

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского»

На правах рукописи

**Горнова
Мария Владимировна**

**СТРУКТУРНОЕ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ВЫСОКОТРАВНЫХ ЕЛЬНИКОВ
НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ
БРЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ**

Специальность 03.02.08 – Экология
(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Л.Н. Анищенко

Научный консультант:
доктор биологических наук
О.И. Евстигнеев

Брянск 2014

СОДЕРЖАНИЕ

Общая характеристика работы	3
Глава 1. Высокотравные леса Восточной Европы (литературный обзор).....	6
1.1. Представления о лесном высокотравье.....	6
1.2. Гигрофитные высокотравные леса и их типы.....	8
Глава 2. Район, объекты и методы исследования.....	20
2.1. Район исследования.....	20
2.2. Объекты исследования.....	21
2.3. Методы исследования.....	27
2.3.1. Онтогенетические методы.....	27
2.3.2. Популяционные методы.....	29
2.3.3. Геоботанические методы.....	31
2.3.4. Методы составления геоботанических карт.....	34
2.3.5. Статистические методы.....	35
Глава 3. Онтогенез модельных видов растений в ельнике высокотравном на низинном болоте.....	38
3.1. <i>Ligularia sibirica</i>	38
3.2. <i>Melandrium dioicum</i>	47
3.3. <i>Poa remota</i>	57
Глава 4. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия высокотравных ельников и черноольшаников на низинных болотах.....	66
4.1. Экологическая и геоботаническая характеристика микросайтов.....	66
4.2. Микросукцессии на микросайтах.....	87
4.2.1. Микросукцессии на валеже.....	87
4.2.2. Микросукцессии на осоковых кочках.....	96
Глава 5. Особенности формирования высокотравных ельников на низинных болотах.....	106
Глава 6. Состояние ценопопуляций модельных видов растений в ельнике высокотравном на низинном болоте.....	131
6.1. <i>Ligularia sibirica</i>	131
6.2. <i>Melandrium dioicum</i>	134
6.3. <i>Poa remota</i>	137
Выводы	141
Список литературы	142
Приложение	154

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Высокотравные ельники, сохранившиеся на низинных болотах лесной зоны Европейской части России, а также Белоруссии, характеризуются сложной пространственной структурой и относительно большим видовым богатством (Пьявченко, 1963; Юркевич и др., 1971; Смирнова, Коротков, 2001; Рысин, Савельева, 2002; Кутенков, Кузнецов, 2013 и др.). Высокотравные ельники – рефугиумы биоразнообразия. Однако из-за рубок, мелиорации и торфопоразработок эти сообщества практически полностью исчезли. Небольшие участки высокотравных ельников сохранились на юго-востоке Брянского полесья (Анищенко, Харлампиева, 2011в; Харлампиева, Евстигнеев, 2011, 2013). Уцелевшие высокотравные ельники – важный объект изучения разных аспектов сохранения и восстановления биологического разнообразия. Тем не менее, в известной нам литературе сведения о структурном и видовом разнообразии высокотравных ельников на низинных болотах фрагментарны.

Цель работы – изучить структурное и видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Брянского полесья, а также описать особенности формирования этих сообществ.

Задачи:

1. Собрать и обобщить литературу о структурном и видовом разнообразии высокотравных лесов на низинных болотах, произрастающих на территории России и сопредельных государств.
2. Изучить особенности онтогенеза модельных видов растений в ельниках высокотравных на низинных болотах.
3. Описать мозаичность высокотравных ельников и оценить ее роль в поддержании флористического разнообразия.
4. Дать геоботаническую характеристику высокотравным ельникам на низинных болотах, а также охарактеризовать этапы их сукцессионного развития.
5. Оценить состояние ценопопуляций модельных видов растений, произрастающих в ельнике, установить их характерный онтогенетический спектр (ХОС) и определить размеры элементарных демографических единиц (ЭДЕ).

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Изучен онтогенез трех модельных видов растений в ельниках высокотравных. Выявлен характерный онтогенетический спектр этих видов, а также оценены размеры их элементарных демографических единиц. Впервые для Брянской области приводится подробная геоботаническая характеристика высокотравного ельника на низинном болоте, охарактеризованы особенности его пространственной структуры и описаны этапы сукцессионного развития этого сообщества. Показана роль микросайтов в поддержании видового и эколого-ценотического разнообразия высокотравных ельников.

Защищаемые положения.

1. Особенности онтогенеза модельных видов растений, произрастающих в высокотравном ельнике на низинном болоте.
2. Развитая микромозаичная структура высокотравных ельников – основа поддержания их высокого видового и эколого-ценотического разнообразия.
3. Высокотравные ельники – заключительный этап в развитии лесных сообществ на низинных болотах Брянского полесья. Черноольшаники высокотравные – производный вариант от высокотравных ельников.
4. Характерные онтогенетические спектры и размеры элементарных демографических единиц некоторых видов в ельниках высокотравных.

Практическое значение. Информация о структурном и видовом разнообразии высокотравных ельников может быть использована для разработки рекомендаций по их восстановлению на антропогенно нарушенных территориях. Данные о характерном онтогенетическом спектре и размерах элементарных демографических единиц растений могут быть полезными при оценке состояния их ценопопуляций в различных сообществах и для уточнения соэкологического статуса.

Личный вклад. Автором сформулированы цель и задачи исследования, проведен сбор полевого материала, его обработка, анализ и формулировка полученных выводов.

Соответствие содержания диссертации паспорту специальности, по которой она рекомендуется к защите. Исследования соответствуют паспорту специальностей научных работников, шифру специальности 03.02.08 – Экология. Области исследований: факториальная, популяционная экология, экология сообществ, прикладная экология.

Связь с научными программами и плановыми научными исследованиями. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: 1) № 11-04-01448_a (2012-2013) «Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия лесных и луговых сообществ»; 2) № 12-04-33193 мол_a_вед (2012-2014) «Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных ландшафтов».

Апробация работы. Результаты исследований доложены на международных конференциях: «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011); «Ломоносов-2013» (Москва, 2013); «Географические проблемы сбалансированного развития староосвоенных регионов» (Брянск, 2013); на Всероссийской школе-конференции по лесной экологии: «Современные концепции и методы лесной экологии» (Томск, 2013); на Всероссийской научно-практической конференции: «Мониторинг биоразнообразия экосистем степной и лесной зон» (Балашов, 2012).

Публикация результатов. По теме диссертации опубликовано 12 статей и тезисов, из которых 3 статьи – в изданиях, рекомендованных ВАК.

Объем и структура диссертации. Диссертация включает в себя общую характеристику работы, 6 глав, выводы, приложения. Работа изложена на 153 страницах основного текста. Список литературы включает 261 наименование, в том числе 24 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность доктору биологических наук О.И. Евстигнееву и доктору сельскохозяйственных наук, профессору Л.Н. Анищенко за многолетнюю поддержку, помощь в планировании и проведении исследований.

ГЛАВА 1

ВЫСОКОТРАВНЫЕ ЛЕСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Для характеристики структурного и видового разнообразия высокотравных ельников на низинных болотах необходимо: 1) выяснить, что подразумевается под лесным высокотравьем; 2) уточнить в каких условиях и благодаря чему могут формироваться гигрофитные высокотравные леса, выявить особенности их строения.

