойменных дубрав «в местах с проточно-грунтовыми водами» на слабозвитых песчаных и суглинисто-супесчаных почвах. *Дубняк разнотравный с ясенем* формируется на пониженных местоположениях речных пойм со слабо-развитыми аллювиальными суглинисто-супесчаными отложениями со следами оглеения. *Дубняк крапивно-таволговый* характерен для пониженных местоположений в поймах рек, иногда по увалам, на песчаных слабозвитых слоистых пойменных почвах.

А. Д. Булохов (Экологическая..., 1994) для пойм р. Десны и её притоков Болвы и Снежети установил 5 типов пойменных дубрав: *гравилатовая, злаковая, кострцовая, лабзниковая, щучковая*.

А. С. Тихонов (2001 : 215) упоминает для Брянского лесного массива четыре типа пойменных дубрав, объединённых в *пойменную* хозяйственную группу. *Дубняк злаково-пойменный с осиной, сосной* – на высокой пойме на песчаных гравистых отложениях; *дубняк липово-пойменный* – на дерновых супесчаных и суглинистых оптимально увлажнённых почвах; *дубняк ложбиново-пойменный* – в эрозийных ложбинах нижней поймы; *дубняк перегнойно-пойменный* – в пониженных местоположениях на перегнойно-глееватых почвах с проточным увлажнением.

Описывая ландшафтную структуру долины р. Болвы в Брянской области, Л. М. Ахромеев (2001) отмечает, что дубравы и отдельно стоящие деревья дуба встречаются на гривах центральной поймы, по повышенным ровным площадкам в составе 4 типов урочищ. Фактически описанные типы дубовых лесов соответствуют *дубравам ландышевым* и *злаковым*.

Характеризуя единицы природного районирования Смоленской области, Е. С. Немирова и Н. В. Мартынов (2010) отмечают, что на территории юго-запада природного Остёрско-Деснинско-Угранского (южного) района, который занимает юг и юго-восток Смоленской области и включает практически всю территорию, относящуюся к бассейнам рек Остра, Десны, Угры, террасы речных долин часто занимают участки широколиственных лесов, образованные *Acer platanoides* и *Quercus robur*. Под их пологом произрастает *Corylus avellana* и такие виды как *Polygonatum multiflorum*, *P. odoratum*, *Convalaria majalis*, *Paris quadrifolia*.

Специальные исследования в Брянской области показали, что дубравы в долинных ландшафтах сформированы преимущественно ранней формой дуба (*Q. robur f. praecox*) (Сильченко, 2012, 2016). Было продемонстрировано, что площадь пойменных дубрав во второй половине XX в. существенно сократилась, по сравнению с его первой половиной (Природное..., 1975).

В соседнем регионе – Белорусском Полесье – на основании своеобразия местообитаний и фитоценоотических признаков И. Д. Юркевич и др. (1977 : 102–107) выделили пойменные дубравы в самостоятельную субформацию в составе формации дубовых лесов. Главными условиями формирования основных типов пойменных дубрав авторы называют продолжительность, высоту половодий и связанное с ними плодородие почв: *дубрава злаковая* – затопление полыми водами на 40–80 см на срок не более 10 дней; *дубрава ясеневая* – 70–100 см, до 15 дней; *дубрава широколиственная* – 70–100 см, 15–20 дней; *дубрава ольховая* – до 200 см, до 30 дней.

При инвентаризации растительности бассейна Верхнего Днепра синтаксоны флористической классификации пойменных широколиственных лесов приводились для бассейнов Десны и Сожа (Булохов, Соломещ, 1991; Морозова, 1999; Семенищенков, 2005, 2009, 2016; Булохов и др., 2012; и др.). Была обозначена проблема ботанико-географического своеобразия пойменных лесов изучаемого региона и отличия синтаксономических единиц от уста-

новленных в Европе (Семенищенков, 2009, 2016; Лобанов, Семенищенков, в печати). Некоторые ассоциации пойменных широколиственных лесов были рекомендованы к охране в Брянской области (Зелёная книга..., 2012). Однако, специального синтаксономического исследования пойменных лесов в изучаемом регионе с целью обобщения данных по их экологии до сих пор не проводилось.

В настоящей статье охарактеризованы основные экологические различия местообитаний синтаксонов, установленных методом Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), отражающиеся на флористическом составе пойменных дубрав.

Материалы и методы

В 2018 г. авторами создана база данных по распространению пойменных дубрав в Южном Нечерноземье России, в которую вошли геоботанические описания, выполненные авторами в 2018 г., а также ранее опубликованные материалы по синтаксономии пойменных лесов в бассейнах рек Десна и Ипуть (Морозова, 1999; Семенищенков, 2005, 2009, 2016, 2018; Булохов, Семенищенков, 2008; Булохов, Харин, 2008; Кузьменко, Семенищенков, 2011).

Река Десна в пределах Южного Нечерноземья России берёт свое начало на Смоленско-Московской гряде и протекает на территории Смоленской и Брянской областей России. Протяжённость реки в пределах России – около 564 км (Природа..., 2012).

Правый берег Десны коренной, круто обрывающийся к пойме, которая резко расширяется ниже устья р. Болвы. Левый берег террасирован. До Брянска долина р. Десны имеет три надпойменных террасы, ниже устья р. Болвы – четыре. Ширина поймы р. Десна в пределах области – от 4 до 6 км, а русла – от 50 до 180 м, наибольшая глубина – 12 м. К юго-западу от Брянска, до впадения р. Сейма в Десну (Курская обл.), ширина русла достигает 210 м. В пойме р. Десны обычно хорошо выражены её морфологические части: прирусловая, центральная и притеррасная. По длительности заливания весенними водами пойма Верхней Десны является краткозаливаемой, Средней и Нижней – долгозаливаемой.

