

УДК 633.2.032:581.552

ЗАВИСИМОСТЬ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛУГОВ ПОЙМ РЕК БАСЕЙНА СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ ОТ ЭКОЛОГИ- ЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

И.Н. ГОРЯННОВА, Л.С. РОДМАН

(Кафедра ботаники)

Влияние эколого-геоморфологических условий на разнообразие пойменных лугов (их флористический состав, набор фитоценозов) анализируется на примере рек бассейна Северной Двины в пределах средней тайги. Работа начата в ходе выполнения совместного российско-канадского проекта «Оценка природного потенциала северных территорий для разработки стратегии природопользования» и продолжена при поддержке РФФИ (проект 96-05-65857). Необходимость обследования пойменных лугов определялась их кормовым значением для традиционно животноводческой Архангельской обл. В 1991, 1996—1998 гг. в Усть-янском районе Архангельской области обследованы поймы малых рек — Верюги, Заячьей и Кокшеньги. Материалы по лугам поймы Вычегды заимствованы из [2], по пойме верхнего течения Северной Двины — из [6].

Видовой состав пойменных лугов рек бассейна Северной Двины сходен. Они имеют 39 общих видов, составляющих основу травостоя, среди которых распространены костер безостый (*Vgompis inermis*)*, пырей ползучий (*Elytrigia repens*), полевица белая (*Agrostis gigantea*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*), борщевик сибирский (*Heraclеum sibiricum*), василистник малый (*Thalictrum minus*),

подмаренник северный (*Galium boreale*), люттики едкий и ползучий (*Ranunculus acris*, *R. repens*) и др. По числу видов луга долин названных рек мало различаются: в поймах малых рек оно колеблется от 97 до 113, в пойме Вычегды достигает максимума (151), а в пойме Северной Двины насчитывается до 97 видов, видимо, в связи с увеличением длительности затопления.

При переходе от пойм малых рек к поймам более крупных изменяется флористическое сходство

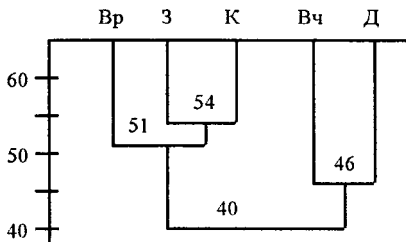
* Латинские названия растений даны по С.К. Черепанову [5].

Таблица 1

Степень общности видового состава пойменных лугов разных рек (%)

Река	Верюга	Заячья	Кокшеньга	Вычегда	Сев.Двина
Верюга	X	51	52	37	32
Заячья		X	54	41	34
Кокшеньга			X	47	51
Вычегда				X	46

лугов, оцениваемое с помощью коэффициента общности Жаккара (табл. 1). Максимально различаются по видовому составу лугов поймы Северной Двины и рр. Верюги и Заячьей.



Дендрограмма сходства видового состава лугов разных пойм.

Вр — Верюга, З — Заячья, К — Кокшеньга, Вч — Вычегда, Д — Северная Двина.

Дендрограмма, построенная на основе этого коэффициента (рисунок), показывает, что луга делятся на 2 группы, коэффициент общности между которыми довольно высок (40%). Одну группу образуют луга пойм малых рек, очень близкие по видовому составу. В другую группу входят луга Вычегды и Северной Двины, сходство между которыми несколько меньше.

При довольно высоком флористическом сходстве луга разных пойм заметно отличаются постоянством видов, что коррелирует с конкретными экологически-

ми особенностями пойм. Имеются и общие виды, объединяющие все поймы малых рек. Это растения короткопойменных лугов: ежа сборная (*Dactylis glomerata*), гравилат речной (*Geum rivale*). Высокое (III—IV класс) постоянство этих видов свидетельствует о том, что длительность стояния паводковых вод здесь не превышает 15 дней.

Верюга имеет узкую, относительно хорошо дренированную пойму. По крутым обрывистым склонам ее долины обнажаются коренные, часто карбонатные породы. Своеобразие видового состава лугов выражается в появлении весьма экзотичной для северных пойм коротконожки перистой (*Brachypodium pinnatum*) и лугово-лесного борца высокого (*Aconitum septentrionale*) (табл. 2). В то же время имеется группа видов, общих с лугами поймы р. Заячьей (группа сыгги). Экологические амплитуды этих видов соответствуют сыро- и болотно-луговому, переменному обеспеченному или умеренно переменному увлажнению и слабой аллювиальности. Им свойственна также относительно низкая устойчивость к антропогенному воздействию, что отражает невысокую интенсивность использования этих лугов.