1.1. Представления о лесном высокотравье

Растительные сообщества, в травяном покрове которых доминируют высокорослые цветковые растения и крупные папоротники называют высокотравными (Зыков, 1956; Смирнова, Коротков, 2001; Смирнова и др., 2006; Заугольнова и др., 2009 и др.). Высокотравные сообщества могут формироваться как на лугах, так и в лесах. Лесное высокотравье произрастает как в ненарушенных лесах, так и в производных вариантах. Высокотравные лесные сообщества отличаются от других типов сообществ по структуре и видовому составу. Для понимания этих различий, прежде всего, необходимо выяснить, что же понимается под лесным высокотравьем, каковы его признаки, условия формирования и развития.

Л.Б. Заугольнова с соавторами (2009) выделили характерные признаки «бореального высокотравья». В благоприятных условиях высокотравные виды обладают высокой интенсивностью роста и способны за вегетационный период достигать высоты 1,0-1,5 (2,0) м. В горной черневой тайге Южной Сибири (Алтай, Саяны, Кузнецкий Алатау, Салаир) высокотравные виды достигают высоты до 3 м и более (Зыков, 1956). Благодаря крупным листьям их еще называют «крупнотравьем», или *magnoherbosa* (Корчагин, 1956; Чертовской, 1978; Абатуров и др., 1988; Флора и растительность ..., 1997; Рысин, Савельева, 2002 и др.).

Большинство высокотравных видов относятся к светолюбивым растениям (*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. & Schreb., *Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Lythrum salicaria* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert и др.). В доагрикультурных лесных ландшафтах, где ключевыми видами были крупные фитофаги (зубры, туры, тарпаны и др.), высокотравные виды, видимо, доминировали или содоминировали на границах между лесными и травяными сообществами (Восточноевропейские ..., 2004а). В современных условиях они типичны для разновозрастных темнохвойных лесов с мозаикой окон возобновления и ветровальными почвенными комплексами (Смирнова и др., 2006; Заугольнова и др., 2009). Чаще всего высокотравные виды встречаются на начальных этапах развития «окон» при отсутствии древесного полога или его низкой сомкнутости. Произрастают они на различных микросайтах: на выровненных участках, в западинах и на буграх (Самохина, 1997; Восточноевропейские ..., 2004а). Часть видов высокотравья относятся к теневыносливым: *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC., *Cacalia hastata*

L., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Scrophularia nodosa* L. и др. Они, как правило, вегетируют в условиях затенения и зацветают при увеличении освещенности (Самохина, 1997; Заугольнова и др., 2009).

Высокотравные виды могут произрастать в мезофитных (водоразделы, склоны речных террас) и гигрофитных (поймы, болота и др.) лесных сообществах на почвах с различной степенью увлажненности. На среднеувлажненных почвах чаще встречаются: *Adenophora lilifolia*, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Geranium sylvaticum* L., *Senecio nemorensis* L. и др. В более увлажненных местообитаниях произрастают: *Cicuta virosa* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Lycopus europaeus* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus sylvaticus* L., *Valeriana officinalis* L. и др. (Цыганов, 1983). Высокотравные растения образуют мощный листовой опад, который благоприятствует муллевому гумусообразованию (Восточноевропейские ..., 2004а).

Набор высокотравных видов зависит от размера окна в пологом лесу, влажности почвы и воздуха. Например, в небольших окнах на умеренно увлажненных почвах произрастают: *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Crepis sibirica* L. и др. В больших окнах на переувлажненных почвах наиболее характерны: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cirsium oleraceum*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. (Восточноевропейские ..., 2004а).

И.В. Зыков (1956) к факторам развития высокотравья в горной черневой тайге относит: 1) богатство почв питательными веществами; 2) высокую относительную влажность воздуха и постоянное увлажнение почв; 3) высокий снежный покров, благодаря которому почва зимой не промерзает, а микроорганизмы сохраняют свою жизнедеятельность; 4) особенности солнечного освещения – «горное солнце».

В спонтанно развивающихся сообществах благодаря парцеллярному сложению (чередование разновозрастных парцелл) и наличию разнообразных микроместообитаний возможно одновременное присутствие высокотравных видов разных эколого-ценотических групп (Георгиевский, 1992; Самохина, 1997; Сарычева, 1998; 2000; Восточноевропейские ..., 2004б; Широков и др., 2006 и др.). Лесное высокотравье в них формируется неморальными, бореальными, нитрофильными (черноольховыми), травяно-болотными и др. видами. Так, к неморальной группе относятся: *Adenophora lilifolia*, *Campanula latifolia* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Scrophularia nodosa*, *Senecio nemorensis*, *Stachys sylvatica* L. и др. Бореальную группу представляют: *Cacalia hastata*, *Chamaenerion angustifolium*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum* L., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy и др. Нитрофильная группа представлена: *Aconitum septentrionale* Koelle, *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cirsium heterophyllum*, *C. oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Lycopus europaeus*, *Urtica dioica* L. и др. К травяно-болотной группе относятся: *Calamagrostis*

canescens (Web.) Roth, *Carex acuta* L., *Equisetum fluviatile* L., *Iris pseudacorus* L., *Ligularia sibirica*, *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis* и др.

Таким образом, к лесному высокотравью принято относить крупные папоротники и высокорослые цветковые растения. Они обладают высокой интенсивностью роста и при сочетании благоприятных факторов достигают значительной высоты. Лесное высокотравье может формироваться в различных экологических условиях. Виды из разных эколого-ценотических групп (неморальной, бореальной, нитрофильной, травяно-болотной и др.) формируют высокотравье. Во всех экологических вариантах лесных сообществ высокотравье развивается благодаря значительной освещенности, когда достаточно света для интенсивного роста. В ненарушенных сообществах высокотравные виды приурочены к крупным «окнам» в пологе древостоя, которые находятся на начальных этапах зарастания.

Высокотравье – относительное понятие. В различных условиях обитания один и тот же вид может «чувствовать себя» по-разному. В этой работе под «высокотравьем» мы понимаем виды растений, достигающие за вегетационный период высоты 1.0-1.5 м и более, которые произрастают в условиях значительной освещенности, на достаточно богатых и увлажненных почвах. Согласно фактору увлажнения почв высокотравные леса можно подразделить на мезофитные и гигрофитные (Соколова, 1951; Растительность ..., 1980; Рысин, Савельева, 2002; Восточноевропейские ..., 2004б; Мартыненко и др., 2007 и др.). Ниже приводится анализ литературы, посвященной гигрофитным высокотравным лесам.

1.2. Гигрофитные высокотравные леса

Гигрофитные высокотравные леса встречаются по склонам долин рек и ручьев, в поймах этих водотоков, а также на болотах. Эти леса произрастают как на аллювиальных почвах, так и на торфяных с различной глубиной торфяного горизонта – до 3 м и более. Они отличаются большей обводненностью, нежели водораздельные леса. Характер увлажнения в них может быть различным – от проточного до застойного. Почвенно-грунтовые условия накладывают отпечаток на тип лесной растительности каждого конкретного участка территории. На европейской части России древесный ярус таких лесов представлен видами рода *Picea*, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pubescens* Ehrh., *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus laevis* Pall. и др. (прил. I.1-I.4). В свою очередь, верхний полог образуют чистые (монодоминатные) или же смешанные (кондоминантные) древостои (Пидопличко, 1961; Пьявченко, 1963; Юркевич и др., 1968, 1971, 1979; Юркевич, Петров, 1971; Смоляк, 1969; Растительность ..., 1980; Боч, Смагин, 1993; Рысин, Савельева, 2002 и др.).