Долина р. Десны по геолого-морфологическим условиям разделена на три участка: Верхняя Десна от истока до устья р. Болвы (Брянская обл.), Средняя Десна – от устья р. Болвы до г. Чернигов, и Нижняя Десна – до впадения Десны в р. Днепр. Фактически границы этих участков совпадают с условными границами ботанико-географических областей: Евразийской таёжной, Европейской широколиственнолесной и Евразийской степной (Семенищенков, 2018).

Река Ипуть – левый приток Сожа, протекает по территории Смоленской и Брянской областей. Протяжённость Ипути в пределах России – около 424 км. Ширина долины колеблется от 2,5 до 4,0 км; пойма двусторонняя, местами односторонняя чередующаяся. Её ширина от 400 до 1500 м. Русло реки извилистое, шириной 15–20 м; берега крутые обрывистые. В половодье среднее превышение уровня воды над меженью составляет 2,5 м.

На основе массива из 87 описаний разработана флористическая классификация растительности. Принадлежность синтаксонов к высшим единицам классификации даётся по обзору «Vegetation of Europe...» (Mucina et al., 2016). Подробной характеристике установленных единиц посвящена специальная работа (Семенищенков, Лобанов, в печати), поэтому в данной статье мы даём только краткую характеристику синтаксонов.

Анализ экологических режимов местообитаний сообществ пойменных дубрав выполнен с использованием оптимумных шкал Н. Ellenberg et al. (1992) в программе Indicator для MS Excel (Булохов, Семенищенков, 2006). DCA-ординация растительности проведена в пакете R, интегрированном с программой JUICE (Tichy, 2002).

Названия сосудистых растений даны по П. Ф. Маевскому (2014).

Результаты исследования

Сообщества пойменных гигрофитных и гигро-мезофитных дубрав в районе исследования представляет асс. *Filipendulo ulmariae–Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015 (синонимы: *Filipendulo ulmariae–Quercetum roboris* Polozov et Solo-

meshch 1999 nom. inv., *Convallario majalis–Quercetum roboris* Bulokhov et Kharin 2008, *Ulmo minoris–Quercetum roboris* Bulokhov, Silchenko et Semenishchenkov 2012). Характерные виды (х. в.): *Quercus robur* (доминант), *Filipendula ulmaria*, *Galium physocarpum*, *Lysimachia vulgaris*, *Rubus saxatilis*, *Rosa majalis*, *Swida sanguinea*.

Ассоциация объединяет преимущественно дубовые пойменные леса с участием *Acer platanooides*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*. Дуб обычно представлен ранней формой – *Q. robur* f. *praecox* (Булохов и др., 2012; Сильченко, 2012, 2016).

Возможность отнесения многочисленных сообществ пойменных дубрав района исследования к единой ассоциации объясняется значительной общностью их флористического состава. Специфические условия пойменных местообитаний способствуют формированию смешанного состава ценофлор с участием как зональных неморальных и, в меньшей степени, суббореальных и бореальных видов, так и многочисленных полизональных таксонов, связанных с сообществами ветландов. Возможность сосуществования различных по экологии видов в сообществах пойменных дубрав объясняется и переменностью режима увлажнения, связанного с колебаниями продолжительности и высоты весенних половодий. Последний фактор сказывается на локальном увлажнении верхних горизонтов почвы, которое при длительном единообразном тренде динамики подтопления отражается в изменении флористического состава травяного яруса. В связи с этим можно считать сообщества пойменных дубрав динамичными и весьма изменчивыми по составу и структуре, но, тем не менее, имеющими общие экологические и флористические особенности.

Говоря о характерных видах указанной ассоциации, следует отметить, что их обилие в сообществах сильно варьирует. Однако большинство из них являются постоянными компонентами пойменных лесов, меняющих свою ценотическую роль при временных изменениях экологических условий. Многолетняя динамика последних в пойме сказывается на флористическом составе и позволяет предсказать его возможные перестройки во времени, проследить историю формирования сообществ.

Помимо естественных природных процессов на состав ценофлоры пойменных дубрав влияет антропогенное воздействие: осветление при рубках, вытаптывание, выпас, палы травы, рекреационное использование. Практически во всех перечисленных случаях умеренные нарушения обеспечивают возможность внедрения в сообщества свето- и теплолюбивых, в том числе и синантропных видов травянистых растений, что приводит к «олуговлению» (Булохов, Харин, 2008) и синантропизации ценофлоры на фоне сокращения обилия лесных видов. Некоторые умеренно нарушаемые в течение длительного времени сообщества, расположенные у границ контрастных местоположений в пойме, характеризуются высоким видовым богатством, демонстрируя так называемый «экотонный эффект». В условиях сильного антропогенного стресса видовой состав дубрав, напротив, может значительно сокращаться, что приводит к формированию моно- или олигодоминантных маловидовых сообществ. Такие сообщества также нередко формируются в культурах дуба в речных поймах (Булохов, Харин, 2008).

Различия в локальных экологических условиях местообитаний послужили основой для флористической дифференциации двух субассоциаций в пределах ассоциации.

Субасс. *F. u.–Q. r. veronicetosum longifolii* Semenishchenkov 2015 характеризуется участием в сообществах блока сыролуговых видов (х. в.: *Bromopsis inermis*, *Iris pseudacorus*, *Poa palustris*, *Veronica longifolia*). Обращает внимание существенно бóльшая освещённость под пологом леса в сообществах этой субассоциации, по сравнению с типичной, что связано с разреженной структурой насаждений (рис. 1, синтаксоны 1–4). В пределах субассоциации установлены 4 варианта.

