

УДК 581.524 (470.343)

**РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЗАПОВЕДНИКА**

М.В. Бекмансуров, К.Е. Афанасьев, Г.А. Богданов

Дана характеристика растительного покрова южной части заповедника «Большая Кокшага» с учетом его ландшафтной структуры, оценка таксономического, структурного и типологического разнообразия лесной растительности.

Для оценки биоразнообразия растительного покрова и экотопической приуроченности основных типов растительных сообществ был заложен геоботанический профиль, пересекающий основные элементы рельефа от западной границы заповедника до русла р. Большая Кокшага. На пробных площадях размером 400 м<sup>2</sup> (20×20 м) проведено 84 геоботанических описания. На профиле, протяженность которого составляет 5700 м, а перепад высот – 40 м, выделено 8 экотопов, отличающихся положением в рельефе и почвенно-грунтовыми характеристиками.

Для характеристики экологического пространства экотопов использованы шкалы Д.Н. Цыганова. Фитоиндикационная оценка экологических условий местообитаний показала, что наиболее обособленным является экологическое пространство слабо дренированных участков водораздела рек Б. Кундыш и Б. Кокшага, занятых верховыми и переходными болотами, и пойменных местообитаний. В первом случае высокое увлажнение сочетается с высокой кислотностью и бедностью почв, во втором – при различных режимах увлажнения пойменных местообитаний почвы довольно богаты слабокислые. Экологические пространства остальных экотопов в значительной степени перекрываются, а иногда и совпадают.

Биоразнообразие исследованной территории характеризуют 183 вида сосудистых растений, входящих в состав 5 ассоциаций лесной растительности, выделенных с использованием эколого-флористической классификации Браун-Бланке. Наименьшее число видов наблюдается в сообществах водораздельных экотопов, наибольшее – пойменных.

Структура растительного покрова характеризуется постепенным увеличением видового разнообразия сообществ, начиная с водораздела и заканчивая поймой р. Б. Кокшага. В этом же направлении отмечается увеличение доли видов неморальной эколого-ценотической группы.

Растительный покров, составляя основу биоценоза наземных экосистем, с одной стороны выполняет средопреобразующую функцию, а с другой – отражает условия среды, в которых развиваются сообщества организмов, и может служить индикатором этих условий. Взаимоотношения между растительностью и средой, прослеживаются при сопоставлении фитоценозов и их характерных признаков (флористического состава, спектров жизненных форм, экологических групп видов, особенностей вертикальной и горизонтальной структуры) с экологическими факторами местообитаний.

Цель нашей работы – дать характеристику растительного покрова южной части заповедника «Большая Кокшага» с учетом его ландшафтной структуры, оценить таксономическое, структурное и типологическое разнообразие лесной растительности.

### **Характеристика района исследований**

Исследования проводились в Государственном природном заповеднике «Большая Кокшага». Заповедник расположен на северо-западе Марийской низменности с ровным, слабоволнистым рельефом. Самая высокая точка – 130 м, а самая низкая – 80 м над уровнем моря по балтийской системе [6].

Основными ландшафтами заповедника являются дюнно-бугристые и пологоволнистые зандровые равнины, покрытые в основном сосняками и березняками, а также пойменные урочища, занятые вдоль реки Б. Кокшага дубово-липовыми насаждениями. В обширных понижениях рельефа на водоразделах и в притеррасной части поймы р. Б. Кокшага распространены болота переходного типа, заросшие березняками и черноольшаниками. Верховых болот на территории заповедника немного и все они заняты сосняками сфагновыми [5]. Почвенный покров отличается многоконтурностью и мозаичностью. Преобладают слаборазвитые дерново-сильно- и среднеподзолистые почвы зонального типа. В понижениях междуречных равнин формируются дерново-подзолисто-глееватые и глеевые торфяно-болотные почвы [4].

Район исследования охватывает долину реки Б. Кокшага, а также водораздел Б. Кокшаги и Б. Кундыша.

По лесорастительному районированию СССР [11] территория республики входит в Ветлужско-Приуральский округ северной и южной подзоны зоны смешанных лесов провинции Восточноевропейской равнины. Согласно карте зон и типов поясности растительности России и сопредельных территорий [10] территория республики находится в подзоне подтаежных смешанных (хвойно-широколиственных) лесов. При этом западная часть республики захватывает восточноевропейский, центральная и восточная – приуральский вариант подтайги.

На территории Республики Марий Эл выделяется 6 ботанико-географических районов [1, 2, 3]. Исследуемая территория, ГПЗ «Большая Кокшага», располагается в Ветлужско-Юшутском районе. Данный район занимает обширную слабодренированную песчаную Марийскую низменность с равнинным рельефом, сложенную из плейстоценовых флювиогляциальных и озерных песчаных и супесчаных отложений с глинистыми и суглинистыми прослоями. Слабая расчлененность терри-

тории обуславливает близкое залегание к поверхности грунтовых вод и развитие процессов заболачивания [6].

Здесь по преимуществу распространены сосновые леса позднего голоцена. Ельники встречаются лишь на свежих супесчаных и суглинистых почвах.

Леса покрывают 94,2% территории заповедника: сосняки – 43,8%, березняки 32,4%, ельники 7,9%, черноольшаники – 6,1%, дубравы – 5,3%, осинники – 3,3%, липняки – 1,2% [6].

Хотя площадь заповедника невелика, его флора довольно богата. Здесь обитает более половины всех видов сосудистых растений, произрастающих в Марий Эл. Расположение заповедника в зоне хвойно-широколиственных лесов на границе южной тайги накладывает свой отпечаток на состав флоры. Она характеризуется смещением бореальных (таежных) и неморальных (дубравных) видов с незначительным количеством степных видов растений.

### **Материал и методы исследования**

Для оценки биоразнообразия растительного покрова и экотопической приуроченности основных типов растительных сообществ был заложен геоботанический профиль, пересекающий основные элементы рельефа территории. Геоботаническое профилирование облегчает возможность сравнения описываемых фитоценозов и позволяет наглядно продемонстрировать изменения состава и структуры растительных сообществ в градиенте меняющихся факторов среды.

Основой для исследования растительного покрова послужили результаты 84 неполных геоботанических описаний, выполненных в 2001 г. сотрудниками ГПЗ «Большая Кокшага» Г.А. Богдановым, А.В. Исаевым и О.В. Лавровой на пробных площадях размером 400 м<sup>2</sup> (20×20 м). Эти описания представляли собой флористические списки с указанием обилия видов сосудистых растений и краткую характеристику вертикальной структуры фитоценозов. Все описания расположены на трансекте, которая проходит в 15-20 м к северу от просеки между кварталами 73, 74, 75, 76, 77 и 85, 86, 87, 88, 89, 90 от западной границы заповедника до русла р. Большая Кокшага.

Положение пробных площадей было отмечено флажками. Это позволило нам в 2006 г. провести на тех же пробных площадях полные геоботанические описания с уточнением флористических списков, обилия видов по шкале Браун-Бланке, структуры растительного покрова.

Также детально описана характеристика экотопов и зафиксированы географические координаты пробных площадей.

Результаты описаний внесены в специальные бланки, в которых содержатся сведения о местоположении и характеристике пробных площадей, свойствах экотопа, пространственной структуре сообщества, видовом составе и обилии сосудистых растений, а также структуре мхово-лишайникового яруса. По результатам описаний создана компьютерная база данных, которая состоит из двух связанных форм. Первая содержит адрес геоботанического описания, характеристики экотопа, сведения о пространственной структуре растительного покрова. Вторая – флористический список описания с указанием обилия каждого вида на пробной площади.

Одной из задач при изучении растительного покрова является оценка биоразнообразия, которое может быть выражено как:

- разнообразие видов (таксономическое разнообразие);
- соотношение эколого-ценотических групп и жизненных форм сосудистых растений (структурное разнообразие);
- разнообразие типов растительных сообществ (типологическое или синтаксономическое разнообразие).

Показатели видового разнообразия разделяются на две группы: инвентаризационное разнообразие, которое оценивает разнообразие объекта любого масштаба как целого, и дифференцирующее разнообразие, отражающее варьирование разнообразия и внутреннюю неоднородность соответствующих единиц растительного покрова [15]. Таксономическое разнообразие отдельных сообществ ( $\alpha$ -разнообразие) выражали через видовое богатство фитоценозов различных экотопов и синтаксонов растительности и через видовую насыщенность сосудистых растений на 400 м<sup>2</sup>.

В качестве дифференцирующего разнообразия, оценивающего степень неоднородности растительного покрова фитоценозов разного масштаба, рассчитывали индекс Уиттекера  $\beta_w$  [13]:

$$\beta_w = (S / \alpha) - 1,$$

где  $S$  – видовое богатство в пределах исследованной фитоценозы,

$\alpha$  – средняя видовая насыщенность на 400 м<sup>2</sup>.

Для оценки  $\beta$ -разнообразия также был использован коэффициент сходства видового состава Серенсена для качественных данных, который рассчитывался для попарно сравниваемых фитоценозов по формуле:

$$Cs = 2j / (a + b), \text{ где}$$

- j – число общих видов в сравниваемых фитоценозах,  
 a – число видов в первой фитоценозе,  
 b – число видов во второй фитоценозе.