Постоянство луговых видов, характерных для отдельных пойм (%)

Название вида	Верюга	Заячья	Кокшеньга	Вычегда	Сев. Двина
<i>Aconitum septentrionale</i>	29	—	—	1	—
<i>Brachypodium pinnatum</i>	21	—	—	—	—
<i>Scirpus sylvaticus</i>	7	50	5	—	—
<i>Hierochloe odorata</i>	—	50	5	—	—
<i>Polygonum bistorta</i>	28	90	5	1	—
<i>Aegopodium podagraria</i>	79	50	15	—	—
<i>Geranium sylvaticum</i>	64	50	15	5	—
<i>Caltha palustris</i>	43	65	10	14	4
<i>Angelica sylvestris</i>	21	25	—	2	—
<i>Crepis paludosa</i>	21	25	—	—	—
<i>Cirsium oleraceum</i>	50	20	—	—	—
<i>Dactylis glomerata</i>	64	75	55	—	4
<i>Geum rivale</i>	85	70	60	3	2
<i>Coronaria flos cuculi</i>	21	50	25	28	—
<i>Alchimilla vulgaris</i>	78	90	45	33	—
<i>Trollius europaeus</i>	50	50	25	25	4
<i>Vicia sepium</i>	36	70	40	26	4
<i>Galium mollugo</i>	50	25	55	28	4
<i>Veronica chamaedrys</i>	50	35	45	20	—
<i>Knautia arvensis</i>	43	—	50	—	4
<i>Centaurea phrigia</i>	14	45	40	—	—
<i>Dianthus deltoides</i>	—	—	20	28	—
<i>Agrostis tenuis</i>	—	10	50	54	14
<i>Stellaria hebecalyx</i>	—	—	—	29	—
<i>Rumex acetosella</i>	—	—	—	30	—
<i>Viola canina</i>	7	—	—	42	—
<i>Sedum telephium</i>	—	—	10	34	8
<i>Glechoma hederacea</i>	—	15	15	42	2
<i>Hieracium umbellatum</i>	—	—	5	40	36
<i>Agrostis gigantea</i>	36	20	20	36	66
<i>Cenolophium denudatum</i>	—	—	—	—	24

Должина р. Заячьей шире, менее дренирована, что определяет высокое постоянство камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*), зубровки душистой (*Hierochloa odorata*).

Для поймы более крупной реки Кокшеньги характерно увеличение дренированности и повышение разнообразия местообитаний. Здесь постоянны растения сухих лугов — полевица тонкая (*Agrostis tenuis*), гвоздика травянка (*Dianthus deltoides*), короставник полевой (*Knautia arvensis*).

Несмотря на длительное (20—35 дней) половодье в пойме Вычегды много незащитаемых или краткопоемных местообитаний [3]. Своим существованием они обязаны расчлененности рельефа. Здесь развиты луга с высоким постоянством видов группы горичника (*Coronaria flos cuculi*), широко распространенных на суходолах и в поймах малых рек. Луга поймы Вычегды выделяются также относительно высоким (II—III класс) постоянством щавеля малого (*Rumex acetosella*), фиалки собачьей (*Viola canina*) и других видов сухих бедных почв, а также общей с поймой Северной Двины будры площевиной (*Glechoma hederacea*).

В пойме Северной Двины ведущим фактором становится длительное затопление (40—45 дней) [1]. Оно приводит к обеднению видового состава, сокращению площади краткопоемных местообитаний в центральной и при-террасной частях поймы. В связи с этим из травостоя выпадают многие общие для описанных выше пойм виды, не переносящие высокой переменности увлажне-

ния и аллювиальности (подмаренник топяной — *Galium uliginosum*, гравилат речной, осоки пузырчатая и вздутая — *Carex vesicaria*, *C. rostrata*). Исчезают или снижают постоянство виды, неустойчивые к длительному затоплению (ежа сборная, вероника дубравная — *Veronica chamaedrys*, гвоздика травянка, подмаренник мягкий — *Galium mollugo*, полевица тонкая, купальница европейская — *Trollius europaeus* и др.). Характерно появление пустореберника Фишера (*Cenolophium denudatum*) — вида, наиболее приспособленного к высокой переменности увлажнения. Повышается постоянство (до IV класса) хорошо переносящей длительное затопление, сильно и резко переменное увлажнение и высокую аллювиальность полевицы белой.