Гигрофитные высокотравные леса представлены как ненарушенными разновозрастными, так и производными типами. Например, старовозрастные травяные березняки могут формироваться в поймах рек (Дегтева, 2001) и на низинных болотах (Гельтман, 1963). Производные типы травяных березняков возникают в результате рубок, ветровалов и др.

В гигрофитных лесах выражена мозаичность элементов микрорельефа и растительного покрова. Деревья образуют крупные приствольные поднятия. Благодаря ветровалам образуется спектр разнообразных микроместообитаний. В результате активного тока воды образуются небольшие мочажиноподобные русла и западины, на поверхности которых могут образоваться сплавинки. Благодаря некоторым осокам возникают кочки. Эта горизонтальная неоднородность сообществ позволяет существовать вместе представителям разных эколого-ценотических групп (Сарычева, 1998; 2000; Евстигнеев, Сарычева, 1999; Мирин, 2003; Кутенков, 2004; Евстигнеев, 2010).

Подробнее рассмотрим особенности двух вариантов гигрофитных лесов: черноольховых высокотравных лесов и еловых высокотравных лесов.

Черноольховые гигрофитные высокотравные леса. *Alnus glutinosa* широко распространена в Восточной Европе, за исключением ее северных и некоторых южных окраин (Растительный ..., 1969). В южнотаежной и широколиственных зонах находится область повышенного распространения черноольшаников. На территории Литвы, Белоруссии и в Украинском Полесье черноольховые леса относятся к наиболее продуктивным лесам этой формации (Юркевич и др., 1968; Гельтман, Моисеенко, 1990).

Гигрофитные высокотравные черноольховые леса приурочены к поймам и долинам рек и ручьев, обводненным участкам низинных болот (Цинзерлинг, 1938; Пьявченко, 1963; Растительный ..., 1969; Яковлев, 1973; Валетов и др., 1985; Сарычева, 2000; Кутенков, 2010 и др.). Болотно-травяные черноольшаники представляют собой одну из стадий в процессе эволюции открытых низинных болот (Глебов, 1970; Пьявченко, 1985).

Черноольховые сообщества произрастают на различных почвах – от перегнойно-подзолисто-глееватых до торфяных. Местообитания этих лесов характеризуются значительной обводненностью и различной степенью проточности, что в свою очередь влияет на структуру сообщества, его видовой состав (Смоляк, 1969; Гельтман, 1982 и др.). Сомкнутость древесного яруса – от 0.5 до 0.8. В верхнем пологе доминирует *Alnus glutinosa*, иногда примешивается *Betula pubescens*, *Picea abies* (L.) Karst. и др. виды (Корчагин, Сениянинова-Корчагина, 1957; Смоляк, 1960; Яковлев, 1973; Катунцова, 2007 и др.). Однако не во всех ярусах присутствуют виды древесной синузии, ареал которых проходит через данную территорию. Присутствие *B. pubescens* в древостое может свидетельствовать об ослаблении евтрофной стадии болотообразования и усилении застойности вод (Растительный ..., 1969). *P. abies* чаще встречается по пристволовым повышениям *A. glutinosa*. В Карелии Ф.С. Яковлев (1973) описал возникновение черноольхово-еловых сообществ. *A. glutinosa* поселяется на небольших повышениях (валёж и др.) в долине рек, ручьев и пологам. На начальных стадиях развития сообщества с *A. glutinosa* находятся в условиях длительного затопления и слабой аэрации субстрата. Основание ствола *A. glutinosa* приподнято над уровнем воды. Позднее возникают кочки с полуразложившимися раститель-

ными остатками, приуроченные к приподнятым корням ольхи. Высота кочек зависит от обводненности. Приствольные повышения находятся среди обильно увлажненных понижений, затопленных водой. На кочках укореняются гидромезотрофные растения, в понижениях сохраняются водно-болотные виды. В дальнейшем на ольховых кочках приживаются *Picea* sp., *Betula* sp. и кустарники – *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill., *Ribes nigrum* L., *Viburnum opulus* L., а также растения зеленомошного елового леса – *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L. и др. Между древесными кочками черной ольхи встречаются отдельные виды высокотравья – *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina* и др. По водотокам приручейных долин встречается *Calla palustris* L. Так, возникает черноольхово-еловое сообщество, в котором ель постепенно может стать доминантом верхнего полога. В случае вырубки ели, начинает расселяться *Betula pubescens* (Яковлев, 1973).

Для сообществ гигрофитных черноольховых лесов характерен довольно хорошо развитый напочвенный покров из нескольких ярусов, основу которого составляют мегатрофные-мезогигрофитные и гигрофитные высокотравные виды растений. Видовой состав меняется в зависимости от почвенно-грунтовых условий. Так, в ольсах средне- и сильнообводненных проточными водами в травяном ярусе наиболее представлены крупные папоротники, *Filipendula ulmaria*, *Iris* sp., *Urtica dioica*. С уменьшением проточности и увеличением застойности в покрове становятся обычными виды рода *Carex*, *Phragmites australis*, *Scirpus* sp., *Sonchus* sp. и *Typha* sp. Моховой покров чаще всего слабо развит (Смоляк, 1960; Юркевич, Смоляк, 1958; Юркевич и др., 1968; Растительный ..., 1969; Валетов и др., 1985 и др.).

В некоторых сообществах черноольшаников присутствуют микросайты абиогенного и биогенного происхождения. К абиогенным микросайтам относятся мелководья и переувлажненные участки почвы. Сплавинки, валёж, осоковые и ольховые кочки – микросайты биогенного происхождения. Благодаря разнообразным микросайтам в черноольшаниках поддерживается видовое разнообразие, в них могут произрастать виды различной экологии (Сарычева, 1998, 2000; Евстигнеев, Сарычева, 1999; Евстигнеев, 2010).

Классификации черноольховых лесов выполняли многие авторы, используя различные принципы. В последнее время часто используют эколого-флористический подход (Палчиньски, 1969; Боч, 1992, 1993; Боч, Смагин, 1993; Морозова, 1999; Федотов, 1999; Василевич, Щукина, 2001; Булохов, Соломещ, 2003; Семенищенков, 2009; Ключев, 2011; Prieditis, 1997; Rennwald, 2000; Matuszkiewicz, 2007 и др.), с применением которого получается унифицированная классификационная система фитоценозов. В Брянской области сообщества черноольшаников относят к двум классам: 1) *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943; 2) *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937 em. Klika 1939.

Класс *Alnetea glutinosae*. Ассоциация ***Carici elongatae-Alnetum*** Koch 1926 распространена в Польше (Matuszkiewicz, 2007), на болотах северо-запада России (Боч, Смагин, 1993), отмечена на территории Брянской области (Морозова, 1999; Федотов, 1999; Булохов, Соломещ, 2003; Семенищенков, 2009). Она объединяет сообщества пойменных и болотных черноольшаников с умеренно проточным увлажнением. Видовое богатство сосудистых растений варьирует от 25 до 109 видов. Травяной покров довольно высокий, густой, доминируют в нем нитрофильные и травяно-болотные виды. На повышениях можно встретить бореальные растения (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Circaea alpina* L., *Vaccinium myrtillus*). Иногда отмечаются водные (*Lemna minor* L.) и прибрежно-водные растения (*Alisma plantago-aquatica* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sium latifolium* L.). Высокотравье может насчитывать до 47 видов, наиболее постоянны и обильны – *Phragmites australis*, *Carex acuta*, *Filipendula ulmaria*, *Iris pseudacorus*, *Urtica dioica*. Моховой ярус часто отсутствует или сильно разрежен. Наземных видов очень немного. Встречаются в основном влаголюбивые и водные растения (*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium medium* (Bruch et Schimp.in B.S.G.) T. Kop., *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr и др.). У основания стволов и на валёже сосредоточены эпифитные виды – *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B.S.G. (Морозова, 1999). Еще более редко можно обнаружить *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russ.), *S. squarrosum* Crome (Федотов, 1999; Семенищенков, 2009).