Кроме таксономического, оценивали и структурное разнообразие растительных сообществ, которое представляет собой многообразие структурных элементов сообществ, экосистем, являющееся следствием зональности, стратифицированности, пространственной гетерогенности и других способов ранжирования компонентов популяций различных местообитаний [14]. Структурное разнообразие фитоценозов связано с неоднородностью пространственной структуры сообществ, разнообразием синузид, наличием видов различных экологических, эколого-ценотических групп и жизненных форм растений [12, 15, 17]. Под эколого-ценотическими группами понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с определенными типами сообществ. С использованием классификации эколого-ценотических групп видов сосудистых растений Европейской России [7, 16] составлены спектры эколого-ценотических групп сосудистых растений в исследуемых типах фитоценозов.

Типологическое разнообразие оценивали как совокупность групп типов леса доминантной классификации и ассоциаций растительности, выделенных с использованием эколого-флористической классификации Ж. Браун-Бланке [21]

При выделении групп описаний, сходных по составу и структуре растительности, использованы методы многомерной статистики – метод непрямой ординации описаний в абстрактных осях варьирования с использованием соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis, DCA) и метод кластеризации описаний на основе алгоритма Варда [8].

Осуществлена кластеризация геоботанических описаний на основе алгоритма Варда и проведена непрямая ординация описаний с учетом их принадлежности к каждому из выделенных кластеров.

Для ординации использовалась программа Pc-Ord, позволяющая сопоставить описания по степени сходства-различия флористического состава с учетом обилия видов в абстрактных осях варьирования на основе анализа соответствий с удаленным трендом (DCA). Построены ординационные диаграммы, на которых показано положение выделенных групп описаний (кластеров). Каждый кластер представлен группой геоботанических описаний, для которых определены встречаемости сосудистых растений с учетом ярусов и подъярусов.

В ходе ранжировки по классам константности выявлялись виды, специфичные для каждого кластера (дифференцирующие), а также общие для них совокупности и сформированы блоки сходных геоботанических описаний.

Для характеристики экологического пространства (ЭП) – диапазонов экологических факторов, определяющих специфику экологических режимов местообитаний, занятых растительными сообществами, были использованы шкалы Д.Н. Цыганова [18].

### Результаты исследований

Исследованный геоботанический профиль имеет общую протяженность 5700 м, перепад высот на нем составляет 40 м (рис. 1). По положению в рельефе, характеру почв, условиям увлажнения в пределах профиля выделено 8 экотопов (табл. 1). Описание почв исследованной территории было выполнено в 2001 г. доцентом Марийского государственного технического университета Р.Н. Шарафутдиновым.

**Экотоп 1** представляет собой слабодренлируемые участки водораздела рек Большой Кундыш и Большая Кокшага, занятые верховыми и переходными болотами. Почвы очень бедные торфянистые, по механическому составу рыхло-песчаные, в основном грунтово-глееватые, иллювиально-железистые (рис. 2). Гумусовый горизонт отсутствует. Мезорельеф слабо выражен, небольшие гряды чередуются с понижениями. Много усохших стволов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (далее сосна), берез (*Betula pendula* L. и *B. pubescens* Ehrh.). Усыхание, по-видимому, связано с переувлажненностью территории и кислыми почвами (более детальное описание состава и структуры сообществ различных экотопов приводится ниже).

Таблица 1

Экотопы, выделенные на профиле

Экотоп	Элемент рельефа	Почвы	Режим увлажнения по шкалам Д.Н. Цыганова (Hd/fH*)
1	водораздел	торфянистые	13,75-17,27 / 2,43-5,00
2	водораздел	подзолистые	13,17-13,98 / 3,17-4,45
3	водораздел	дерново-подзолистые	13,08-14,26 / 2,87-5,15
4	надпойменная терраса II	дерново-подзолистые	12,99-13,29 / 4,00-5,16
5	надпойменная терраса II	дерново-подзолистые	11,85/ 5,48
6	надпойменная терраса I	подзолистые	12,81-13,81 / 3,06-4,43
7	центральная пойма	аллювиальные	12,29-19,12 / 4,50-8,00
8	центральная и притеррасная пойма	дерново-подзолистые	12,97-13,79 / 4,21-5,50

**Примечание:** \* Hd - шкала увлажнения почв, fH - шкала переменности увлажнения.

**Экотоп 2** – хорошо дренированные участки водораздела. Почвы подзолистые. По сравнению с экотопом 1 в древесном ярусе отмечается увеличение доли ели финской (*Picea X fenica* (Regel) Kom.) (далее ель) и берез. В пределах данного экотопа размещаются участки экотопа 1. Мезорельеф выровненный, пологоволнистый. Почвы по механическому составу рыхло- либо связнопесчаные, гумусово-железисто-аллювиальные; в некоторых местах все еще присутствует оторфованность. Появляется пока еще слабовыраженный гумусовый горизонт до 1,5 см, на некоторых площадках он отсутствует. Мощность подстилки и ее покрытие увеличиваются главным образом за счет опада листовых видов деревьев, степень ее разложения слабая.

**Экотоп 3** также представляют участки водораздела, но в отличие от первых двух экотопов почвы здесь дерново-подзолистые и, как следствие, биоразнообразие растительных сообществ существенно выше. Мезорельеф выровненный. Микрорельеф в подавляющем большинстве случаев вывальный и бугорковый, образован пристволовыми возвышениями и гниющей древесиной. Существенно увеличивается мощность подстилки (до 1 см) и ее покрытие (в среднем 90%). Толщина гумусового горизонта колеблется в среднем от 1,5 до 4 см, а на одной из пробных площадей достигает даже 30 см. Почвы дерново-подзолистые, по механическому составу супесчаные либо связно-песчаные, реже рыхло-песчаные. Встречаются также бурые лесные почвы, подстилаемые пермскими суглинками.

В верхних почвенных горизонтах (A1, A2) на водоразделе почти повсеместно встречаются угли, что свидетельствует об участии лесных пожаров в формировании растительных сообществ данной территории.

Таким образом, в пределах водораздельной территории на профиле выделено 3 экотопа. Растительный покров здесь формируют различные типы лесов, в основном сосновых.

**Экотоп 4** – вторая надпойменная терраса р. Б. Кокшага. В данном экотопе на всех площадках мезорельеф выровненный, микрорельеф вывальный, бугорковый, образован пристволовыми возвышениями и гниющей древесиной. Почвы дерново-подзолистые, и только в одном описании отсутствуют дерновые процессы. По механическому составу почвы рыхло- и связнопесчаные; встречаются также светло-бурые лесные почвы. Мощность подстилки составляет от 0,5 до 1 см, а ее покрытие свыше 85-95%, степень разложения средняя или хорошая. Толщина гумусового горизонта от 1,5 до 4 см (в среднем 2,5 см).

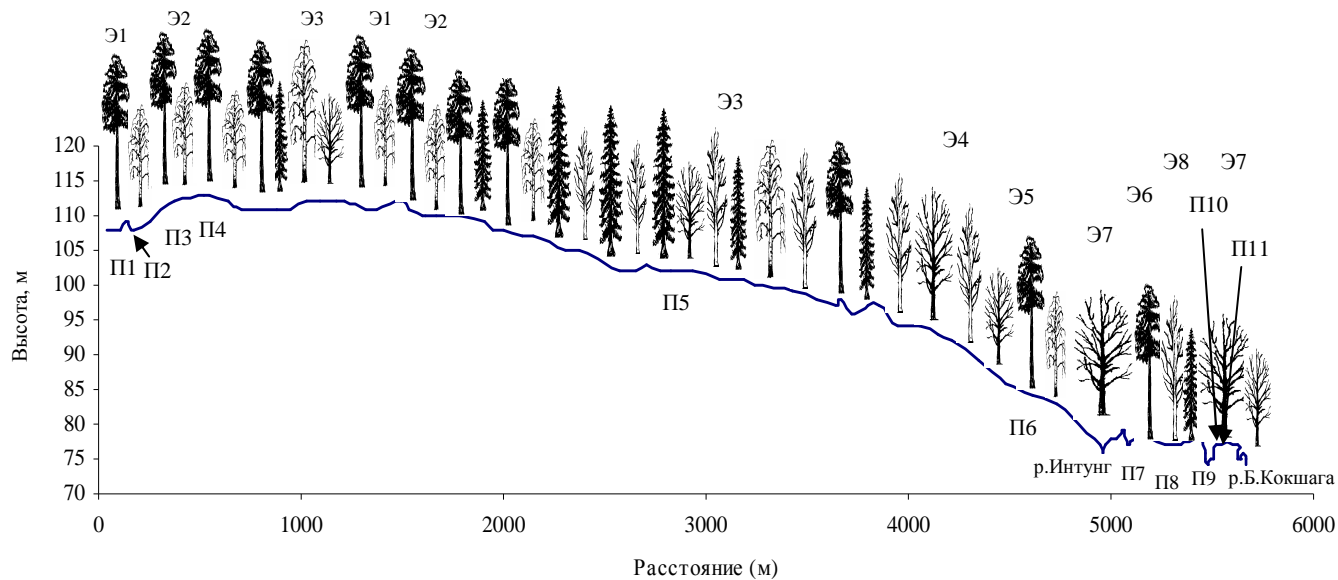


Рис.1. Схема геоботанического профиля.