Сообщества вар. *Carex riparia* (х. в.: *Carex riparia*, *C. cespitosa*) опознаются по доминированию в травостое гигрофитной осоки береговой с участием осоки дернистой. Такие сообщества распространены в прирусловой пойме р. Ипать на расстоянии до 100 м от русла (Брянская область, Суражский р-н). Местообитания сообществ варианта отличаются повышенной влажностью и реакцией почвы, по сравнению с другими вариантами (рис. 1, синтаксон 2).

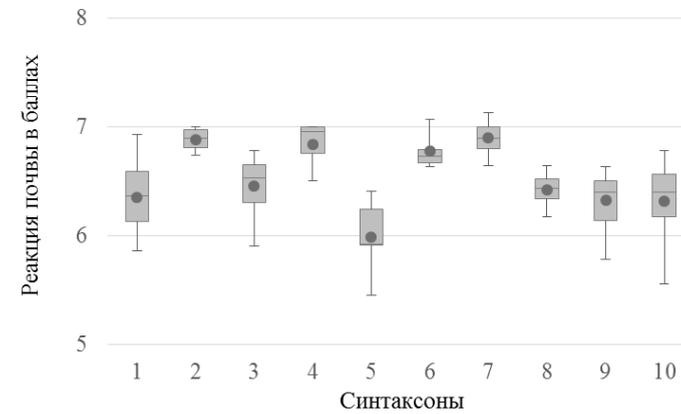
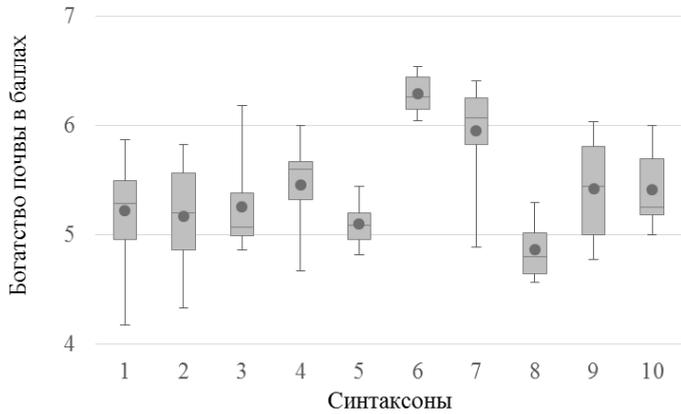
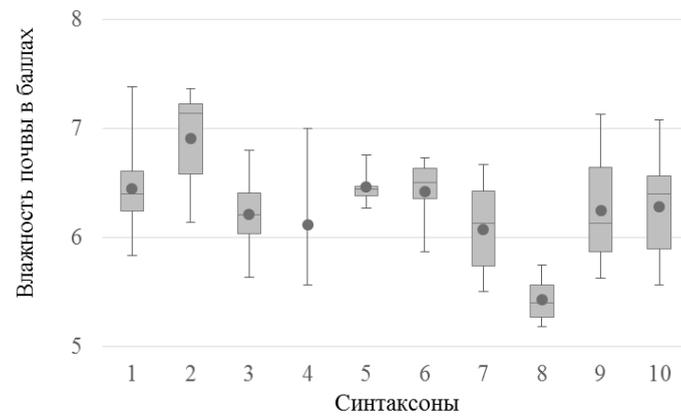
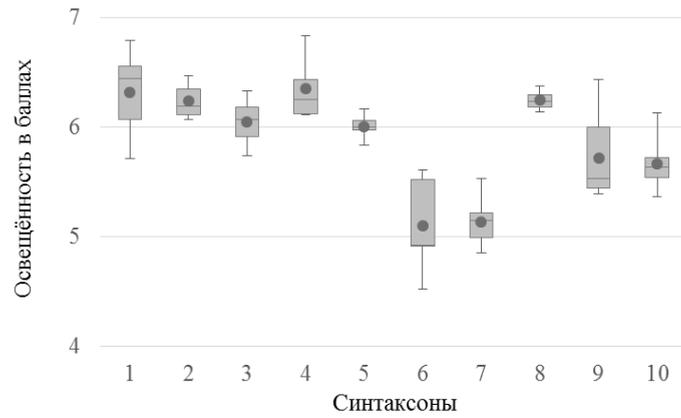


Рис. 1. Экологические амплитуды синтаксонов пойменных дубрав по ведущим экологическим факторам по Н. Ellenberg et al. (1992):

1 – освещённость, 2 – влажность почвы, 3 – богатство почвы минеральным азотом, 4 – реакция почвы.

Обозначения синтаксонов: 1 – субасс. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris veronicetosum longifolii typica* var., 2 – субасс. *F. u.-Q. r. v. l. Carex riparia* var., 3 – субасс. *F. u.-Q. r. v. l. Melampyrum nemorosum* var., 4 – субасс. *F. u.-Q. r. v. l. Ulmus minor* var., 5 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum Athyrium filix-femina* var., 6 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum Fraxinus excelsior* var., 7 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum Ulmus minor* var., 8 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum Vincetoxicum hirsutiflorum* var., 9 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum typica* var., 10 – субасс. *F. u.-Q. r. typicum inops* var.



а



б



в



г



д



е

Рис. 2. Сообщества синтаксонов пойменных дубрав в Южном Нечерноземье России.