Сообщества ассоциации ***Sphagno squarrosi-Alnetum*** Sol.-Gorn. 1975 занимают глубокие понижения в междуречных пространствах, западины на террасах рек (Морозова, 1999; Булохов, Соломещ, 2003), а также встречаются в мезоевтрофных участках присклоновых, долинных и логовых болот (Федотов, 1999). Сообщества сфагновых черноольшаников характеризуются застойным увлажнением со слабой или же довольно сильной обводненностью. Травяной покров разрежен. Видовое богатство травяно-кустарничкового яруса варьирует от 10 до 60 видов. Число евтрофных видов несколько сокращается, к ним добавляются виды мезоевтрофных болот (*Carex canescens* L., *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Comarum palustre* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.). Водные и прибрежно-водные виды не характерны. С незначительным обилием встречается небольшое число бореальных видов. Число высокотравных видов может быть различным – от 7 до 25. Наиболее часто встречаются: *Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*. В моховом покрове насчитывается до 13 видов. Обычно он довольно хорошо развит, но покрытие может варьировать от 10 до 90%. Доминируют сфагновые мхи – *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre* L., часто встречаются *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum* и др. Для болот северо-запада России выделена ассоциация ***Alnetum glutinosae-Sphagnosum*** Schwickerath 44. Она разделена на две субассоциации: ***typicum*** и ***calletosum*** (Боч, 1993; Боч, Смагин, 1993).

Класс *Querc-Fagetea*. Ассоциация *Circae-Alnetum* Oberd. 1953 отмечена для торфяных болот Польши (Палчиньски, 1969). О.В. Морозова (1999) выделила брянские сообщества в отдельную субассоциацию *Circae-Alnetum calthaetosum palustris*. Сообщества ассоциации распространены по долинам небольших рек. Травяной покров в них развит достаточно хорошо, его покрытие варьирует от 80 до 100%. В нем насчитывается до 88 видов сосудистых растений. Наряду с преобладающими травяно-болотными и нитрофильными видами с небольшим обилием встречаются неморальные виды (*Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort.). Бореальные мелко-травные виды практически отсутствуют. Водные виды не встречаются. Единично отмечены прибрежно-водные растения (*Alisma plantago-aquatica*). Около 30 высокотравных видов произрастает в сообществах этой ассоциации. Наиболее постоянны и обильны – *Impatiens noli-tangere* L., *Angelica sylvestris*, *Urtica dioica*. Наземные мохообразные практически отсутствуют.

Ассоциация *Urtico dioicae-Alnetum glutinosae* Bulokhov et Solomeshch 2003 включает в себя сообщества черноольшаников, распространенные по долинам рек и ручьев (Булохов, Соломеш, 2003; Семенищенков, 2009; Ключев, 2011). Покрытие травяного покрова в них варьирует от 20 до 90%, в среднем – 60%. В травяно-кустарничковом ярусе может насчитываться до 82 видов сосудистых растений, большинство из них относится к нитрофильным (*Impatiens noli-tangere*, *Athyrium filix-femina*) и травяно-болотным (*Equisetum fluviatile*, *Lysimachia vulgaris*). Высокотравье может насчитывать до 30 видов. Доминантом выступает *Urtica dioica*. Бореальное мелкотравье не выражено. Единично встречаются прибрежно-водные растения (*Oenanthe aquatica*, *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica beccabunga* L.). Сообщества субассоциаций *U.d.-A.g. stellarietosum nemori* subass. nov. prov. и *U.d.-A.g. typicum* отличаются присутствием в их составе довольно большого числа неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea* L., *Mercurialis perennis* и др.). Субасс. *U.d.-A.g. swidetosum albae* subass. nov. prov. обеднена неморальными видами. Моховой ярус в сообществах ассоциации не выражен.

Наибольшим видовым богатством отличаются сообщества ассоциации *Carici elongatae-Alnetum*. В них же встречается наибольшее число высокотравных видов. Бореальное мелкотравье с небольшим обилием и постоянством встречается в сообществах ассоциаций класса *Alnetea glutinosae*, в сообществах класса *Querc-Fagetea* оно практически отсутствует. Сообщества ассоциации *Urtico dioicae-Alnetum glutinosae* характеризуются более постоянным присутствием неморальных видов. Моховой покров довольно хорошо развит лишь в сообществах ассоциации *Sphagno squarrosi-Alnetum*.

Еловые гигрофитные высокотравные леса. Распространены эти леса на всей территории России, где проходят ареалы различных видов ели (*Picea abies*, *P. x fennica* (Regel) Kom., *P. obovata* Ledeb., *P. ajanensis* (Lindl. & Gord.) Fisch. ex Carr. и др.). Сообще-

ства долинных и болотных высокотравных ельников характеризуются проточным увлажнением и относительно богатыми почвами (Пьявченко, Сибирева, 1962; Пьявченко, 1963; Пьявченко, Коломыцев, 1980; Василевич, 2004). Болота низинного типа питаются жесткой грунтовой водой богатой известью, водой атмосферных осадков поверхностного и внутрипочвенного стока, в поймах рек – водами весенних и летних паводков. В низинных болотно-травяных ельниках мощность торфяной залежи достигает 1.5-2.0 метров, иногда более. Торфяная почва характеризуется средней и повышенной степенью разложения, большим содержанием азота, кальция и других элементов минерального питания (Пьявченко, 1963). В настоящее время эти леса, как правило, не занимают больших площадей. Хотя еловые разнотравные болота встречаются в пределах почти всей лесной зоны Европейской части России, все же наиболее широко они распространены на юго-востоке, в пределах южной тайги и подтайги (Юрковская, 1974).

Один из возможных вариантов возникновения гигрофитных высокотравных ельников был описан В.Н. Сукачевым (1973). В ходе зарастания озера формируется травяное болото, на смену которому приходит осоково-ивовое болото. При наличии проточной воды оно сменяется на сообщество из *Alnus glutinosa*. Увеличение мощности торфа и дальнейшее усиление неблагоприятных условий для ольхи вызывает смену ее сосной, березой, а чаще елью – в области ее распространения.

Верхний полог ненарушенных сообществ сформирован, как правило, сочетанием хвойных (*Picea* sp., *Abies* sp., *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix* sp.) и лиственных деревьев (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus* sp. и др.). Древостой часто разновозрастный, его сомкнутость значительно варьирует, но обычно невелика. Для девственных гигрофитных высокотравных еловых лесов характерна горизонтальная неоднородность сложения. Каждое сообщество представляет собой сочетание нескольких вариантов парцелл – разновозрастных сомкнутых группировок деревьев и «окон» на месте вывалов нескольких старых деревьев (Дыренков, 1984; Георгиевский, 1992; Кутенков, 2004 и др.). Сомкнутость подлеска – от очень редкой до довольно густой, его видовой состав различен. Так, в ельнике приручейно-травяном (*Piceetum fontinale herbosum*), произрастающем на территории Белоруссии, подлесок распространен неравномерно и приурочен к просветам основного яруса. Эдификаторами подлесочного яруса выступают *Corylus avellana* L., *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Ribes nigrum* и *Salix cinerea* L. (Юркевич и др., 1971).