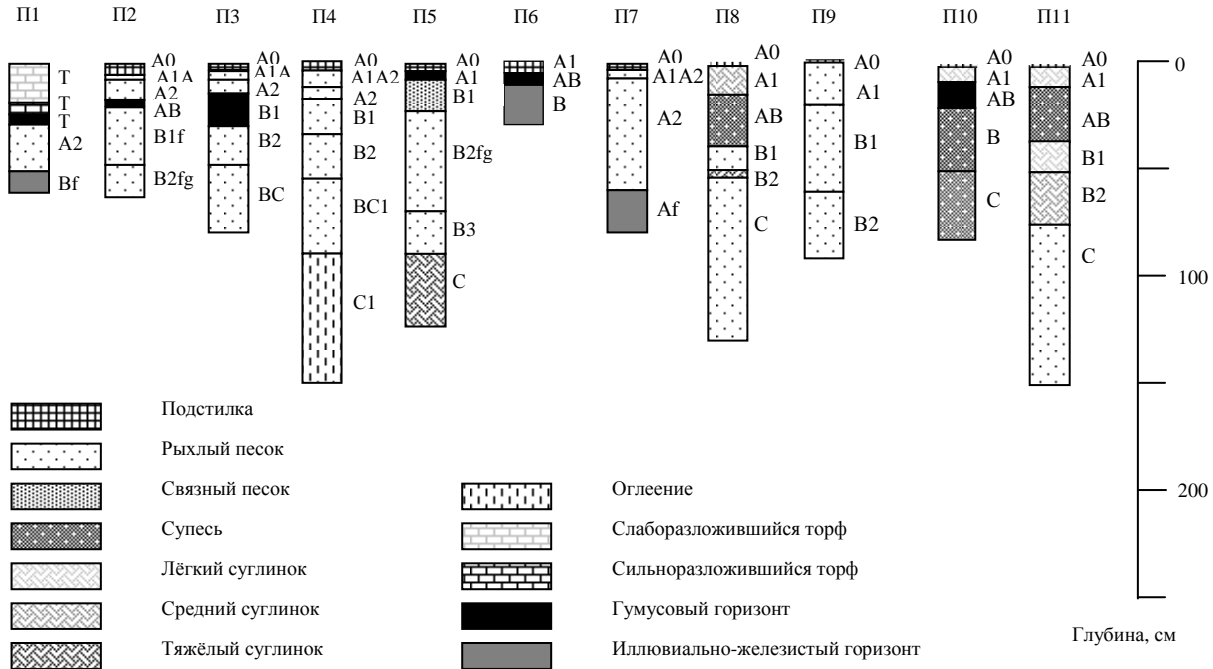


Рис. 2. Почвенные разрезы.

В древесном ярусе преобладают лиственные виды деревьев, участие хвойных незначительно. В подавляющем большинстве случаев доминантом является осина (*Populus tremula* L.), также высоко обилие липы сердцелистной (*Tilia cordata* L.) (далее липа). В подлеске много клена остролистного (*Acer platanoides* L.) (далее клен). В травяно-кустарничковом ярусе наблюдается высокое видовое разнообразие.

**Экотоп 5** представляет собой участок первой надпойменной террасы, занятый суходольным лугом, расположенным на месте бывшего кормового поля, засевавшегося охотниками и предназначенного для привлечения медведей. Поверхность выровненная. Микрорельеф образован пороями кабанов и муравейниками. Почвы дерново-подзолистые с ярко-выраженным пахотным горизонтом.

**Экотоп 6** – первая надпойменная терраса р. Б. Кокшага, включающая также террасу р. Интунг. Мезорельеф довольно разнородный: встречаются как выровненная поверхность, так и мезоповышения с мезопонижениями. Микрорельеф в основном бугорковый, образованный пристволовыми возвышениями, встречается также и вывальный. Почвы схожи с почвами второго экотопа. Встречаются как дерново-сильно-подзолистые иллювиально-железистые на древне-аллювиальных песках, так и торфянисто-подзолистые почвы. По механическому составу – рыхло-песчаные. Подстилка от 1,5 до 4 см (в среднем 3 см), но ее покрытие невелико – от 2 до 10% и только в одном случае достигает 35%. В состав подстилки входит хвойно-лиственный опад слабой или средней степени разложения. Мощность гумусового горизонта составляет 1-5 см, в отдельных случаях до 11 см.

Разнообразие видов в сообществах данного экотопа невысокое. Это связано, прежде всего, с бедностью почв. В растительном покрове доминируют сосняки с примесью березы повислой (иногда осины и ели финской). В подлеске отмечается высокое участие ели финской, вследствие чего в травяно-кустарничковом ярусе произрастают главным образом теневыносливые виды.

**Экотоп 7** образуют межгрядные понижения поймы реки Б. Кокшага, а также пойма ручья Интунг. Территория местами достаточно увлажненная, периодически затопляется водой. Мезорельеф разнородный, продольно-складчатый, много понижений. В формировании микрорельефа принимают участие вывалы, наносы аллювия, а также бобровые ходы. Экотоп характеризуется аллювиальными почвами, на 2-х площадках в пойме р. Интунг – глеево-болотными. Мощность подстилки незначительна – от 0,2 до 5 см, в среднем около 0,5-1 см, покрытие 5-60%. Толщина гумусового горизонта составляет от 10 до 15 см. Почва в

пойме р. Интунг аллювиально-луговая, глеевая средне-суглинистая на аллювиальных суглинках. В пойме р. Б. Кокшага – аллювиальная дерново-подзолистая суглинисто-супесчаная на слоистых супесчаных отложениях. Гранулометрический состав в разных горизонтах последней сильно различается – от рыхлого песка до среднего суглинка.

Древостой присутствует не на всех площадках. Хвойные виды отсутствуют, из лиственных здесь произрастают дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) (далее дуб), ольха черная (*Alnus glutinosa* L.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* L.), береза пушистая, липа.

**Экотоп 8** – центральная часть высокой поймы р. Б. Кокшага. Этот экотоп небольшой по протяженности. Мезорельеф бугристый. Микро-рельеф образован пристволовыми возвышениями и вывалами. Мощность подстилки 0,5 см, ее покрытие 40-60%. Состав подстилки – хвойно-лиственный опад, степень разложения – слабая. Толщина гумусового горизонта от 7 до 15 см. Гранулометрический состав неоднороден в разных горизонтах: от рыхлого песка до тяжелого суглинка, причем эти слои часто чередуются. Из новообразований для пойменных почв характерны железо-марганцевые пятна и прослой.

В древесном ярусе имеются ярко выраженные доминанты – осина, береза повислая.

### Характеристика экологического пространства экотопов

Экологическое пространство различных фитоценозов представлено как результат прямой ординации балльных оценок экологических параметров местообитаний по двум осям, по каждой из которых отложены баллы той или иной шкалы. Сопоставление экологического пространства различных экотопов по двум признакам – кислотности и увлажнению показывает, что наиболее обособлены в этом отношении экотопы 1 и 7 (рис. 3).

Наибольший диапазон как по увлажнению, так и по кислотности имеет экотоп 7. Самые влажные местообитания характерны для участков временно затопляемых, находящихся в непосредственной близости от воды, а наиболее засушливые – на прирусловых валах. Высоким увлажнением и кислыми почвами обладает экотоп 1. Экологические пространства других экотопов по этим показателям, в различной степени перекрываются или даже совпадают.

При анализе богатства почв азотом и солевого режима исследуемых экотопов наблюдается высокая корреляция этих параметров среды (рис. 4). Наиболее богатым в этом отношении является экотоп 7. В почвах экотопа 5 также высоко содержание элементов питания, но азота уже

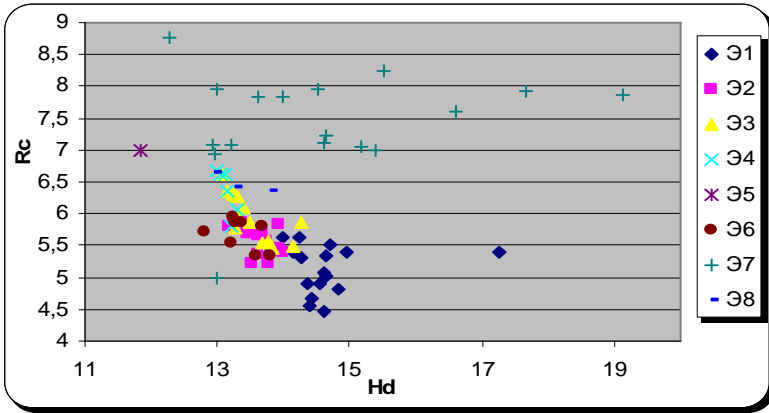


Рис. 3. Экологическое пространство экотопов по увлажнению и кислотности почв: Rc – шкала кислотности, Hd – шкала увлажнения, Э – экотоп.

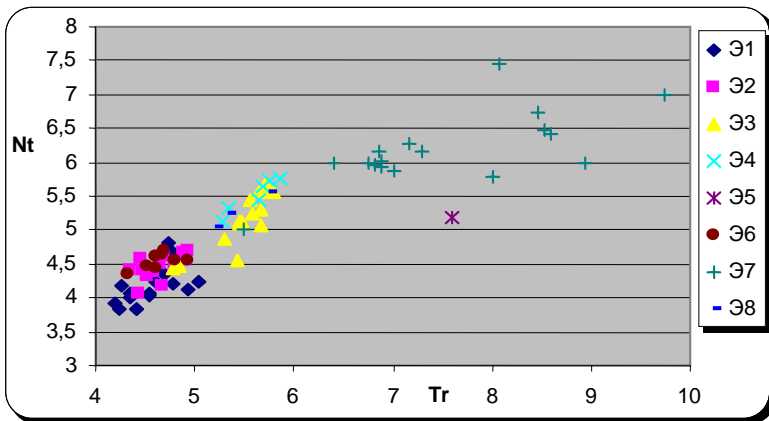


Рис. 4. Экологическое пространство экотопов по богатству почв азотом и трофности почв: Nt – шкала богатства почв азотом, Tr – шкала трофности (солевого режима), Э – экотоп.