С величиной реки, определяющей геоморфологическое строение пойм и разнообразие условий местообитания, связаны не только флористические, но и фитоценоотические особенности лугов. Эти закономерности четко выявляются при использовании методики Браун-Бланке. Фитоценозы в большинстве случаев разделяются на экологически обособленные группы, соответствующие разным типам местообитаний, которые можно рассматривать и как разные типы природных кормовых угодий. Лишь для лугов поймы Верюги основным фактором дифференциации явилось антропогенное воздействие: сообщества разделились на пастбища и неиспользуемые зарастающие кустарником луга. Диапазон изменения экологических условий в этой пойме невелик.

Таблица 3

Классификация луговых сообществ поймы р. Заячьей (постоянство видов в %)

Название видов	Типы местообитаний	
	I	II
<i>Geranium sylvaticum</i>	100	10
<i>Heracleum sibiricum</i>	85	10
<i>Centaurea phrigia</i>	85	10
<i>Galium boreale</i>	71	10
<i>Taraxacum officinale</i>	71	20
<i>Aegopodium podagraria</i>	71	20
<i>Trifolium pratense</i>	71	10
<i>Bromopsis inermis</i>	57	
<i>Campanula patula</i>	57	30
<i>Caltha palustris</i>	14	100
<i>Myosotis palustris</i>	14	80
<i>Scirpus sylvaticus</i>	—	70
<i>Cononaria flos cuculi</i>	14	70
<i>Festuca rubra</i>	14	70
<i>Carex acuta</i>	14	60
<i>Stellaria palustris</i>	—	60
<i>Galium palustre</i>	—	50
<i>Ranunculus auricomus</i>	—	50
<i>Carex vesicaria</i>	—	50
<i>Angelica sylvestris</i>	—	50
<i>Equisetum palustre</i>	14	50

В пойме р. Заячьей (табл. 3) выделены всего 2 типа местообитаний, флористически довольно близких (коэффициент общности видового состава 48%). Основной фактор дифференциации растительного покрова — увлажнение. Для лугов более дренированных участков, примыкающих к руслу, характерны герань лесная (*Geranium sylvaticum*), борщевик сибирский, василек фригийский (*Centaurea phrigia*) и др. Ближе к ко-

ренному берегу располагаются болотистые луга, флористически несколько более богатые, где высоко постоянство калужницы болотной (*Caltha palustris*), незабудки болотной (*Myosotis palustris*), осока острой (*Carex acuta*) и пузырчатой, камыша лесного и других влаголюбивых видов.

Большая часть поймы р. Кокшеньги имеет сглаженный мелкогривистый рельеф. Растительность грив и межгривных понижений практически не различается по видовому составу, варьируют лишь обилие и покрытие видов. Высокое (V класс) постоянство полевицы тонкой, короставника полевого (табл. 4) указывает на сухость и бедность почв. В притеррасной части в условиях повышенного застойного увлажнения развиты болотистые луга со щучьей дернистой, подмаренником топяным и др. Наличие общих видов (группа тимофеевки луговой) свидетельствует об их близости с лугами среднего увлажнения на мелкогривье. Для влажных лугов прирусловья в отличие от влажных лугов притеррасной поймы характерны виды, устойчивые к переменному увлажнению и аллювиальности: канареечник тростниковидный (*Phalaroides agudinacea*), костер безостый, вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia*), лютик ползучий. Это — новый тип местообитаний, не отмеченный в поймах более мелких рек.

В пойме р. Вычегды луга прирусловых грив и центральной поймы различаются по флористическому составу. Дифференцирующие их виды (табл. 5) сходны

Классификация луговых сообществ поймы р. Кокшеньги

Названия видов	Типы местообитаний		
	I	II	III
<i>Knautia arvensis</i>	100	—	—
<i>Thalictrum minus</i>	100	—	25
<i>Achillea millefolium</i>	100	33	—
<i>Agrostis tenuis</i>	80	33	—
<i>Rhinanthus minor</i>	80	17	—
<i>Trifolium pratense</i>	80	17	—
<i>Centaurea phrurgia</i>	70	17	—
<i>Alchimilla vulgaris</i>	70	33	—
<i>Tanacetum vulgare</i>	60	—	25
<i>Campanula glomerata</i>	50	17	—
<i>Phleum pratense</i>	100	50	—
<i>Ranunculus acris</i>	90	67	25
<i>Galium mollugo</i>	80	50	—
<i>Rumex acetosa</i>	60	67	—
<i>Anthriscus sylvestris</i>	60	67	—
<i>Galium uliginosum</i>	10	83	—
<i>Deschampsia cespitosa</i>	20	100	—
<i>Coronaria flos cuculi</i>	—	83	—
<i>Vicia sepium</i>	30	67	25
<i>Cirsium arvense</i>	—	50	25
<i>Alopecurus pratensis</i>	10	67	50
<i>Elytrigia repens</i>	10	50	75
<i>Carex acuta</i>	—	50	50
<i>Phalaroides arundinacea</i>	—	17	75
<i>Ranunculus repens</i>	—	—	75
<i>Alisma plantago aquatica</i>	—	—	75
<i>Lysimachia nummularia</i>	10	—	75
<i>Agrostis gigantea</i>	—	17	75
<i>Mentha arvensis</i>	—	—	50
<i>Caltha palustris</i>	—	—	50
<i>Glechoma hederacea</i>	10	—	50
<i>Bromopsis inermis</i>	30	—	50