В низовьях Амура И.Т. Дуплищев (1965) описал долинный крупнопоротниковый ельник с подлеском средней густоты, который состоит из *Acer ukurunduense* Trautv. & C.A. Mey., *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Ledeb., *Padus asiatica* Kom., *Ribes pallidiflorum* Pojark., *Rosa acicularis* Lindl., *Sambucus sibirica* Nakai, *Sorbus amurensis* Koehne, *Spiraea media* Franz Schmidt и др.

Для полесского приручейно-травяного ельника И.Д. Юркевич с соавторами (1971) отмечают мозаичное расположение травяно-кустарничкового яруса, сопряженное с элементами микрорельефа. На возвышениях (приствольные кочки, валёж и др.) размещаются бореальные виды, представленные кустарничками (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* L.) и мелкотравьем (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*). Обширные понижения с небольшой сомкнутостью крон заняты высокотравьем из *Athyrium filix-femina*, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Dryopteris filix-mas*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Scirpus sylvaticus* и др. В микропонижениях отмечены *Calla palustris*, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Violla palustris* L. Покрытие мохового покрова варьирует от нескольких до 70%. Зеленые мхи чаще всего встречаются на микроповышениях. В микропонижениях – влаголюбивые гипновые мхи и сфагнумы. Н.И. Пьявченко (1963) отмечает, что видовой состав и проективное покрытие мохового яруса в болотно-травяных ельниках зависит от степени проточности почвенно-грунтовых вод. В условиях несколько сниженной проточности покрытие мохового яруса увеличивается, доля сфагновых мхов возрастает до 70-80%, участие зеленых лесных мхов снижается до 25-40%. С увеличением проточности почвенно-грунтовых вод моховой покров становится не сплошным. В нем на долю зеленых мхов приходится 40-60%, а на долю сфагновых – 15-40%.

На месте различных нарушений (рубки, мелиоративные мероприятия и др.) разновозрастных сообществ возникают производные леса. Высокотравные еловые леса восстанавливаются через ряд сукцессионных стадий. Смены происходят через сообщества с господством мелколиственных и светлохвойных видов (Дегтева, 2001; Кутенков, 2004; Заугольнова и др., 2009 и др.).

Типы гигрофитных еловых лесов выделены на основе доминантного (Корчагин, 1940; Дылис, 1953; Горчаковский, 1956; Юркевич и др., 1971; Дыренков и др., 1972; Растительность ..., 1980; Рысин, Савельева, 2002 и др.) и эколого-флористического (Заугольнова, Морозова, 2004; Заугольнова и др., 2009; Мартыненко и др., 2008; Korotkov et al., 1991; Prieditis, 1997; 1999; Rennwald, 2000) подходов. Согласно эколого-флористическому подходу сообщества еловых гигрофитных высокотравных лесов относят к трем классам: 1) *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939; 2) *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937 em. Klika 1939; 3) *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943.

Класс *Vaccinio-Piceetea*. Для северной и средней европейской тайги выделена ассоциация *Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova ex hoc loco (Заугольнова и др., 2009; <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm>). В условиях проточного увлажнения – вблизи ручьев или в поймах рек встречаются сообщества, которые относят к субасс. *filipenduletosum* и варианту *Caltha palustris*. Видовое богатство этих сообществ характеризуется большими значениями. Так, довольно густой травяно-кустарничковый ярус высокотравного ельника (вариант *Caltha palustris*) в Республике Коми сформирован 89

видами растений. Видовая насыщенность – 35 (29-41) видов сосудистых растений на 100 м². Высокотравье представлено более чем 25 видами, наиболее характерны – *Filipendula ulmaria*, *Cacalia hastata*, *Cirsium oleraceum*, *Aconitum septentrionale*. С большим постоянством встречаются виды бореальное мелкотравья – *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis* L. и др. В сообществах этого варианта отмечена повышенная встречаемость травяно-болотных видов (*Caltha palustris* L., *Comarum palustre*, *Myosotis palustris* (L.) L. и др.). Ярус мхов представлен 20 видами, на 100 м² насчитывается 5 (2-7) видов. Покрытие варьирует, но в среднем достигает 40%. Моховой покров более развит в северотаежных ельниках. С наибольшим обилием и постоянством встречаются *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., реже – *Dicranum polysetum* Sw., *Sphagnum warnstorffii* Russ., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. и др.

В южной части Республики Коми и на севере Костромской области Л.Б. Заугольнова с соавторами (2009) выделяют ассоциацию ***Pulmonario obscurae-Piceetum abietis*** ass. nov., в ней для более гигрофитных местообитаний отмечена субасс. ***filipenduletosum ulmariae***. Видовое богатство травяно-кустарничкового яруса в сообществах этой субассоциации варьирует от 66 видов на севере Кировской области до 144 в Костромской области. Число видов мохообразных от 15 до 39, соответственно. На 100 м² в Кировской области насчитывается: 29 (23-34) видов трав и кустарничков, 7 (5-10) видов мохообразных. В Костромской области видовая насыщенность несколько отличается: 33 (18-56) вида трав и кустарничков, 6 (0-17) видов мохообразных. Травяно-кустарничковый ярус достигает значительного покрытия (80-90%). Число высокотравных видов в нем может значительно варьировать и насчитывать от 19 до 40 видов. Часто встречаются *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Valeriana officinalis*, *Cirsium oleraceum*. В южно-таежных сообществах высокотравных ельников увеличивается число неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Melica nutans* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Pulmonaria obscura* и др.), а участие бореальных видов несколько снижено. В наиболее увлажненных участках встречаются травяно-болотные виды растений (*Caltha palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Myosotis palustris*). Моховой ярус обычно слаборазвит, его покрытие 15-25%, лишь севернее он может достигать покрытия 80%. Наиболее обычны виды гемибореальных и неморальных лесов, но бореальные виды также достаточно константны.

В Латвии выделена ассоциация ***Sphagnum girgensohnii-Piceetum*** (Br.-Bl. 1939) Polak. 1962 (вариант ***Crepis paludosa***) (Prieditis, 1997; 1999). Покрытие травяного покрова в этих сообществах изменяется от 20 до 100%, в среднем оно составляет 70%. В травяно-кустарничковом ярусе насчитывается 66 видов сосудистых растений. Для сообществ варианта ***Crepis paludosa*** отмечено участие в составе травяного покрова большого числа травяно-болотных (*Lysimachia vulgaris*, *Viola palustris* L., *Carex nigra* (L.) Reichard, *Caltha*