Обозначения синтаксонов: а – субасс. *Filipendulo ulmariae–Quercetum roboris veronicetosum longifolii typica* var. (Брянская обл., Выгоничский р-н, левобережная пойма р. Десны у п. Переторги); б – субасс. *F. u.–Q. r. v. l. Carex riparia* var. (Брянская обл., Суражский р-н, правобережная пойма р. Ипуть у д. Беловодка); в – субасс. *F. u.–Q. r. v. l. Melampyrum nemorosum* var. (Брянская обл., Брянский р-н, левобережная пойма р. Десны у с. Хотылёво); г – субасс. *F. u.–Q. r. v. l. Ulmus minor* var. (Брянская обл., Суражский р-н, правобережная пойма р. Ипуть у д. Беловодка); д – субасс. *F. u.–Q. r. typicum Fraxinus excelsior* var. (Брянская обл., Дятьковский р-н, пойма р. Болва у д. Псурь); е – субасс. *F. u.–Q. r. typicum typica* var. (Брянская обл., Рогнединский р-н, левобережная пойма р. Десны у д. Лутовиновка). Фото: Ю. А. Семениченков.

Вар. *Melampyrum nemorosum* (х. в.: *Agrostis tenuis*, *Carex praecox*, *Melampyrum nemorosum*) – антропогенный, объединяющий сообщества, испытывающие рекреационное и периодическое пирогенное воздействие. Угнетение кустарникового яруса при рекреационном использовании или при прогоне скота, палы травы в пойме приводят к повышению освещённости под пологом леса и ведут к «олуговению» ценофлоры. Повышается роль тепло- и светолюбивых луговых и опушечных видов. Это коррелирует со снижением влажности почвы в местообитаниях сообществ этого варианта, по сравнению с типичными (рис. 1, синтаксон 3). Описаны сообщества варианта в городской черте Брянска в центральной и прирусловой пойме р. Десны.

Вар. *Ulmus minor*. Х. в. *Ulmus minor*. Отличительная особенность сообществ варианта – участие редкого в Нечерноземье России европейского температурно-сарматского вида *Ulmus minor* Mill., представленного здесь у северной границы сплошного распространения (Булохов и др., 2012). Сообщества этого варианта описаны на высоких прирусловых поймах р. Ипути и р. Десны. Некоторые из них разреженные, светлые и «олуговельные»; в таких сообществах иногда обильны светолюбивые *Agrostis gigantea*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia* и т. д.

Вар. **typica** не имеет собственных характерных видов и объединяет типичные сообщества ассоциации, которые описаны на гривах, по берегам пересыхающих стариц, у подножия речных террас на расстоянии до 600 м от русла. Такие местообитания характеризуются нестабильным режимом увлажнения почв, сильно варьирующим в разные годы.

Экологические режимы вариантов субассоциации в целом достаточно близки: колебания значений ведущих экологических факторов, определённых по шкалам Х. Элленберга, не превышают 1 балла. При этом типичные сообщества ассоциации, объединённые в составе субасс. *F. u.-Q. r. typicum* имеют общие экологические различия с субасс. *F. u.-Q. r. veronicetosum*. В составе типичной субассоциации установлены 6 вариантов.

Вар. *Athyrium filix-femina* (х. в. *Athyrium filix-femina*, *Campanula patula*, *Dryopteris carthusiana*, *Trifolium medium*) объединяет производные сообщества на месте лесов субассоциации, возникающие под влиянием выпаса или рекреации (рис. 1, синтаксон 5). Описаны они в высокой прирусловой пойме р. Десны и её притоков. Для ценофлоры характерно сочетание свето- и теплолюбивых луговых и опушечных видов с типичными видами мезофитных широколиственных и заболоченных лесов. По освещённости местообитания сообществ варианта близки к субасс. *F. u.-Q. r. veronicetosum*. Присутствие *Athyrium filix-femina*, *Carex pilosa*, *Dryopteris carthusiana* и других лесных видов напоминает о предшествующем антропогенному воздействию составе ценофлоры.

Сообщества вар. *Fraxinus excelsior* (х. в.: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Aegopodium podagraria*, *Polygonatum multiflorum*) описаны в центральной и прирусловой высокой пойме р. Неруссы, прирусловой пойме р. Болвы. Сообщества отличаются самым высоким богатством почвы и самой низкой освещённостью под пологом леса (рис. 1, синтаксон 6). По этим показателям к ним близки и сообщества вар. *Ulmus minor* (х. в. *Ulmus minor*), которые дифференцированы меньшей влажностью почвы (рис. 1, синтаксон 7). В составе этого варианта объединены сообщества с высоким обилием вяза малого, который в отдельных сообществах является сильным эдификатором и может формировать сплошное покрытие, достигая II и I подъярусов древостоя.

Сообщества вар. *Vincetoxicum hirsutinaria* (х. в. *Dactylis glomerata*, *Melandrium album*, *Primula veris*, *Solidago virgaurea*, *Succisa pratensis*, *Vincetoxicum hirsutinaria*) отличает присутствие блока тепло- и светолюбивых луговых и опушечных видов, что связано с разреженностью лесов. Местообитания характеризуются самой высокой освещённостью и самыми низкими значениями почвенного богатства и влажности почвы среди вариантов ассоциации (рис. 1, синтаксон 8). Распространены такие леса на высокой пойме, на возвышенных участках на гривах в условиях кратковременного затопления полыми водами.