меньше. Далее исследуемые экотопы можно разделить на две основные группы: со средним содержанием солей и азота в почве и низким содержанием элементов питания. К первой группе относятся экотоп 3, экотоп 4, и экотоп 8, в основном их экологические пространства перекрываются. Ко второй группе относятся экотоп 1, 2 и 6 с подзолистыми

либо с торфянистыми почвами, а также часть описаний из экотопа 3. По солевому режиму экологические пространства этих экотопов перекрываются, а по шкале Nt несущественные различия все же наблюдаются: самыми бедными почвами здесь являются торфянистые (экотоп 1).

Экологическое пространство экотопов по увлажнению и освещенности-затенению представлено на рис. 5. Наибольшей освещенностью характеризуется значительная часть и заболоченных местообитаний. В противоположность этому растительный покров экотопов 3 и 4 создает наибольшее затенение.

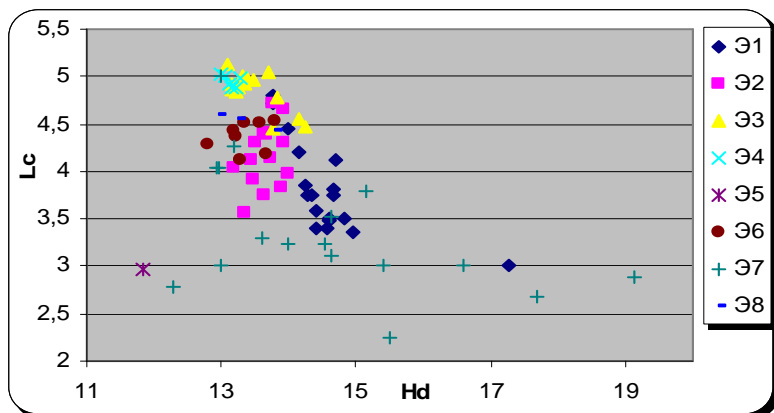


Рис. 5. Экологическое пространство экотопов по шкалам освещенности-затенения и увлажнения: Lc – шкала освещенности – затенения, Hd – шкала увлажнения, Э – экотоп.

На рис. 6 показано положение ЭП экотопов в осях увлажнения почв и переменности увлажнения. Видно, что пойменные экотопы характеризуются также широким диапазоном переменности увлажнения. Следует отметить, что увлажнение в пойме р. Интунг стабильно высокое, в то время как в пойме Б. Кокшаги встречаются участки как со слабо переменным, так и с сильно переменным увлажнением.

Таким образом, фитоиндикационная оценка экологических условий местообитаний показала, что наиболее обособленным является ЭП слабо дренированных участков водораздела рек Б. Кундыш и Б. Кокшага, занятых верховыми и переходными болотами (экотоп 1) и пойменных местообитаний (экотоп 7). В первом случае высокое увлажнение сочетается с высокой кислотностью и бедностью почв, во втором – при раз-

личных режимах увлажнения пойменных местообитаний почвы довольно богатые слабокислые.

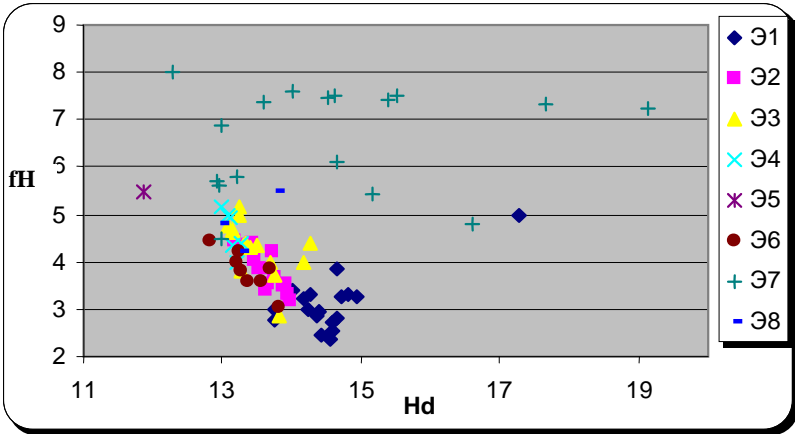


Рис. 6. Экологическое пространство экотопов по увлажнению и переменности увлажнения: fH – шкала переменности увлажнения, Hd – шкала увлажнения, Э – экотоп.

### Структура растительного покрова сообществ различных экотопов

**Экотоп 1** характеризуется довольно скудным фиторазнообразием. Здесь произрастают сосняки с примесью березы повислой и пушистой. Изредка в древостое встречается ель и осина. В ярусе В сосна встречается очень редко, а если и присутствует, то в единичных случаях (обилие – г, +), зато береза повислая и пушистая и ель встречаются практически на всех площадках с обилием +, 1 или 2. Помимо этого в подлеске также произрастают рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), ивы, в основном пепельная (*Salix cinerea* L.), изредка встречаются можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) и дуб.

В ярусе С в подавляющем большинстве случаев доминантом, наряду с молинией голубой (*Molinia caerulea* (L.) Moenh), голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.), является черника (*Vaccinium myrtillus* L.). Высокое обилие также у багульника болотного (*Ledum palustre* L.), кассандры (мирт болотный) (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench), некоторых осок, брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Остальные виды трав представлены в меньшем количестве. Мохово-лишайниковый ярус представлен глав-

ным образом сфагновыми мхами, лишайники отсутствуют. На стволах живых деревьев мхи встречаются на высоте до 30 см от земной поверхности. Лишайники произрастают на сосне от 1 до 7 м и по всей высоте ствола березы.

Сомкнутость крон деревьев и покрытие яруса В здесь незначительны, редко превышают значения 0,5 и 30%, соответственно, в ярусе С, напротив, покрытие высокое, в среднем 60-75%. Высота деревьев до 25 м, травяно-кустарничкового яруса – до 1,5 м.

Ассоциации сосняков, выделенные в этом экотопе – кустарничково-сфагновый, молиниевно-черничный, молиниевно-сфагновый, зеленомошно-сфагново-молиниевый, осоково-вейниково-сфагновый, пушицево-сфагновый. Также здесь встречаются березняки – белокрыльничково-сфагновый, пушицево-сфагновый, ельник чернично-сфагновый и болото осоково-сфагновое.

Древостой и подлесок сообществ *экотона 2* сходны с таковыми предыдущего экотопа: эдификатором также является сосна, встречаются береза, ель и осина. В составе подлеска появляется ракитник русский (*Chamaecytisus rutenicus* (Fisch. ex Wolosz.) Klaskova). В травяно-кустарничковом ярусе заметны существенные изменения. Появляется орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) Barton), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.), малина (*Rubus idaeus* L.), местами седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) и ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), существенно больше становится брусника (обилие ее часто достигает 3-4 баллов). В то же время снижается обилие голубики, марьяника лугового (*Melampyrum pratense* L.), меньше становится осоки верещатниковой (*Carex ericetorum* Poll.) и осоки шаровидной (*Carex globularis* L.), исчезают багульник и мирт болотный. Доминируют в данном ярусе брусника и черника, содоминанты – орляк обыкновенный, марьяник луговой и молиния голубая.

Структура яруса D меняется кардинально: сфагновые мхи отсутствуют, зеленые мхи и лишайники встречаются с примерно равным обилием, проективное покрытие мохово-лишайникового яруса иногда достигает 100%. Мхи встречаются на стволах живых деревьев в среднем до высоты 15-20 см (максимум 3 м) и на гниющей древесине. Лишайники произрастают по всей высоте ствола березы, на ветвях ели и на сосне до высоты 3-8 м.

Сомкнутость крон деревьев составляет 0,5-0,7, покрытие подлеска 20-40% (местами 3-5%). Покрытие яруса С варьирует от 15 до 85%. Вы-

сота древостоя около 25 м, подлеска 6-7 м, травяно-кустарничкового яруса 20 (100) см.

В этом экотопе произрастают сосняки: лишайниково-зеленомошный, цетрариево-лишайниковый, зеленомошно-лишайниковый, бруснично-молиниевый, зеленомошно-брусничный, елово-черничный, бруснично-черничный, зеленомошно-черничный, а также березняк орляково-черничный.

В древостое различных сообществ **экотона 3** доминируют осина, сосна, береза и ель. В ярусе подлеска появляются виды, не отмеченные в первых двух экотопах – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), клен и липа (доминируют), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), малина. Значительно увеличивается биоразнообразие в травяно-кустарничковом ярусе: появляется много неморальных видов (снять обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), ландыш, земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.) и др.). Доминантом этого яруса является черника, брусника практически исчезает.

Сомкнутость крон деревьев в среднем составляет 0,7, Покрытие яруса В – 40%, яруса С – от 45-75%. Эпигейных мхов мало, встречаются только на трех площадках. Эпифитные мхи в основном произрастают на березе и осине, но встречаются также на ели, липе, дубе. Лишайники – на сосне, березе, осине, ветвях ели и на других деревьях и кустарниках.

Ассоциации сообществ данного экотопа: березняки – щитовниково-черничный, липово-пролесниковый, осоковый, липово-снытевый, щитовниково-кисличный, осоково-сфагновый, осинники – разнотравный с широколиственным подлеском, щитовниково-копытневый, щитовниково-кисличный, ельники – черничный, папоротниково-кисличный, щитовниково-черничный, сосняк зеленомошно-черничный.