Классификация луговых сообществ поймы р. Вычегды

Названия видов	Типы местообитаний			
	I	II	III	IV
<i>Bromopsis inermis</i>	83	8	40	—
<i>Poa pratensis</i>	78	23	20	—
<i>Heracleum sibiricum</i>	72	8	—	—
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	72	—	20	—
<i>Elytrigia repens</i>	67	15	—	—
<i>Equisetum arvense</i>	61	—	—	—
<i>Agrostis tenuis</i>	28	92	—	—
<i>Leucanthemum vulgare</i>	11	85	—	—
<i>Geranium pratense</i>	6	62	—	—
<i>Phleum pratense</i>	6	54	—	—
<i>Coronaria flos cuculi</i>	—	77	40	—
<i>Equisetum pratense</i>	6	62	80	—
<i>Phalaroides arundinacea</i>	—	8	100	—
<i>Ranunculus flammula</i>	—	—	100	20
<i>Mentha arvensis</i>	22	—	100	20
<i>Rumex crispus</i>	6	—	60	—
<i>Carex vulpina</i>	—	—	60	—
<i>Achillea cartilaginea</i>	—	—	60	—
<i>Myosotis palustris</i>	—	—	80	60
<i>Carex vesicaria</i>	—	—	20	100
<i>Equisetum heleocharis</i>	—	—	—	100
<i>Sium latifolium</i>	6	—	—	80
<i>Agrostis stolonifera</i>	—	—	—	80
<i>Carex rostrata</i>	—	—	—	80
<i>Lysimachia vulgaris</i>	—	—	—	60

по требованиям к влажности почвы, но виды группы костра безостого характеризуются высокой устойчивостью к аллювиальности, а виды группы полевицы тонкой могут существовать только при слабой аллювиальности. Это позволяет считать, что ведущим фактором в формировании растительного покрова здесь является

аллювиальность. Луга пониженных участков поймы представлены двумя четко обособленными вариантами — более сухими канареечниковыми (III) и более влажными осоковыми (IV) сообществами. Видовое разнообразие здесь значительно меньше, чем на более высоких участках поймы.

Классификация луговых сообществ поймы Сев. Двины

Названия видов	Типы местообитаний			
	I	II	III	IV
<i>Trifolium pratense</i>	100	14	11	—
<i>Trifolium repens</i>	78	14	22	28
<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	72	14	22	—
<i>Thalictrum minus</i>	67	—	—	—
<i>Plantago media</i>	61	—	—	—
<i>Campanula glomerata</i>	56	—	—	—
<i>Festuca pratensis</i>	56	14	11	28
<i>Leucanthemum vulgare</i>	56	—	33	—
<i>Achillea millefolium</i>	50	14	—	—
<i>Galium boreale</i>	22	—	100	—
<i>Filipendula ulmaria</i>	11	—	89	—
<i>Rumex acetosa</i>	33	14	78	—
<i>Poa palustris</i>	—	14	67	—
<i>Lathyrus pratensis</i>	33	14	67	—
<i>Hieracium umbellatum</i>	22	28	67	—
<i>Thalictrum flavum</i>	—	—	56	14
<i>Heracleum sibiricum</i>	56	43	44	14
<i>Alopecurus pratensis</i>	—	71	78	86
<i>Elytrigia repens</i>	6	71	—	100
<i>Phalaroides arundinacea</i>	—	—	—	86
<i>Polygonum amphibium</i>	6	—	11	71
<i>Veronica longifolia</i>	28	28	22	71
<i>Rumex crispus</i>	—	28	22	71
<i>Ranunculus repens</i>	—	14	11	57

Северная Двина — самая крупная река региона, с хорошо разработанной поймой и максимальной длительностью затопления. Здесь также выделены 4 типа местообитаний (табл. 6). На лугах высоких грив преобладает группа подорожника среднего (*Plantago media*), на более пониженных участках поймы — влаголюбивые виды

(группа подмаренника северного). Понижения занимают канареечниковые сообщества, близкие к аналогичным сообществам пойм Вычегды и Кокшеньги.