palustris) и нитрофильных видов (*Crepis paludosa*, *Carex elongata* L., *Scirpus sylvaticus*, *Chrysosplenium alternifolium*). Довольно часто встречаются представители бореального мелкотравья – *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и кустарнички – *Vaccinium myrtillus*, реже *Vaccinium vitis-idaea*. Неморальные виды практически отсутствуют. Немногим более 20 высокотравных видов представлено в сообществах этого варианта. Наиболее обильны и постоянны *Athyrium filix-femina*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*. Покрытие мохового яруса варьирует от 10 до 100%, в среднем – 60%. В его составе участвует до 32 видов мохообразных. Доминируют: *Sphagnum girgensohnii* Russow, *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) Т. Кор., *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Класс *Quercus-Fagetea*. На территории Германии Е. Ренвальдом выделена ассоциация ***Piceo-Alnetum glutinosae*** (Rubner 1954) Rubner ex Oberdorfer 1957 (Rennwald, 2000). Но автор не приводит полной ее характеристики, указывая на то, что асс. ***Piceo-Alnetum glutinosae*** сходна с ассоциацией ***Circaeo-Alnetum*** Oberdorfer 1953 и может считаться ее синонимом. В.В. Катунова (2007) выделила ассоциацию ***Piceo-Alnetum glutinosae*** для подтаежной зоны Нижегородского Поволжья. Автором отмечена редкая встречаемость сообществ этой ассоциации и возможно ее более северное распространение. Ель присутствует здесь в качестве подростка и в угнетенном состоянии. Видовое богатство этих сообществ очень низкое, в травяном ярусе насчитывается всего 21 вид сосудистых растений. Проективное покрытие травостоя незначительное. Высокотравье представлено 11 видами (*Matteuccia struthiopteris*, *Lycopus europaeus*, *Phragmites australis* и др.). Бореальные мелкотравные виды практически отсутствуют, лишь изредка отмечены *Trientalis europaea* и *Maianthemum bifolium*. Из травяно-болотных видов встречаются *Comarum palustre*, *Juncus effusus* L. Моховой ярус достигает небольшого покрытия – 15% и сложен в основном видами зеленых мхов. Сходные сообщества описаны в классе ***Alnetea glutinosae*** А.И. Соломещем и И.Н. Григорьевым на Южном Урале (Катунова, 2007).

Класс *Alnetea glutinosae*. В южной тайге северо-запада Европейской России и на Валдае выделена ассоциация ***Climacio dendroides-Piceetum abietis*** Korotkov 1986 (Коротков, 1986, 1991; Korotkov et al., 1991; <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm>; <http://cepl.rssi.ru/bio/forest/>). Сообщества этой ассоциации развиваются в приручейных местообитаниях, по берегам рек и озер, образуют окраины мезо-евтрофных болот. Видовое богатство сообществ может варьировать. Так, для сообществ этой ассоциации, расположенных в Новгородской области, насчитывалось 39 видов трав и кустарничков, а мохообразных – 18. Для сообществ на северо-западе Европейской России видовое богатство несколько выше – 66 видов сосудистых растений и 21 вид мохообразных. Число высокотравных видов колеблется от 10 до 23. Доминантами выступают *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *Athyrium filix-femina*. В травяном покрове довольно обильны и по-

стоянно встречаются бореальные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и мелко-травье (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.). Реже отмечены неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Galeobdolon luteum* Huds.). В понижениях встречаются травяно-болотные виды (*Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*). Среднее покрытие мохового яруса – 45%. С высоким постоянством присутствует *Climacium dendroides*. Могут преобладать бореальные виды мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*). В понижениях высокого покрытия достигают сфагновые мхи (*Sphagnum squarrosum*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. centrale* C. Jens.).

В средней тайге Карелии дано предварительное название ассоциации ***Pseudobryum cinclidioides-Piceetum*** ass. nov. (субасс. ***caricetum cespitosae***) для ельников таволговых и вейниковых, встречающихся по окраинам мезоевтрофных болот и в приручейных местобитаниях (Кутенков, 2004; <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm>; <http://cepl.rssi.ru/bio/forest/>). В составе этой ассоциации содержится значительное число видов класса ***Vaccinio-Piceetea***, а также характерны некоторые виды класса ***Alnetea glutinosae***. Сообщества ельников характеризуются значительным видовым богатством. В них насчитывается до 85 видов трав и кустарничков. Высокотравье представлено 20 видами растений. Доминантами выступают *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis* ssp. Травяно-кустарничковый ярус имеет мозаичное строение. На возвышениях представлены бореальные, а в мочажинах травяно-болотные виды (*Caltha palustris*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*). Покрытие мохового яруса не превышает 50%, в нем насчитывается до 37 видов мохообразных. На кочках встречаются в основном лесные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum* spp., *Rhytidiadelphus triquetrus*). В крупных мочажинах преобладают влаголюбивые гипновые мхи *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Climacium dendroides*, виды семейства *Mniaceae* (*Pseudobryum cinclidioides* (Hueb.) T. Кор., *Plagiomnium ellipticum*, *Rhysomnium punctatum* (Hedw.) T. Кор.). В ряде сообществ встречается *Sphagnum warnstorffii*.

Таким образом, сообщества ассоциации ***Pulmonario obscurae-Piceetum abietis*** характеризуются наибольшим видовым богатством, высокотравье в них представлено также наибольшим числом видов. Немного меньшие значения видового богатства отмечены для ассоциаций ***Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae*** и ***Pseudobryum cinclidioides-Piceetum***. Незначительным числом видов характеризуются сообщества, которые отнесены к ассоциации ***Piceo-Alnetum glutinosae***. Бореальные кустарнички и мелкотравье наиболее характерны для сообществ ассоциаций класса ***Vaccinio-Piceetea***, встречаются они и в сообществах класса ***Alnetea glutinosae***, ассоциации ***Climacio dendroides-Piceetum abietis***, реже – в классе ***Quercus-Fagetum***. Неморальные виды с наибольшим обилием и постоянством встречаются в сообществах ассоциации ***Pulmonario obscurae-Piceetum abietis***. В сообществах

всех ассоциаций по понижениям встречаются травяно-болотные виды растений. Моховой покров наиболее развит в сообществах следующих ассоциациях: *Climacio dendroides-Piceetum abietis*, *Sphagnum girgensohnii-Piceetum*, *Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae* и *Pseudobryo cinclidioides-Piceetum*.

Сообщества гигрофитных высокотравных лесов представлены как ненарушенными разновозрастными, так и производными типами. Несомненно, они различаются между собой. Девственные олигодоминантные ельники характеризуются сложной пространственной структурой, разновозрастным древостоем и значительным видовым богатством. За счет развитой горизонтальной мозаичности эти сообщества сложены большим числом видов разных эколого-ценотических групп. В нарушенных лесах структура упрощена, число микросайтов сокращается, а это, в свою очередь, приводит к уменьшению числа видов в сообществе и отсутствию представителей некоторых эколого-ценотических групп (например, бореального мелкотравья). Высокотравье в ненарушенных разновозрастных гигрофитных ельниках представлено обычно большим числом светолюбивых видов. Они встречаются в просветах и «окнах», сформированных на месте бывшего сомкнутого древесного полога. Нарушенные сообщества сформированы одновозрастным, довольно сомкнутым древостоем. Видовой состав высокотравья обеднен и представлен в основном теневыносливыми видами.

Заключение. К лесному высокотравью на низинных болотах относятся растения, которые достигают значительной высоты – 1.0-1.5 м и более. Лесное высокотравье формируется видами разных эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной, черноольховой, травяно-болотной и др. Высокотравье, как правило, развивается в условиях значительной освещенности и приурочено к крупным «окнам» в пологе древостоя, которые находятся на начальных этапах зарастания.