Сомкнутость крон древесного яруса в сообществах **экотона 4** повсеместно составляет около 0,7. Отмечается наличие ярко выраженных доминантов – осины, липы или березы. Из других видов, произрастающих в этом ярусе, следует отметить ель, пихту и вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.). В ярусе В наблюдается мощный кленовый подрост с обилием 3-4, также довольно много липы. Участие остальных видов составляет менее 1% – это ель, рябина, черемуха (*Padus avium* Mill.), бересклет, жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), крушина; еще реже встречаются дуб, пихта, лещина (*Corylus avellana* L.) осина, волчегодник обыкновенный (*Daphne mezereum* L.). Покрытие яруса В варьирует от 30 до 80% при средней высоте растений 6 м.

В травяно-кустарничковом ярусе покрытие всех видов примерно одинаково, но все же из них можно выделить сныть обыкновенную, медуницу неясную (*Pulmonaria obscura* Dumort.), чернику, майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella* L.), копытень европейский (*Asarum europaeum* L.) и щитовник Картузиуса (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs). Общее покрытие – 10-40%. Средняя высота травяно-кустарничкового яруса около 20 см, максимальная – 100 см. Мхи произрастают в основаниях стволов осины, липы ели, лишайники – по всей высоте стволов осины, березы, липы, а также на ветвях ели.

Ассоциации, выделенные в этом экотопе: осинники – ясменниково-снытевый, липово-снытевый, щитовниково-кисличный, липово-копытневый, березняк елово-чернично-кисличный, елово-липняк пролесниково-снытевый.

**Экотон 5** занят луговым сообществом. Ярусы А и В отсутствуют, но имеется подрост осины, сосны, березы. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса 99%, высота растений достигает 1,5 м (средняя – 70 см). Доминируют кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), полевика тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.) и овсяница красная (*Festuca rubra* L.). Среди других видов следует отметить пижму обыкновенную (*Tanacetum vulgare* L.), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), тысячелистник-птармика (*Ptarmica cartilaginea* (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb.), клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.), хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.), сныть обыкновенную и др. В D-ярусе произрастают зеленые мхи (покрытие – 5%).

Сомкнутость крон деревьев в **экотоне 6** составляет 0,4-0,7. Высота А2 яруса 17-22 м, А1 яруса 20-27 м. Главным эдификатором является сосна, обилие которой практически везде достигает 3 баллов, причем встречается она только в ярусе А1. Здесь также произрастают береза пушистая и повислая, ель финская и осина.

Покрытие В-яруса колеблется от 5 до 70%, средняя высота В1 – 6 м, В2 – 1,5 м. Здесь высоко обилие ели финской (2-3). Повсеместно с обилием + встречается дуб черешчатый. Высока встречаемость пихты сибирской, рябины, берез, крушины ломкой, можжевельника обыкновенного. Реже встречаются осина, бересклет бородавчатый, единично жимолость лесная, сосна обыкновенная, клен остролистный.

В С-ярусе следует отметить наличие ярко-выраженных доминантов: черники, обилие которой иногда достигает 5 баллов и брусники. На некоторых площадках доминантом является вейник тростниковидный

(*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth) и марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.). Встречаются также ландыш майский, плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), майник двулистный, золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), молиния голубая и т.д. Покрытие мохово-лишайникового яруса варьирует от 15 до 75%. Эпифитные лишайники отмечены на стволах сосны (до 7 м) и на березе – до 15 м и выше.

Растительность этого экотопа формируют сосняки – орляково-черничный, зеленомошно-брусничный, вейниково-черничный, лишайниково-зеленомошный, чернично-бруснично-зеленомошный, бруснично-лишайниковый, вейниково-брусничный.

В **экотоп 7** входят сообщества пойм р. Интунг и р. Б. Кокшага. Сомкнутость крон составляет 0,4-0,7, высота А1-яруса колеблется от 20 до 27 м, высота А2-яруса – от 11 до 18 м. В пойме р. Интунг среди деревьев выделяются ольха черная (обилие 1-2) и дуб черешчатый (обилие 2), также здесь встречаются береза пушистая, вяз гладкий и липа сердцелистная (обилие от + до 3).

Покрытие подлеска 10-50%, высота яруса В1 достигает 9 м (в среднем 8 м), яруса В2 – около 1,5 м. В целом флористический состав данного яруса обеих пойм одинаковый. Все виды обладают примерно равным обилием, выделить можно только вяз гладкий, а на прирусловом валу р. Б. Кокшага – иву корзиночную (*Salix viminalis* L.). Также здесь произрастают: ольха черная, шиповник майский (*Rosa majalis* Herrm.), крушина ломкая, калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), черемуха обыкновенная и другие виды.

Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 40-90%. Максимальная высота – от 1 до 1,5 м, средняя – 0,5-0,8 м. Доминантом здесь является таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), обилие ее составляет 2-4 балла. Также повсеместно и с высоким обилием встречается крапива двудомная (*Urtica dioica* L.). Такие виды как чистец болотный (*Stachys palustris* L.), будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), кострец безостый и некоторые другие встречаются реже, но их обилие довольно высоко (1-2). Здесь произрастают подмаренник топяной (*Galium uliginosum* L.), вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia* L.), ежевика (*Rubus caesius* L.) и др.

В целом сообщества данного экотопа характеризуются самым высоким разнообразием травяно-кустарничкового яруса.

Мхи встречаются только на разлагающейся древесине и стволах всех деревьев на высоте 1,5-3 м, а также на иве корзиночной. Эпифитные лишайники также есть на всех деревьях, и произрастают они по всей высоте стволов.

Ассоциации, выделенные в этом экотопе: черноольшаник крапиво-таволговый, дубняки – пойменный и таволгово-будровый, ивняк прирусловой.

Сомкнутость крон деревьев в *экотопе 8* составляет 0,5-0,7. Высота яруса А1 достигает 25-27 м, А2 – 18 м. Доминантами в сообществах данного экотопа являются осина и береза пушистая (обилие 3 и 4). В ярусе А1 встречается также сосна обыкновенная, в ярусе А2 – пихта сибирская, ель финская, липа сердцелистная.

Проективное покрытие яруса В 50-80%. Средняя высота ярусов В1 и В2 – 7 и 1,5 м соответственно. Наибольшим участием в В1 ярусе характеризуется липа сердцелистная (1-2), в В2 – бересклет бородавчатый (3), ель финская и жимолость лесная (2). Из других видов присутствуют дуб черешчатый, вяз гладкий, рябина обыкновенная, крушина ломкая, калина обыкновенная и др.

Проективное покрытие яруса С от 40 до 60%. Максимальная высота растений достигает 90 см, средняя – около 50 см. Доминантом на всех площадках является костяника (*Rubus saxatilis* L.). Также здесь встречаются черника, ландыш майский, таволга вязолистная и другие виды. Ярус D представлен исключительно зелеными мхами, их покрытие крайне незначительно (1-2%). Мхи встречаются на березе (50 см) и осине (2 м). Лишайники произрастают по всей высоте березы и осины.

Ассоциации, выделенные в этом экотопе: осинники – войниковый и войниково-костяничный, березняк войниково-костяничный.

В целом, структура растительного покрова характеризуется постепенным увеличением видового разнообразия сообществ, начиная с экотопов 1-2 и заканчивая экотопом 7. В этом же направлении отмечается увеличение доли видов неморальной эколого-ценотической группы.

## Параметры биоразнообразия растительного покрова

### Типологическое разнообразие

С использованием методов кластеризации и ординации геоботанических описаний выделено 6 групп описаний (кластеров), большинство из которых образуют довольно компактные скопления в пространстве осей варьирования. Взаимное положение площадок геоботанических описаний в 1-й и 2-й осях варьирования показано на рис. 7. В большинстве случаев выделенные кластеры соответствуют определенным типам экотопов.

К 1-му кластеру относятся растительные сообщества экотопов 2 и 6 и несколько описаний из экотопов 1 и 3. Ко 2-му кластеру относится исключительно сообщества экотопа 1. Третий кластер включает в себя описания экотопов 3 и 4. Кластер 4 объединяет единичные описания из разных экотопов (3 описания из экотопа 3 и 2 описания из экотопа 1), а также экотоп 8. К 5-му кластеру относится значительная часть описаний из экотопа 7, располагающихся в пойме р. Б. Кокшага, в составе которых отсутствуют древесный ярус, а в большинстве случаев и подлесок, и единственное луговое сообщество, встречающееся на исследуемом профиле. Последний, 6-й кластер, включает в себя пойменные сообщества р. Интунг и два описания в пойме р. Б. Кокшага, которые, в отличие от других описаний в данном местообитании, характеризуются наличием растительности во всех ярусах (это дубняки пойменные).

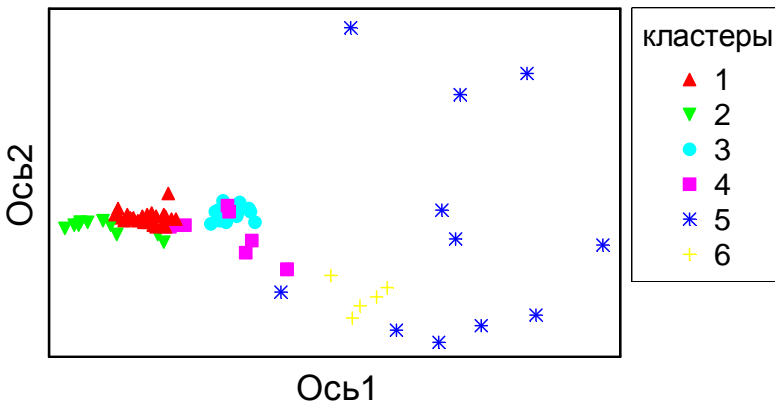


Рис. 7. Результаты ординации описаний сообществ в абстрактных осях флористического варьирования.