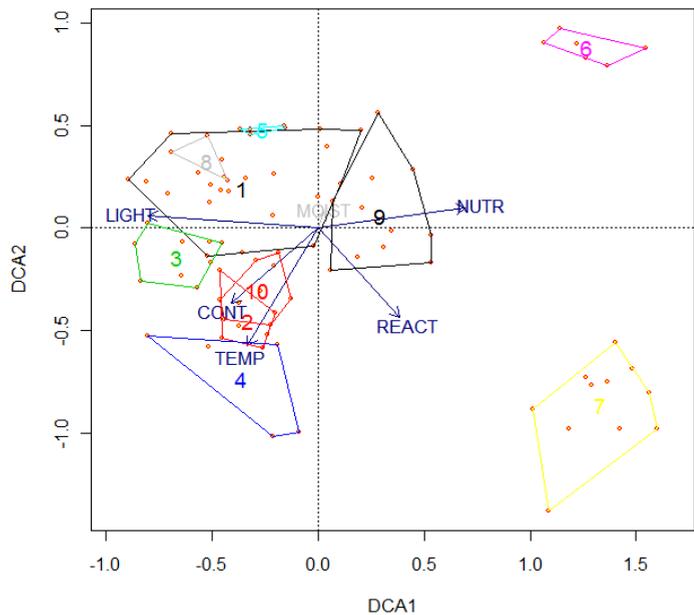
Вар. **typica** объединяет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов. К нему отнесены сообщества, в которых хорошо выражен блок характерных видов ассоциации. Описаны типичные сообщества на высокой прирусловой пойме Десны и её притоков, у подножия террас. Характеризует блок описаний типичного варианта достаточно широкое варьирование значений освещённости, влажности почвы и почвенного богатства минеральным азотом (рис. 1, синтаксон 9).

Вар. **inops** представляет антропогенные и нарушаемые сообщества ассоциации, возникающие в культурах дуба в прирусловой высокой пойме Десны и её притоков в г. Брянске. Эти леса отличаются низким видовое богатство, которому способствуют рекреационное использование и выпас. Основными доминантами являются *Glechoma hederacea* и *Deschampsia cespitosa*, в отдельных сообществах – *Agrostis tenuis*, *Carex praecox*, *Convallaria majalis*, *Festuca gigantea*. Показательным является близость экологических режимов местообитаний сообществ данного варианта к типичному, что указывает на их генетическую связь (рис. 1, синтаксон 10).

В целом варьирование значений средних баллов экологических факторов для сообществ всех синтаксонов пойменных дубрав не превышает 1,5 балла, что свидетельствует о значительном сходстве экологических условий местообитаний.

Описанные выше экологические тренды подтверждаются и DCA-ординацией установленных синтаксонов (рис. 3).

Рис. 3. Диаграмма DCA-ординации (оси 1–2) синтаксонов пойменных дубрав. Обозначения векторов экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещённость, MOIST – влажность почвы, NUTR – богатство почвы минеральным азотом, REACT – реакция почвы, TEMP – температурное число (определены по шкалам Н. Ellenberg et al., 1992).



Типичные сообщества вар. *F. u.-Q. r. typicum typica* (9) дифференцируются от вар. *F. u.-Q. r. veronicetosum longifoliae typica* (1) на градиенте почвенного богатства минеральным азотом и занимают местообитания с более богатыми почвами. Одновременно с этим, сообщества вар. *F. u.-Q. r. v. l. typica*, как

правило, характеризуются большей освещённостью под пологом леса, способствующей «олуговению» ценофлоры. Фактором дифференциации вар. *F. u.-Q. r. v. l. Melampyrum nemorosum* (3) является еще более возрастающее значение освещённости, что проявляется в увеличении в составе травяного яруса доли луговых и опушечных тепло- и светолюбивых видов. Тренд к термофильности проявляется в дифференциации вариантов *F. u.-Q. r. v. l. Carex riparia* (2) *F. u.-Q. r. v. l. Ulmus minor* (4), сообщества которых обычно характеризуются несомкнутыми древостоями с возрастающей освещённостью. Гелиофитный состав ценофлоры характерен и для разреженных дубрав вар. *F. u.-Q. r. typicum Vincetoxicum hirsutaria* (8). К сообществам вариантов *F. u.-Q. r. v. l. Carex riparia* и *F. u.-Q. r. v. l. Ulmus minor* на диаграмме примыкают и маловидовые сообщества вар. *F. u.-Q. r. typicum inops* (10). При этом

вар. *F. u.-Q. r. v. l. Ulmus minor* имеет наиболее термофильный и континентальный состав ценофлоры, что соотносится с преимущественно «южным» распространением его сообществ.

На диаграмме ординации сообщества вар. *F. u.-Q. r. typicum Athyrium filix-femina* (5) соседствуют с типичным вариантом *F. u.-Q. r. v. l. typica* (1). Эти синтаксоны сближает насыщенность ценофлор видами разных экологических групп и в целом высокое видовое богатство. Однако характерные виды субасс. *F. u.-Q. r. v. l.* в ценофлоре данного варианта практически отсутствуют, что не оправдывает его отнесение к этой субассоциации.

Среди вариантов типичной субассоциации наиболее богатые почвы характерны для сообществ вар. *F. u.-Q. r. typicum Fraxinus excelsior* (6). Местообитания разреженных лесов с участием вяза малого вар. *F. u.-Q. r. typicum Ulmus minor* (7) отличают почвы с наиболее основной реакцией. Эти два варианта наиболее самобытны по составу ценофлор, что демонстрирует их изолированность на диаграмме. Показательны экологические и флористические различия вар. *F. u.-Q. r. typicum Ulmus minor* с вар. *F. u.-Q. r. v. l. Ulmus minor* (4), что оправдывает отнесение лесов с участием вяза малого к разным субассоциациям и демонстрирует искусственность общей единицы классификации, объединяющей сообщества с *U. minor*.

В целом ось DCA1 ординации можно рассматривать как градиент почвенного богатства минеральным азотом и освещенности, ось DCA2 – комплексный градиент температуры, континентальности климата и реакции почвы.