Сообщества, в травяном покрове которых доминируют высокорослые цветковые растения и крупные папоротники, называют высокотравными. Среди лесных сообществ, произрастающих на низинных болотах (черноольшаников, березняков и др.), очень редки высокотравные ельники. В литературе сведения о них довольно кратки. Они, как правило, относятся к болотно-травяной группе типов леса. Такие ельники сохранились на территориях, где влияние человека было минимальным. Ненарушенные разновозрастные гигрофитные высокотравные ельники представляют собой рефугиумы флористического разнообразия. Эти сообщества характеризуются сложной пространственной структурой и относительно высоким видовым богатством. В травяном покрове этих высокотравных ельников произрастают растения, охраняемые на федеральном и региональном уровнях: *Coralorrhiza trifida* Chatel., *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Ligularia sibirica*, *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. и др. Благодаря относительно длительному спонтанному существованию и высокому

видовому богатству высокотравные ельники – эталонные сообществам на низинных болотах лесной зоны. Они должны быть объектом для изучения разных аспектов сохранения и восстановления биологического разнообразия болотных ценозов. В настоящее время большая часть лесных сообществ на низинных болотах представлена монодоминантными черноольшаниками или березняками, возникшими на месте сплошных рубок. Эти сообщества находятся в сукцессионном состоянии, они характеризуются низким видовым разнообразием и упрощенной пространственной структурой.

ГЛАВА 2

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Район исследования

Исследования проводили на юго-востоке Брянской области в северо-восточной части Неруссо-Деснянского полесья в пределах памятника природы «Болото Рыжуха», который находится на территории Навлинского р-на и примыкает к пгт Алтухово (рис. 2.1, рис. 2.2). Расположено Неруссо-Деснянское полесье в бассейне среднего течения р. Десны. На западе оно ограничено рекой Десной от Трубчевского ополья, на севере – рекой Навля от Навля-Деснянского полесья, на востоке граничит с Брасовскими, Комаричско-Севскими и Зерново-Севскими лессовыми равнинами, а на юге – с Деснянско-Старогутским полесьем (Природное ..., 1975; Федотов, 2004). В ботанико-географическом плане физико-географический район относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции (Растительность ..., 1980). Климат Неруссо-Деснянского полесья умеренно континентальный. Среднегодовая температура $+5.0^{\circ}\text{C}$. Продолжительность теплого времени года с температурой выше 0°C – 217-234 суток, вегетационного периода с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ – 180-190 суток. Среднегодовое количество осадков – 590 мм (Природное ..., 1975).

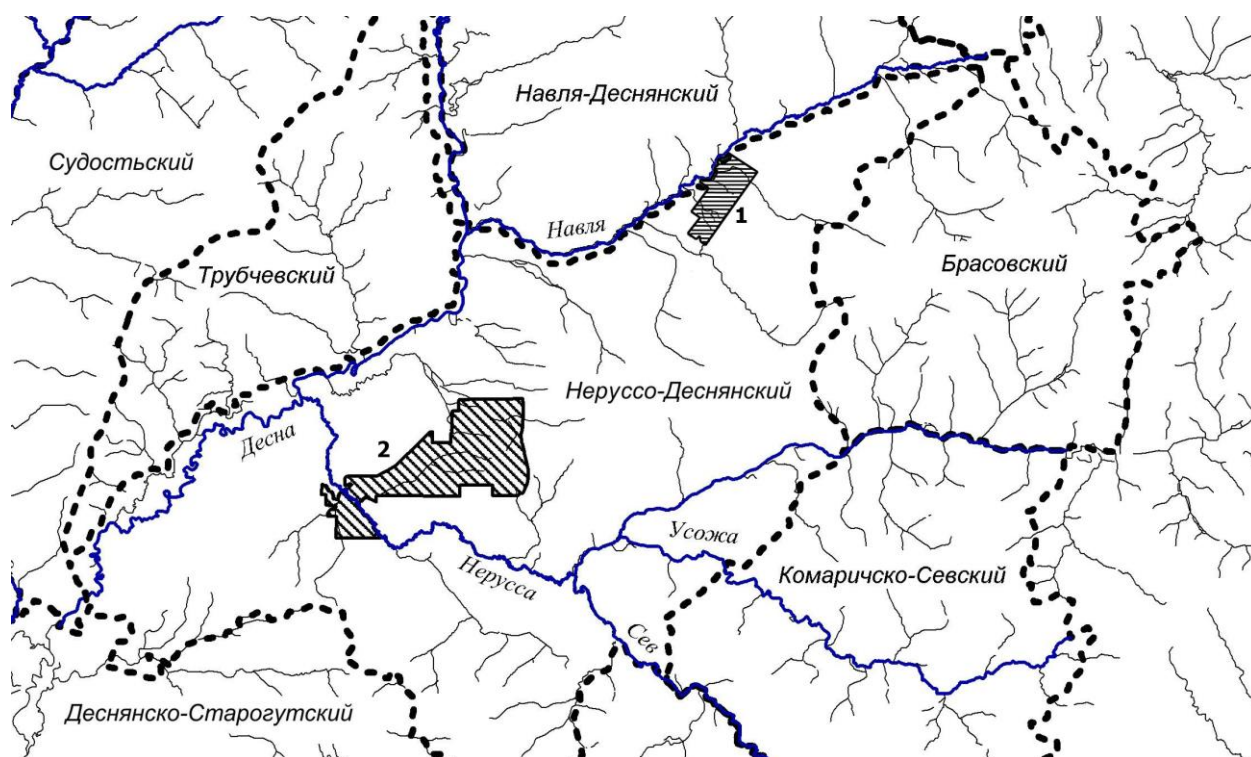


Рисунок 2.1 – Расположение Неруссо-Деснянского полесья в Среднем Подесенье
(по: Евстигнеев, 2009 с дополнениями)

1 – памятник природы «Болото Рыжуха», 2 – заповедник «Брянский лес».
Толстые пунктирные линии – границы физико-географических районов,
сплошные линии – реки. Площадь 120x70 км



Рисунок 2.2 – Расположение памятника природы «Болото Рыжуха»
(по: Евстигнеев, Федотов, 2012)

2.2. Объекты исследования

Основной объект исследования – высокотравные ельники на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья. Наиболее сохранившиеся ельники расположены на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (рис. 2.2). Памятник природы был создан в 1995 году с целью сохранения уникального болота. Его площадь 2922 га. На территории памятника природы представлено три ландшафта: 1) пойма р. Навля с пойменными лесами и кустарниками; 2) надпойменные террасы р. Навля с высокими песчаными дюнами, на которых произрастают сосново-зеленомошные и сосново-лишайниковые леса; 3) присклонное понижение, занятое обширным низинным болотом, расположенным на границе низменных полесских и возвышенных карбонатных ландшафтов. Координаты болота – $52,08061^{\circ}$ N; $34,44035^{\circ}$ E. Площадь – 280 га (Федотов, 2011). Растительный покров болота представлен редкими кустарниково-гипновыми сообществами с *Betula humilis* Schrank, болотными березняками, черноольшаниками и ельниками. Помимо этого в болото вклиниваются небольшие песчаные гривы и влажные суглинистые суходолы (Евстигнеев, Федотов, 2012).

Некоторые геоботаники утверждают, что наиболее старые высокотравные ельники на низинных болотах Европейской части России по структуре и видовому составу близки к климаксным ценозам, которые были характерны для растительного покрова в доагрикультурное время (Смирнова, Коротков, 2001; Евстигнеев, 2010). Однако в настоящее время из-за мелиорации, торфопоразработок и рубок высокотравные ельники на низинных болотах практически полностью исчезли. От них остались только небольшие участки (Во-

сточноевропейские ..., 2004б; Кутенков, Кузнецов, 2013). Площадь высокотравных ельников на низинных болотах измеряется малым числом гектар, в т.ч. на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Харлампиева, Евстигнеев, 2011, 2013).