1-й кластер образуют сосновые леса с участием ели финской, березы пушистой и березы повислой. Среднее обилие сосны в А1 ярусе – 3, березы и ели 1-2 (в А1 и А2). Сосна с низкой встречаемостью (0,1) и незначительным обилием (г - +) встречается в ярусах В и С. Очень редко в древесном ярусе присутствует осина. Разреженный ярус подлеска сообществ этого кластера образуют можжевельник, крушина ломкая. Здесь же присутствует подрост березы пушистой и ели финской. Встречаемость ели в В1 и В2 ярусах составляет 0,86 и 0,52, а обилие 2 и 1 соответственно.

В травяно-кустарничковом ярусе этих лесов обычны *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. При этом брусника встречена на всех пробных площадях этого кластера, а черника – на 85%. Однако обилие черники чуть выше (2 и 1 соответственно). Высокой константностью (III) в С-ярусе также характеризуются *Melampyrum pratense*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia coerulea*. Хорошо развит моховой покров.

Описания этой группы мы относим к ассоциации *Vaccinio myrtilli Pinetum* (Kobendza 1930) Br. Bl. und Vlieger 1993 [23, 22]. В доминантной классификации сообщества данного кластера относятся к группе типов леса сосняки кустарничково-зеленомошные *Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa* [9].

Фиторазнообразие сообществ данного кластера характеризуют 54 вида сосудистых растений. Средняя видовая насыщенность – 15 видов на 400 м<sup>2</sup>.

2-й кластер образуют сообщества экотопа 1. В древостое с высокой константностью и средним обилием 3 доминирует сосна обыкновенная. В первом древесном ярусе обычна береза пушистая. Она же встречается и во втором подъярусе древостоя, но с меньшим обилием (1,4 и 0,6) соответственно.

Разреженный подлесок образуют особи сосны и березы пушистой (как правило, низкой жизненности). С константностью III, но с низким обилием (+) здесь присутствует ель финская. Встречаются ива ушастая (*Salix aurita* L.) и ива пепельная *Salix cinerea*. В травяно-кустарничковом ярусе высококонстантными являются виды олиготрофных болот: мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), багульник болотный (*Ledum palustre*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.), клюква (*Oxycoccus palustris* Pers.) и осока волосистоплодная (*Carex lasiocarpa* Ehrh.).

Моховой покров хорошо развит – покрытие от 85 до 95%, в нем преобладают сфагновые мхи. Эпигейные зеленые мхи чаще всего отсутствуют или составляют не более 5% покрытия.

Сообщества, формирующие данный кластер, мы относим к ассоциации *Pino sylvestris-Ledetum* Тх. 1955, в доминантной классификации – это сосняки кустарничково-сфагновые, тип леса – сосняк багульниковый (*Pinetum ledosum*) [20].

Фиторазнообразие сообществ данного кластера характеризуют 31 вид сосудистых растений. Средняя насыщенность – 13 видов на 400 м<sup>2</sup>.

3-й кластер отличается от предыдущих более высоким разнообразием состава и структуры сообществ. В его состав входят смешанные леса с участием ели, пихты, сосны, широколиственных и мелколиственных

видов в древесном ярусе, с густым подлеском и бореально-неморальным травяно-кустарничковым ярусом. В древостое отсутствуют явно выраженные доминанты, в качестве содоминантов в различных описаниях могут выступать липа, оба вида берез, ель финская и даже пихта сибирская. Встречается также дуб черешчатый. В подлеске обильны и высококонстантны клен остролистный, липа, ель, осина. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют пролесник многолетний, сныть обыкновенная и черника. Также здесь развивается мощный липовый подрост. Напочвенный мохово-лишайниковый ярус не выражен. Очевидно, эти леса сформировались на месте вырубленных елово-широколиственных лесов. Сообщества данного кластера мы относим к ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* [22]. Фиторазнообразие сообществ данного кластера характеризуют 66 видов сосудистых растений. Средняя видовая насыщенность – 25 видов на 400 м<sup>2</sup>.

В 4-м кластере в ярусе А1 береза пушистая и осина хотя и обладают одинаковой встречаемостью, но первая характеризуется более высоким обилием. Также в древостое этих сообществ, в отличие от предыдущего кластера, присутствует сосна и ель. Во втором древесном ярусе четко выраженными доминантами являются ель и береза пушистая. Подлесок здесь более разрежен по сравнению с сообществами предыдущего кластера, широколиственные виды играют в нем менее существенную роль. В формировании высокого подлеска (В1) принимают участие древесные виды. В ярусе В2 наряду с этими же видами встречаются крушина ломкая и жимолость лесная. Высокой встречаемостью и обилием в ярусе С характеризуются черника и костяника. Моховой покров встречается практически на всех площадках. На стволах березы и осины мхи произрастают на высоте 0,4-4 м.

По эколого-флористической классификации сообщества данного кластера также относятся к ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* [22]. По доминантной классификации здесь выделяются осинники – *Populeta parviherbosa* (*Nemoralo-Borealis*) и сосняки сложные *Pineta sylvestris composita* (*Borealo-Nemoralis*). По-видимому, и те, и другие являются производными от хвойно-широколиственных лесов.

Фиторазнообразие сообществ данного кластера характеризуют 73 вида сосудистых растений. Средняя видовая насыщенность – 22 вида на 400 м<sup>2</sup>.

5-й кластер. Древостой в сообществах этой группы отсутствует. Изредка встречаются кустарниковые виды ив. Его формируют описания, выполненные пойме Б. Кокшаги – на прирусловом валу и по берегам стариц.

Травяно-кустарничковый ярус характеризуется самым высоким разнообразием среди всех выделенных кластеров. Наибольшими встречаемостью и обилием обладает *Bromopsis inermis*. Из остальных видов можно выделить гигрофильные – *Phalaroides arundinace* (L.) Rausch., *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC, *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum virgatum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Rubus caesius* L., а также *Tanacetum vulgare* L.

На ординационной диаграмме (рис. 7) видно, что эта группа описаний чрезвычайно разнородна. Поэтому классификацию этих сообществ мы не проводили. Для этого потребуются дополнительные исследования.

б-й кластер – описания, выполненные в поймах Б. Кокшаги и Интунга). В первой доминирует дуб, во второй – ольха черная. В ярусе А также присутствуют береза и вяз гладкий. В подлеске высокой константностью обладают *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum* L., *Ulmus laevis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Filipendula ulmaria*, на всех пробных площадях встречаются *Glechoma hederacea* и *Urtica dioica*.

По эколого-флористической классификации мы выделяем здесь две ассоциации ***Quercro roboris-Tilietum cordatae*** Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomesč et al. 1993 и ***Carici elongatae-Alnetum glutinosae*** Koch 1926. По доминантной классификации – это дубравы широколиственные пойменные (*Quercetum nemorosum fluvialis*) и черноольшанники разнотравные (*Alnetum varioherbosum*) [20]. Фиторазнообразие сообществ данного кластера характеризуют 54 вида сосудистых растений. Средняя видовая насыщенность – 28 видов на 400 м<sup>2</sup>.

### Таксономическое разнообразие

В ходе исследований лесных сообществ южной части ГПЗ «Большая Кокшага» обнаружен 181 вид сосудистых растений. Их полный список приведен в Приложении, латинские названия даны по сводке С.К. Черепанова [19].

Видовое богатство и видовая насыщенность, характеризующие альфа-разнообразие сообществ разных экотопов и ассоциаций, а также индекс Уиттекера, характеризующий бета-разнообразие представлены в табл. 3 и 4.

Как видно из табл. 3, сообщества экотопа 7 характеризуются наибольшим видовым богатством, что объясняется широкой амплитудой экологических режимов. Это подтверждается и высоким значением индекса Уиттекера, характеризующим гетерогенность среды. Видовая на-

сыщенность максимальна в сообществах экотопов с благоприятными почвенно-грунтовыми условиями – достаточно увлажненные дерново-подзолистые почвы с наличием выраженного гумусового горизонта.

Таблица 3

**Биоразнообразие сообществ различных экотопов**

Экотопы*	Видовая насыщенность на 400 м <sup>2</sup>	Видовое богатство	Индекс Уиттекера
1	13	43	2,3
2	13	36	1,8
3	24	76	2,2
4	25	48	0,9
6	18	42	1,3
7	12	91	6,6
8	29	52	0,8

**Примечание:** \* - Для экотопа 5 показатели биоразнообразия не рассчитаны.

Таблица 4

**Биоразнообразие ассоциаций лесной растительности**

Ассоциации	VmP*	PnL	RhP	QT	CA
Видовая насыщенность на 400 м <sup>2</sup>	15,2	12,9	23,6	22,3	25,5
Видовое богатство	54	31	99	46	45
Индекс Уиттекера	2,55	1,4	3,19	1,1	0,76

**Примечание:** \* - Ассоциации Vmp – *Vaccinio myrtilli Pinetum*, PnL – *Pino sylvestris-Ledetum*, RhP – *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*, Qt – *Quercu roboris-Tilietum cordatae*, CA – *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*.