Основные показатели флористического разнообразия – видовое богатство и выровненность обилия видов в сообществах установленных синтаксонов значительно варьируют (табл.).

Показатели флористического разнообразия синтаксонов пойменных дубрав

Таблица

Показатели	Количество описаний	Видовое богатство		Среднее видовое богатство	Индекс Шеннона-Уивера
		Минимальное	Максимальное		
Субасс. <i>F. u.-Q. r. veronicetosum longifoliae</i>					
<i>typica</i>	22	20	68	38,2±10,26	2,4±0,40
<i>Carex riparia</i>	6	19	41	34,6±8,31	1,8±0,23
<i>Melampyrum nemorosum</i>	8	16	24	26,1±5,28	2,2±0,25
<i>Ulmus minor</i>	5	14	40	22,4±10,53	1,8±0,41
Субасс. <i>F. u.-Q. r. typicum</i>					
<i>Athyrium filix-femina</i>	5	32	53	42,8±7,85	2,6±0,27
<i>Fraxinus excelsior</i>	6	28	44	36,2±5,31	3,0±0,24
<i>Ulmus minor</i>	11	15	23	18,0±2,45	2,0±0,11
<i>Vincetoxicum hirsutinaria</i>	4	48	69	55,5±9,26	3,1±0,25
<i>typica</i>	11	17	52	27,1±11,21	2,2±0,42
<i>inops</i>	9	13	24	18,7±3,19	2,0±0,19

Максимальными значениями видового богатства характеризуются отдельные сообщества вар. *F. u.-Q. r. typicum Vincetoxicum hirsutinaria* (69) и *F. u.-Q. r. veronicetosum typica* (68). Эти синтаксоны имеют и наиболее высокие показатели среднего видового богатства (55,5±9,26 и 38,2±10,26 соответственно). Можно предположить, что видовое богатство сообществ связано с высокой освещенностью и умеренными нарушениями сообществ. Однако, по результатам регрессионного анализа, зависимость видового богатства от значений ведущих экологических факторов на значимом уровне не выявляется. Это указывает на возможный больший вклад антропогенного воздействия на формирование флористического состава. Минимальными показателями видового богатства отличается вариант дубрав с обедненным флористическим составом *F. u.-Q. r. typicum inops* (13), что объясняется неполноценностью флористического состава искусственных дубовых лесов в пойме, отнесенных к этому варианту.

С возрастанием видового богатства экспоненциально растут значения индекса выровненности Шеннона-Уивера в сообществах (рис. 4). Это отвечает общеизвестной тенденции снижения вклада отдельных видов в состав сообщества при возрастании общего количества видов (Уиттекер, 1980).

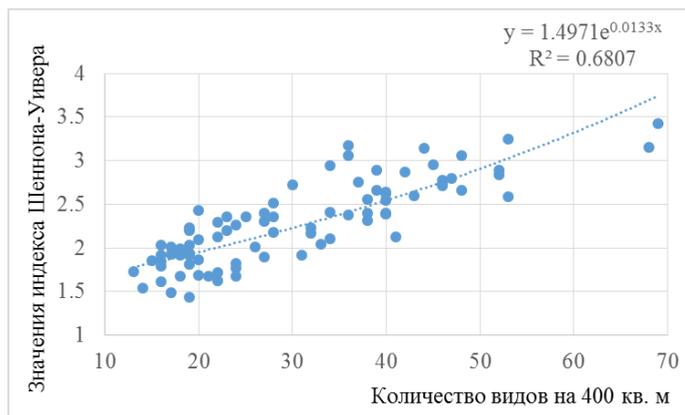


Рис. 4. Зависимость значений индекса Шеннона-Уивера от видового богатства сообществ пойменных дубрав.

Заключение

Сообщества пойменных гигрофитных и гигро-мезофитных дубрав в Южном Нечерноземье России представляет единая асс. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015, многочисленные сообщества которой характеризуются значительной общностью флористического состава. Установленные в пределах ассоциации 2 субассоциации и 10 вариантов имеют определённые различия по экологическим режимам местообитаний, которые могут сказываться на показателях флористического разнообразия. Тем не менее, по результатам регрессионного анализа, зависимость видового богатства от значений ведущих экологических факторов на значимом уровне не выявляется. Это указывает на возможный большой вклад антропогенного воздействия на формирование флористического состава. С возрастанием видового богатства экспоненциально растут значения индекса выровненности Шеннона-Уивера в сообществах. Это отвечает общеизвестной тенденции снижения вклада отдельных видов в состав сообщества при возрастании общего количества видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-44-320003 р_а «Многолетняя динамика и механизмы восстановления пойменных широколиственных лесов в бассейнах рек Десны и Сожа (в пределах Российской Федерации)».