Наиболее своеобразна в экологическом отношении группа фитоценозов, не имеющая дифференцирующих видов и характеризующаяся высоким постоянством

вом борщевика сибирского, лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*), пырея ползучего. Амплитуды распространения этих видов в зависимости от увлажнения очень широки (от луговостепного до сырлугового). По-видимому, эти сообщества связаны с участками, имеющими максимально выраженные аллювиальность и переменность увлажнения, поскольку названные виды характеризуются высокой устойчивостью к этим экологическим факторам.

Таким образом, размеры реки и геоморфологические особенности поймы определяют разнообразие условий местообитания и типов природных кормовых угодий, от 2—3 типов в поймах малых рек до 4—5 в поймах Вычегды и Северной Двины. С изменением размеров реки изменяются ведущие экологические факторы, формирующие растительный покров. Для пойм малых рек (Верюги, Заячьей, Кокшеньги) определяющим является степень увлажнения, связанная с удаленностью от русла. С увеличением поймы все более важную роль играют переменность увлажнения и аллювиальность. В поймах наиболее крупных рек (Северная Двина) ведущим фактором становится длительность затопления.

Смена факторов влечет за собой перестройку конкурентных отношений, перегруппировку видов, появление новых сочетаний дифференцирующих видов. Так, таволга вязолистная в пойме р. Заячьей растет и на влажных лугах вместе с тысячелистником обыкновенным (*Achillea millefolium*), геранью луговой (*Geranium pra-*

tense), и на сырых вместе с осокой острой. В пойме Северной Двины она приурочена к лугам среднего увлажнения, тогда как тысячелистник и герань луговая ограничены наиболее сухими, а осока острая — наиболее влажными местообитаниями.

К числу видов, сужающих набор местообитаний при возрастании величины реки, относятся также ежа сборная, щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), горичвет кукушкин, подмаренники топяной и мягкий, вероника дубравная. Так, ежа сборная в поймах Верюги и Заячьей имеет высокое (свыше 40%) постоянство во всех сообществах, в пойме Кокшеньги она значительно чаще встречается на наиболее сухих участках, в пойме же Северной Двины она встречается редко и ограничена наиболее высокими, редко залываемыми гривами.

Виды, устойчивые к переменности увлажнения и аллювиальности (костер безостый, пырей ползучий, лисохвост луговой, полевица белая, вероника длиннолистная, лютик ползучий, щавель курчавый *Rumex crispus* и некоторые др.), напротив, расширяют набор местообитаний и повышают свое постоянство в поймах крупных рек. Например, костер безостый и пырей ползучий в поймах Верюги и Заячьей встречаются довольно редко, в пойме Кокшеньги они тяготеют к пониженным участкам, в пойме Вычегды — к повышениям прирусловой части, а в пойме Северной Двины охватывают все или почти все типы местообитаний.

Помимо видового состава и разнообразия типов угодий, ведущие

экологические факторы определяют и их хозяйственно значимые характеристики — урожайность и качество корма. Колебание этих показателей по годам контролируется в поймах малых рек главным образом режимом атмосферных осадков и грунтовых вод, в поймах крупных рек — длительностью и высотой половодий. Это необходимо учитывать при прогнозировании состояния поемных лугов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексеев Л.Н.* Основные закономерности распределения лугов в пойме Северной Двины, пути их улучшения и рационального использования. Совр. проблемы биогеографии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. — 2. *Котелина Н.С.* Пойменные луга Вычегды и пути

их улучшения. — Луга Коми АССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 3. *Лобовикова В.Ф.* Результаты культуры *Vromus inermis* Leyss (Роасеа) в пойме реки Вычегды. — Ботанич. журн., 1979, т. 64, № 2. — 4. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижииков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. — 5. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, «Мир и семья—95», 1995. — 6. *Шенников А.П.* Аллювиальные луга в долинах рр. Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской области. — Материалы по организации и культуре корм. площади. 1913, вып. 6.

Статья поступила 13 января 1999 г.

SUMMARY

Floodplain meadows of rivers in the Northern Dvina basin within middle taiga are characterized by high floristic similarity. Phytocenotic diversity of meadows increases from floodplains of small rivers to large ones, which is connected with expansion of the set of habitats. A change in key differentiation factors of vegetative cover affecting competitive relations also takes place. This results in changing permanency of species and in their rearrangement.