Анализ биоразнообразия фитохор в ранге синтаксонов показал, что наибольшим видовым богатством характеризуются сообщества ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*, где отмечены ценопопуляции 73 видов сосудистых растений. Меньше всего видов в сосняках кустарничково-сфагновых (ассоциация *Pino sylvestris-Ledetum*) – 31 вид сосудистых растений. Показатели видовой насыщенности меняются в значительных пределах (13-28 видов на 400 м<sup>2</sup>). Высокое значение этого индекса для поймы является следствием гетерогенности экологических режимов. Здесь на ограниченной территории разнородный микрорельеф в сочетании с неравномерностью древесного полога создает разнообразные экологические условия увлажнения, кислотности, богатства почв и освещенности.

## Дифференцирующее разнообразие

Попарное сравнение флористических списков разных экотопов с использованием коэффициента Серенсена для качественных данных (табл. 5) показало, что флора сосудистых растений экотопа 3 обладает наибольшим сходством с большинством других экотопов, что можно объяснить промежуточным положением экологического пространства этого экотопа. Высокое сходство также наблюдается между экотопами 2 и 6. В то же время из таблицы видно, что видовой состав лугового сообщества и сообществ пойм р. Интунг и р. Б. Кокшага (экотопы 5 и 7 соответственно) наиболее резко отличается от сообществ других экотопов.

Таблица 5

Сходство флористического состава сообществ экотопов  
(коэффициент Серенсена без учета обилия)

Экотопы	2	3	4	5	6	7	8
1	0,56	0,37	0,29	0	0,45	0,17	0,28
2		0,41	0,38	0	<b>0,67</b>	0,13	0,32
3			<b>0,69</b>	0,12	0,51	0,26	0,56
4				0,11	0,51	0,2	0,56
5					0	0,12	0,13
6						0,14	0,49
7							0,36

## Структурное разнообразие

В данной работе структура видового разнообразия растительных сообществ фитоценозов в ранге экотопов и синтаксонов обсуждается с точки зрения участия в них видов различных эколого-ценотических групп (рис. 8, 9).

В формировании фитоценозов исследованных территорий данных сообществ принимают участие 12 групп сосудистых растений. Некоторые эколого-ценотические группы представленные незначительным количеством видов на рисунках не представлены.

Доминирующими группами большинства фитоценозов являются бореальная и неморальная. Также значительное место в сложении многих сообществ принимают виды боровой и нитрофильной эколого-ценотической группы. В пониженных участках поймы реки Б. Кокшага, а также пойме р. Интунг велика доля прибрежно-водных, а на слабо дренированных участках водоразделов – олиготрофных видов. Луговые виды преобладают в экотопе 5.

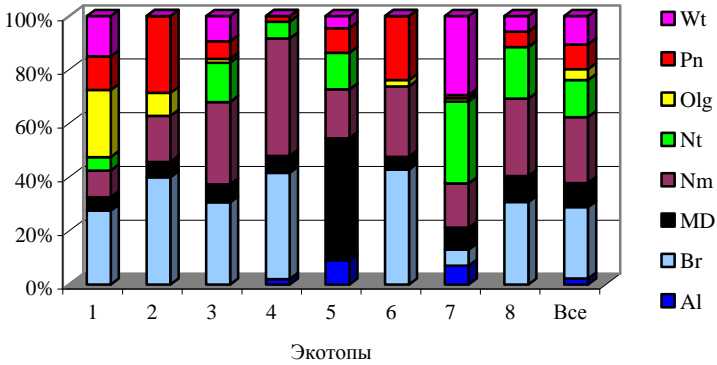


Рис. 8. Спектры эколого-ценотических групп сосудистых растений в фитоценозах экотопов, Olg – олиготрофная, Al – аллювиальная, Wt – прибрежно-водная, MFr – свежелуговая, MDr – сухолуговая, Nt – черноольшаниковая (нитрофильная), Pn – боровая, Nm – неморальная, Br – бореальная.

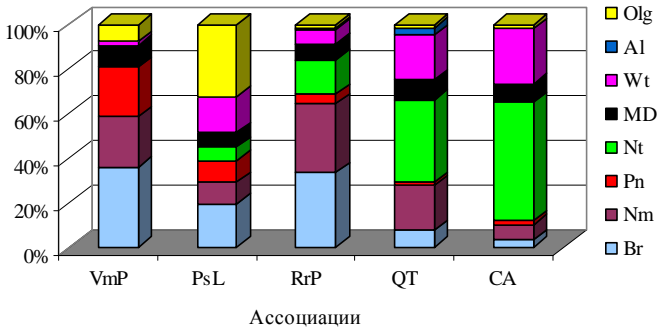


Рис. 9. Спектры эколого-ценотических групп сосудистых растений различных ассоциаций. Ассоциации: VmP – *Vaccinio myrtilli Pinetum*, PnL – *Pino sylvestris-Ledetum*, RhP – *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*, Qt – *Quercu roboris-Tilietum cordatae*, CA – *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*.

Таким образом, результаты проведенных исследований показали, что растительный покров южной части ГПЗ «Большая Кокшага» характеризуется высоким таксономическим, структурным и типологическим разнообразием. На исследованной территории обнаружено 181 вид сосудистых растений, входящих в состав 5 ассоциаций лесной раститель-

ности, выделенных с использованием эколого-флористической классификации Браун-Бланке.

С одной стороны, высокое биоразнообразие объясняется неоднородностью экологических режимов местообитаний, с другой, положением заповедника в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, флористический состав которых формируют растения разных эколого-ценотических групп.

### *Библиографический список*

1. Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1995. 192 с.
2. Абрамов Н.В. Сравнительная характеристика флористических списков природных районов Марийской АССР (К районированию флоры Марийской АССР) / Региональные флористические исследования. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. С. 28-42.
3. Абрамов Н.В. Флористическое районирование Марийской АССР / Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. – М.: Изд-во МОИП, 1984. С. 50-52.
4. Васильева Д. П. Ландшафтная география Марийской АССР. – Йошкар-Ола: Марийское книжное издательство, 1979. 134 с.
5. Демаков Ю.П., Исаев А.В., Толстухин А. И. Гидрологический очерк территории заповедника / Научные труды гос-го природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. С. 106-125.
6. Демаков Ю.П. Структура земель и лесов заповедника / Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: МарГУ. 2007. С. 9-49.
7. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. Ч.2. С.125-131.
8. Джонгман Р.Г.Г., Тер Брак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. – М.: РАСХН, 1999. 306 с.
9. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Ценофонд лесов Европейской России / <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>. 2007.
10. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Пояснительный текст и легенда к карте. – М.: МГУ, 1999. 64 с.
11. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. – М.: Наука, 1973. 201 с.
12. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биологическое разнообразие. – М.: Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.
13. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М: Мир, 1992. 241 с.
14. Одум Ю. Экология. Т. 1. – М.: Мир, 1986. 382 с.
15. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. – М.: Научный мир, 2000. 196 с.

16. Полевой экологический практикум / Учебное пособие. Часть 1. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. 112 с.
17. Сохранение и восстановление биоразнообразия. – М.: Изд. научного и учебно-методического центра, 2002. 286 с.
18. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. 196 с.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и Семья, 1995. 990 с.
20. Юркевич И.Д., Ловчий Н.Ф., Гельтман В.С. Леса Белорусского Полесья (геоботанические исследования). – Минск: Наука и техника, 1977. 288 с.
21. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3. Aufl. – Wien, 1964. 885 S.
22. Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaya E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus / Publ. by G. E. Vilchek. – Moscow, 1991. 346 p.
23. Sokolowski A. W. Zbiorowska lesne polnocno-wschodniej Polski // Monogr. Bot., 1980. V. 60. P. 1-205.

## VEGETATION COVER IN THE SOUTH PART OF THE RESERVE

M.V. Bekmansurov, K.E. Afanasyev, G.A. Bogdanov

Vegetation cover in the south part of the reserve «Bolshaya Kokshaga» was characterized with account to the landscape structure, estimations of taxonomical, structural and typological variability of forest vegetation.

To estimate vegetation cover biodiversity and ecotope relationships for the main types of vegetation communities, a geobotanical profile was arranged, crossing the relief main elements from the reserve western boundary to reach the «Bolshaya Kokshaga» river bed. Sample plots each of 400 square meters (20×20 m) were examined, providing 84 phytogeographical stand tables. Along the profile (5700 m long; altitude drop of 40 m), 8 ecotopes were distinguished, marked for the relief position and soil characteristics.

To characterize ecological area of ecotopes, the scales proposed by D.N. Tzyganov were used. Phytoindication estimates of the habitat ecological conditions made to regard as standing the most aloof ecological areas of poorly-drained plots on the watershed between the rivers B. Kundysh and B. Kokshaga (occupied with raised and transitional bogs), and those of flood-lands. In the first case, high moistening is combined with high acidity of poor soils. In the second case, at different moistening conditions of flood-lands, the soils are rich and weak-acid. Ecological areas of other ecotopes overlap significantly and sometimes coincide.

Biodiversity of the examined territory is characterized with 183 species of vascular plants, composing 5 forest associations distinguished according to ecological-floristic classification after Braun-Blanquet. Communities of the watershed ecotopes revealed the shortest taxa lists; in the flood-land communities the species contents were the richest.