Список литературы

- Ахромеев Л. М. 2001. Ландшафтная структура поймы р. Болвы в пределах Брянской области // Вестник Воронежского гос. ун-та. Сер.: География, Геоэкология. № 1. С. 61–66. [Akhromeev L. M. 2001. Landshaftnaya struktura поймы r. Bolvy v predelakh Bryanskoi oblasti // Vestnik Voronezhskogo gos. un-ta. Ser.: Geografiya, Geoekologiya. № 1. P. 61–66.]
- Булохов А. Д., Семенищников Ю. А. 2008. Сообщества класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 в Судость-Деснянском междуречье (Брянская область) // Растительность России. № 13. С. 3–13. [Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A. 2008. Soobshchestva klassa *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 v Sudost'-Desnyanskom mezhdurech'e (Bryanskaya oblast') // Rastitel'nost' Rossii. № 13. P. 3–13.]
- Булохов А. Д., Семенищников Ю. А. 2006. Компьютерная программа Indicator и методические указания по её использованию для экологической оценки местообитаний и анализа флористического разнообразия растительных сообществ. Брянск: РИО БГУ. 30 с. [Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A. 2006. Komp'yuternaya programma Indicator i metodicheskie ukazaniya po eyo ispol'zovaniyu dlya ehkologicheskoy ocenki mestoobitaniy i analiza floristicheskogo raznoobraziya rastitel'nyh soobshchestv. Bryansk: RIO BGU. 30 p.]
- Булохов А. Д., Сильченко И. И., Семенищников Ю. А. 2012. Новая ассоциация пойменных широколиственных лесов в Юго-Западном Нечерноземье России // Вестник Брянского гос. ун-та. Сер. Естественные и точные науки. № 4 (2). С. 116–119. [Bulokhov A. D., Sil'chenko I. I., Semenishchenkov Yu. A. 2012. Novaya assotsiatsiya poimennykh shirokolistvennykh lesov v Yugo-Zapadnom Nечernozem'e Rossii // Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennyye i tochnyye nauki. № 4 (2). P. 116–119.]
- Булохов А. Д., Соломец А. И. 1991. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 4. Подсоюз *Acerion campestris*, союз *Alno-Padion*. М. 34 с. Деп. в ВИНТИ, № 1102-В91. [Bulokhov A. D., Solomeshch A. I.

1991. Sintaksonomiya lesnoi rastitel'nosti Yuzhnogo Nechernozem'ya. 4. Podsoyuz *Acerion campestris*, soyuz *Alno-Padion*. M. 34 p. Dep. v VINITI, № 1102-V91.]
- Булохов А. Д., Харин А. В. 2008. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны. Брянск: РИО БГУ. 310 с. [Bulokhov A. D., Kharin A. V. 2008. Rastitel'nyi pokrov Bryanska i ego prigorodnoi zony. Bryansk: RIO BGU. 310 p.]
- Гроздов Б. В. 1950. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Краткий очерк. Брянск. 54 с. [Groz dov B. V. 1950. Tipy lesa Bryanskoi, Smolenskoi i Kaluzhskoi oblasti. Kratkii ocherk. Bryansk. 54 p.]
- Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране). 2012. Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А., Панасенко Н. Н., Анищенко Л. Н., Федотов Ю. П., Аверинова Е. А., Харин А. В., Кузьменко А. А., Шапурко А. В. Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение». 144 с. [Zelenaya kniga Bryanskoi oblasti (rastitel'nye soobshchestva, nuzhdayushchiesya v okhrane). 2012. Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A., Panasenko N. N., Anishchenko L. N., Fedotov Yu. P., Averinova E. A., Kharin A. V., Kuz'menko A. A., Shapurko A. V. Bryansk: GUP «Bryanskoe poligraficheskoe ob'edinenie». 144 p.]
- Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 N 200-ФЗ (ред. от 03.08.2018) (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.09.2018). [Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii ot 04.12.2006 N 200-FZ (red. ot 03.08.2018) (s izm. i dop., vstup. v silu s 01.09.2018).]
- Морозова О. В. 1999. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск. 98 с. [Morozova O. V. 1999. Lesa zapovednika «Bryanskii les» i Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya (sintaksonomicheskaya kharakteristika). Bryansk. 98 p.]
- Немирова Е. С., Мартынов Н. В. 2010. К изучению растительности Смоленской области // Вестник МГОУ. Сер. Естественные науки. № 2. С. 74–79. [Nemirova E. S., Martynov N. V. 2010. K izucheniyu rastitel'nosti Smolenskoi oblasti // Vestnik MGOU. Ser. Estestvennye nauki. № 2. P. 74–79.]
- Основные правила ведения лесного хозяйства в дубравах водоохранной зоны. 1947. Минлесхоз РСФСР, ВНИИЛМ, Пушкино. 14 с. [Osnovnye pravila vedeniya lesnogo khozyaistva v dubravakh vodookhrannoi zony. 1947. Minleskhoz RSFSR, VNIILM, Pushkino. 14 p.]
- Основные положения по ведению хозяйства в дубравах. 1987. Приказ Государственного Комитета СССР по лесному хозяйству от 15 августа 1987 года. [Osnovnye polozheniya po vedeniyu khozyaistva v dubravakh. 1987. Prikaz Gosudarstvennogo Komiteta SSSR po lesnomu khozyaistvu ot 15 avgusta 1987 goda.]
- Природа и природные ресурсы Брянской области. 2012. Под ред. Л. М. Ахромеева. Брянск: Изд-во «Курсив». 320 с. [Priroda i prirodnye resursy Bryanskoi oblasti. 2012. Pod red. L. M. Ahromeeva. Bryansk: Izd-vo «Kursiv». 320 p.]
- Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. 1975. Брянск. 612 с. [Prirodnoe raionirovaniye i tipy sel'skokhozyaistvennykh zemel' Bryanskoi oblasti. 1975. Bryansk. 612 p.]
- Растительность европейской части СССР. 1980. Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука. 429 с. [Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. 1980. Pod red. S. A. Gribovoi, T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko. L.: Nauka. 429 p.]
- Семенищенков Ю. А. 2005. Гигрофитные леса союза *Alnion incanae* в Южном Нечерноземье России // Вестник Брянского гос. ун-та. Сер. Точные и естественные науки. № 4. С. 116–124. [Semenishchenkov Yu. A. 2005. Gigrofitnye lesa soyuza *Alnion incanae* v Yuzhnom Nechernozem'e Rossii // Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Ser. Tochnye i estestvennye nauki. № 4. P. 116–124.]
- Семенищенков Ю. А. 2009. Фитоценологическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ. 400 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2009. Fitotsenoticheskoye raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya. Bryansk: RIO BGU. 400 p.]
- Семенищенков Ю. А. 2015. Типификация и коррекция синтаксонов лесной и лесо-болотной растительности бассейна Верхнего Днепра // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 2 (6). С. 58–62. [Semenishchenkov Yu. A. 2015. Tipifikatsiya i korektsiya sintaksonov lesnoi i leso-bolotnoi rastitel'nosti basseina Verkhnego Dnepra // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 2 (6). P. 58–62.]
- Семенищенков Ю. А. 2016. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации) / Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Уфа: БашГУ. 36 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2016. Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo raionirovaniya i okhrany lesnoi rastitel'nosti basseina Verkhnego Dnepra (v predelakh Rossiiskoi Federatsii) / Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Ufa: BashGU. 36 p.]
- Семенищенков Ю. А. 2018 а. Ботанико-географическое районирование российской части днепровского бассейна. Брянск: РИО БГУ. 60 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2018 a. Botaniko-geograficheskoye raionirovaniye rossijskoi chasti dneprovskogo basseina. Bryansk: RIO BGU. 60 p.]
- Семенищенков Ю. А. 2018 б. Гигрофитные и гелофитные леса в бассейне Верхнего Днепра: экологические, ботанико-географические особенности и вопросы синтаксономии // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны: Мат. III Междунар. науч. семинара. Минск-Гродно, Беларусь, 26–28 сентября 2018 г. Минск: Колорград. С. 112–114. [Semenishchenkov Yu. A. 2018 b. Gigrofitnye i gelofitnye lesa v basseine Verkhnego Dnepra: ekologicheskie, botaniko-geograficheskie osobennosti i voprosy sintaksonomii // Rastitel'nost' bolot: sovremennyye problemy klassifikatsii, kartografirovaniya, ispol'zovaniya i okhrany: Mat. III Mezhdunar. nauch. seminar. Minsk-Grodno, Belarus', 26–28 sentyabrya 2018 g. Minsk: Kolorgrad. P. 112–114.]
- Семенищенков Ю. А., Кузьменко А. А. 2011. Лесная растительность моренных и водно-ледниковых равнин северо-запада Брянской области. Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение». 112 с. [Semenishchenkov Yu. A., Kuz'menko A. A. 2011. Lesnaya rastitel'nost' morenykh i vodno-lednikovyykh ravnin severo-zapada Bryanskoi oblasti. Bryansk: GUP «Bryanskoe poligraficheskoe ob'edinenie». 112 p.]