Starting from the watershed and toward the Bolshaya Kokshaga river flood-plain, vegetation cover was marked to increase species diversity of the communities, accompanied with higher proportions of the species referred to the nemoral ecological cenotic group.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Флористический состав сосудистых растений сообществ,  
расположенных на геоботаническом профиле

№	Вид	Экотопы								Кластеры					
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	+		+	+		+		+	+		+	+		
2	<i>Acer platanoides</i> L.			+	+		+				+	+	+		
3	<i>Actaea spicata</i> L.			+	+							+	+		
4	<i>Aegopodium podagraria</i> L.			+	+	+				+		+	+	+	
5	<i>Agrostis gigantea</i> Roth							+	+			+			+
6	<i>Agrostis stolonifera</i> L.							+						+	+
7	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.			+	+	+						+		+	+
8	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.							+						+	+
9	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.							+							+
10	<i>Andromeda polifolia</i> L.	+									+				
11	<i>Angelica sylvestris</i> L.							+	+				+		+
12	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.							+		+					
13	<i>Artemisia vulgaris</i> L.					+		+						+	+
14	<i>Asarum europaeum</i> L.			+	+							+			
15	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth							+							+
16	<i>Betula pendula</i> Roth	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
18	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub					+		+						+	+
19	<i>Butomus umbellatus</i> L.							+						+	
20	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth		+	+	+		+		+	+		+	+		
21	<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth	+		+							+		+		
22	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth		+	+			+			+					
23	<i>Calla palustris</i> L.	+						+			+				+
24	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	+	+							+	+				
25	<i>Caltha palustris</i> L.							+							+
26	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.							+						+	
27	<i>Cardamine dentata</i> Schult.							+							+
28	<i>Cardamine impatiens noli-tangere</i> L.							+							+
29	<i>Carex acuta</i> L.	+						+			+				
30	<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.			+								+			
31	<i>Carex cespitosa</i> L.			+				+					+		+
32	<i>Carex cinerea</i> Pollich	+		+						+		+	+		
33	<i>Carex digitata</i> L.			+	+				+			+	+		
34	<i>Carex ericetorum</i> Pollich		+				+			+					
35	<i>Carex globularis</i> L.	+	+							+	+		+		
36	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	+									+	+			
37	<i>Carex omskiana</i> Meinsh.	+									+				
38	<i>Carex pilosa</i> Scop.	+		+							+	+	+		
39	<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindblom								+				+	+	
40	<i>Carex vesicaria</i> L.							+	+				+	+	+
41	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Vorosch.) Klask.		+							+					
42	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	+									+				
43	<i>Chenopodium polyspermum</i> L.							+							+
44	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W.P.C. Barton		+				+			+					

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
45	<i>Chrysaspis aurea</i> (Pollich) Greene					+								+	
46	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.							+							+
47	<i>Cicuta virosa</i> L.							+							+
48	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.							+							+
49	<i>Comarum palustre</i> L.							+							+
50	<i>Convallaria majalis</i> L.		+	+	+		+	+	+	+		+	+		+
51	<i>Corylus avellana</i> L.			+	+							+	+		
52	<i>Daphne mezereum</i> L.				+				+			+	+		
53	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.			+		+						+	+	+	
54	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub		+							+					
55	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+		+
56	<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray			+	+							+			
57	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott			+	+							+			
58	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.							+				+			+
59	<i>Epilobium montanum</i> L.					+			+				+		
60	<i>Equisetum arvense</i> L.				+	+		+				+		+	+
61	<i>Equisetum hyemale</i> L.						+			+					
62	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.				+							+			
63	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.			+	+				+			+	+		
64	<i>Equisetum X litorale</i> Kuhlew. ex Rupr.							+						+	
65	<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	+									+				
66	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	+									+				
67	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.			+	+		+		+	+		+	+		
68	<i>Festuca rubra</i> L.					+								+	
69	<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz							+						+	
70	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.							+	+				+	+	+
71	<i>Fragaria vesca</i> L.			+	+		+	+	+	+		+	+		
72	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
73	<i>Galium mollugo</i> L.			+								+			
74	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.				+							+			
75	<i>Galium palustre</i> L.			+				+					+		+
76	<i>Galium rubioides</i> L.							+	+				+	+	+
77	<i>Galium uliginosum</i> L.			+				+	+				+	+	+
78	<i>Geum urbanum</i> L.														
79	<i>Glechoma hederacea</i> L.			+	+			+				+			+
80	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman			+	+							+			
81	<i>Hieracium pilosella</i> L.						+			+					
82	<i>Hieracium umbellatum</i> L.		+				+			+			+		
83	<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.			+								+			
84	<i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub							+							+
85	<i>Hypericum perforatum</i> L.					+	+			+				+	
86	<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz			+								+			
87	<i>Impatiens noli-tangere</i> L. arvioliflora DC.							+							+
88	<i>Iris pseudacorus</i> L.							+							+
89	<i>Juncus effusus</i> L.	+									+				
90	<i>Juniperus communis</i> L.	+	+	+			+			+		+			
91	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.			+					+			+	+		
92	<i>Ledum palustre</i> L.	+								+	+				

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
93	<i>Lemna minor</i> L.							+						+	
94	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.						+							+	
95	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.						+							+	
96	<i>Linnaea borealis</i> L.		+	+						+		+	+		
97	<i>Lonicera xylosteum</i> L.			+	+				+		+	+	+		
98	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+	+	+	+			+		+		+			
99	<i>Lycopodium annotinum</i> L.		+					+		+					
100	<i>Lycopus europaeus</i> L.							+						+	+
101	<i>Lysimachia nummularia</i> L.							+	+				+	+	+
102	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+		+				+	+		+		+	+	+
103	<i>Lythrum virgatum</i> L.							+						+	+
104	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	+	+	+	+		+		+	+		+	+		
105	<i>Melampyrum pratense</i> L.	+	+	+			+			+	+		+		
106	<i>Melica nutans</i> L.			+	+		+		+	+		+	+		
107	<i>Mentha arvensis</i> L.							+	+			+	+	+	
108	<i>Mercurialis perennis</i> L.			+								+			
109	<i>Milium effusum</i> L.		+	+	+					+		+			
110	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.										+				
111	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	+	+	+			+			+	+				
112	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.							+						+	+
113	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	+		+				+			+		+	+	
114	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.							+						+	
115	<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.						+								
116	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House			+	+		+		+	+		+	+		
117	<i>Oxalis acetosella</i> L.			+	+							+	+		
118	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	+								+					
119	<i>Padus avium</i> Mill.			+	+			+	+			+	+		+
120	<i>Paris quadrifolia</i> L.				+			+				+			+
121	<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Rchb.							+						+	
122	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert							+						+	
123	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+		
124	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+			+		+	+	+		+		
125	<i>Plantago major</i> L.					+								+	
126	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.						+			+					
127	<i>Populus tremula</i> L.	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+
128	<i>Potamogeton lucens</i> L.							+						+	
129	<i>Potamogeton natans</i> L.							+						+	
130	<i>Potentilla argentea</i> L.					+								+	
131	<i>Ptarmica vulgaris</i> Hill or Blackw. ex DC.					+		+						+	
132	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	+	+	+			+			+					
133	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.			+	+							+			
134	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.								+				+		
135	<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+		+
136	<i>Ranunculus repens</i> L.			+		+		+					+	+	+
137	<i>Ribes nigrum</i> L.							+						+	+
138	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser							+						+	
139	<i>Rosa majalis</i> Herrm.							+	+				+	+	+
140	<i>Rubus caesius</i> L.							+					+	+	+

## Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
141	<i>Rubus idaeus</i> L.		+	+	+				+	+		+	+		
142	<i>Rubus saxatilis</i> L.			+	+		+	+	+	+		+	+		+
143	<i>Rumex acetosella</i> L.		+							+					
144	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.							+						+	
145	<i>Salix aurita</i> L.	+									+				
146	<i>Salix caprea</i> L.			+								+			
147	<i>Salix cinerea</i> L.	+	+							+	+				
148	<i>Salix triandra</i> L.							+						+	
149	<i>Salix viminalis</i> L.							+						+	
150	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.			+									+		
151	<i>Scrophularia nodosa</i> L.							+							+
152	<i>Scutellaria galericulata</i> L.			+				+					+		+
153	<i>Senecio tataricus</i> Less.							+						+	
154	<i>Solanum dulcamara</i> L.			+				+	+				+		+
155	<i>Solidago virgaurea</i> L.				+		+			+		+			+
156	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+		+
157	<i>Stachys palustris</i> L.							+							+
158	<i>Stellaria holostea</i> L.			+	+	+						+		+	
159	<i>Swida alba</i> (L.) Opiz							+							+
160	<i>Symphytum officinale</i> L.							+							+
161	<i>Tanacetum vulgare</i> L.					+		+						+	
162	<i>Thalictrum flavum</i> L.							+							+
163	<i>Tilia cordata</i> Mill.			+	+				+			+	+		+
164	<i>Trientalis europaea</i> L.	+	+	+	+		+			+		+	+		
165	<i>Trifolium hybridum</i> L.					+								+	
166	<i>Ulmus laevis</i> Pall.			+	+			+	+			+	+		+
167	<i>Urtica dioica</i> L.			+				+	+			+	+	+	+
168	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+		
169	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+							+	+		+		
170	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	+	+	+		+		+	+	+				
171	<i>Valeriana officinalis</i> L.							+	+			+	+	+	+
172	<i>Veronica chamaedrys</i> L.			+		+		+	+			+	+	+	+
173	<i>Veronica longifolia</i> L.							+				+			+
174	<i>Veronica officinalis</i> L.					+	+		+	+		+	+	+	
175	<i>Viburnum opulus</i> L.							+	+			+	+		+
176	<i>Vicia cracca</i> L.							+						+	
177	<i>Vicia sepium</i> L.					+			+				+		
178	<i>Viola canina</i> L.					+	+		+	+			+	+	
179	<i>Viola collina</i> Besser							+							+
180	<i>Viola mirabilis</i> L.			+	+				+			+	+		
181	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie			+								+			