Семенов Ю. А., Лобанов Г. В. 2018. Геоэкологические условия формирования пойменных дубрав в долинах рек бассейна Верхнего Днепра. В печати. [Semenishchenkov Yu. A., Lobanov G. V. 2018. Geoekologicheskie usloviya formirovaniya poimennykh dubrav v dolinakh rek basseina Verkhnego Dnepra. In press.]

Сильченко И. И. 2012. Фенологические формы дуба черешчатого *Quercus robur* L. в различных типах ландшафтов Брянской области // Вестник Брянского гос. ун-та. Сер. Точные и естественные науки. № 4 (2). С. 158–161. [Sil'chenko I. I. 2012. Fenologicheskie formy duba chereschatogo *Quercus robur* L. v razlichnykh tipakh landshaftov Bryanskoi oblasti // Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Ser. Tochnye i estestvennyye nauki. № 4 (2). P. 158–161.]

Сильченко И. И. 2016. Фитоценологическое разнообразие дубовых насаждений как основа их восстановления в лесах Юго-Западного Нечерноземья Российской Федерации (на примере Брянской области) / Автореф. дис... канд. биол. наук. Брянск. 21 с. [Sil'chenko I. I. 2016. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie dubovykh nasazhdenii kak osnova ikh vosstanovleniya v lesakh Yugo-Zapadnogo Nечернозем'ya Rossiiskoi Federatsii (na primere Bryanskoi oblasti) / Avto-ref. dis... kand. biol. nauk. Bryansk. 21 p.]

Тихонов А. С. 2001. Брянский лесной массив. Брянск: Изд-во «Читай-город». 312 с. [Tikhonov A. S. 2001. Bryanskii lesnoi massiv. Bryansk: Izd-vo «Chitai-gorod». 312 p.]

Уиттакер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 327 с. [Whittaker R. 1980. Soobshchestva i ehkositemy. M. 327 p.]

Экологическая оценка и основные технические решения по противопаводковым мероприятиям и оздоровлению р. Десны в пределах г. Брянска. Т. 6. Растительность поймы и лесопарковые зоны отдыха. 1994. Киев–Брянск–Москва. С. 12–33. [Ekologicheskaya otsenka i osnovnyye tekhnicheskie resheniya po protivopavodkovym meropriyatiyam i ozdorovleniyu r. Desny v predelakh g. Bryanska. T. 6. Rastitel'nost' poimy i lesoparkovyye zony otdykha. 1994. Kiev–Bryansk–Moskva. P. 12–33.]

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. 1977. Леса Белорусского Полесья (геоботанические исследования). Минск: Наука и техника. 288 с. [Yurkevich I. D., Lovchii N. F., Gel'tman V. S. 1977. Lesa Belorusskogo Poles'ya (geobotanicheskie issledovaniya). Minsk: Nauka i tekhnika. 288 p.]

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG. 258 S.

Mucina L. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 238–247.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. N 13. P. 451–453.

Сведения об авторах

Семенов Юрий Алексеевич
д. б. н., профессор кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
им. акад. И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: yuricek@yandex.ru

Semenishchenkov Yury Alexeevich
Sc. D. in Biology, Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: yuricek@yandex.ru