На **организменном уровне** изучали особенности онтогенетического развития трех видов сосудистых растений, произрастающих в травяном ярусе высокотравных ельников.

***Ligularia sibirica* (L.) Cass. (Бузульник сибирский)** – короткокорневищный полурозеточный летне-зеленый гемикриптофит из семейства астровые (*Asteraceae* Dumort.). Восточноевропейско-сибирско-восточноазиатский. Бореально-температный. Отмечен в болотных ельниках, черноольшаниках и зарослях кустарников, на сырых лугах, болотах, по берегам лесных рек (Kukk, 2003; Флора ..., 1961; Цвелев, 2000; Губанов и др., 2004; Иллюстрированный ..., 2006; Маевский, 2006; Федотов, 2011). *L. sibirica* относится к высокотравью, максимальная высота растения, которая отмечена на «Болоте Рыжуха», два метра. Редкий вид в Брянской области. Обнаружен в трех районах. Брасовский р-н: 2.0 км южнее с. Хутор Холмецкий, по переходному болоту (Харитонцев, 1986). Навлинский р-н: 2.0 км южнее с. Пролысово, в смешанном лесу, на травяно-гипновом болоте (Тихомиров, Харитонцев, 1984; Харитонцев, 1986; Гербарий ЗБЛ¹, 1995); 2.2 км северо-восточнее западной околицы пгт Алтухово в урочище Болото Рыжуха (Гербарий ЗБЛ, 2004; Евстигнеев, 2005). В Карачевском уезде отмечался в конце XIX века без указания конкретных местонахождений (Хитрово, 1923). *L. sibirica* редок в нашей области, поскольку здесь он находится на юго-западной границе ареала (Тихомиров, Харитонцев, 1984; Харитонцев, 1986). Помимо этого лимитирующими факторами для него выступают: изменение гидрологического режима территории, осушение и разработка торфяных болот, рубка лесов, распашка лугов и раскорчевка кустарников (Евстигнеев, 2005).

***Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ. (Дрема двудомная)** – короткокорневищно-стержнекорневой гемикриптофит из семейства гвоздичные (*Caryophyllaceae* Juss.). Евро-западносибирский. Неморальный. Растет по опушкам и в тенистых лиственных лесах, се-роольшаниках, оврагах, по берегам рек и ручьев, в садах и парках, реже около полей, на лугах, у жилья, в посевах (Флора ..., 1936; Цвелев, 2000; Губанов и др., 2003; Иллюстрированный ..., 2006; Маевский, 2006). *M. dioicum* можно отнести к высокотравным видам, по литературным данным максимальная высота растения около 1 м (Булохов, Величкин, 1997; Губанов и др., 2003). На «Болоте Рыжуха» максимальная высота растений достигает 1.25 м. Редкий вид Брянской области. Отмечен в четырех районах. Навлинский р-н: в окрестностях пгт Алтухово отмечался В.Н. Хитрово в начале XX века (Хитрово, 1910 цит. по: Харитонцев, 1986; Хитрово, 1923); позже вид был отмечен в окрестностях пгт Алтухово на территории урочища Болото Рыжуха в пределах высокотравного ельника и черно-

¹ Гербарий ЗБЛ – гербарий заповедника «Брянский лес»

ольшаника (Гербарий ЗБЛ, 2009; Анищенко, Харлампиева, 2011б; Евстигнеев, Федотов, 2012). Севский р-н: в окрестностях с. Чемлыж (Харитонцев, 1986). Без конкретных местонахождений вид отмечен для Дятьковского, Новозыбковского и Севского районов (Булохов, Величкин, 1997). Лимитирующие факторы: разрушение естественных местообитаний, рубка и осушение лесов, изменение экологических условий и гидрорежима.

***Poa remota* Forsell. (Мятлик расставленный)** – столонно-розеточный и столонно-полурозеточный гемикриптофит (Серебрякова, 1974) из семейства мятликовые (*Poaceae* Barnhart). Евро-западноазиатский. Суббореальный. Растет по сырым заболоченным лесным лугам и полянам, по берегам лесных ручьев, оврагам, окраинам низинных болот, в осинниках, болотных березняках и черноольшаниках (Флора ..., 1934; Цвелев, 2000; Губанов и др., 2002; Иллюстрированный ..., 2006; Маевский, 2006; Евстигнеев, Федотов, 2007; Федотов, 2011). *P. remota* относится к высокотравным видам, высота растения достигает полтора метра (Губанов и др., 2002). На «Болоте Рыжуха» максимальная высота – 1.25 м. В Брянской области встречается изредка (Гербарий ЗБЛ, 1992; Булохов, Величкин, 1997).

На **популяционном уровне** изучали популяционные локусы и ценопопуляции трех модельных видов травянистых растений: *Ligularia sibirica*, *Melandrium dioicum* и *Poa remota*. Исследование популяционных локусов позволяет понять механизмы самоподдержания ценопопуляций.

На **ценоотическом уровне** исследовали растительные сообщества, произрастающие на низинном болоте памятника природы «Болото Рыжуха». Болото находится на второй левобережной надпойменной террасе р. Навля. Водоприемник – р. Крапивна, протекает вдоль южного края торфяного месторождения и впадает в р. Навля. По качественным характеристикам торфяная залежь – тростниковая и древесно-тростниковая. Имеются отложения сапропеля (Торфяные ..., 1977). Для выяснения особенностей формирования высокотравных ельников на низинном болоте отдельно описывались травяные болота, которые начали зарастать древесной растительностью, а также черноольшаники, возникшие на месте сплошных рубок высокотравных ельников.

В результате в пределах болота Рыжуха исследовано шесть сообществ: 1) открытое разнотравно-осоковое болото; 2) разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 3) сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 4) высокотравный ельник; 5) высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника; 6) высокотравный ольшаник вдали от высокотравного ельника. Все изученные сообщества характеризуются схожим экотопом: средняя глубина торфяной залежи по результатам полевых измерений варьирует от 0.9 до 1.2 м. В прошлом большая часть сообществ подвергалась различным антропогенным воздействиям, и сейчас они находятся на разных сукцессионных стадиях. Ниже дается краткая геоботаническая характеристика рассматриваемых сообществ.

Открытое разнотравно-осоковое болото. Относится к нелесным землям Алтуховской поселковой администрации: кв. 10 (Официальная ..., 2008). Судя по набору видов в травяном покрове (Воробьев, 1953), а также по примыкающим лесным сообществам, тип лесорастительных условий (ТЛУ) открытого болота относится к Д₄ (Д₅). Еще 15 лет назад травяное болото регулярно косилось местными жителями. Сенокосение сдерживало развитие древесной растительности. В настоящее время болото начинает зарастать подростом деревьев и кустарниками. Средняя глубина торфяной залежи 0.9 м (табл. 2.1). Находится травяное болото на расстоянии 1600 м от высокотравного ельника. Древесный ярус на травяном болоте отсутствует. Ярус подроста и подлеска слабо развит, его сомкнутость не превышает 0.1. В подросте встречаются *Betula pubescens* Ehrh., *Pinus sylvestris* L., реже *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. В кустарничковом ярусе отмечены *Salix cinerea* L., *S. pentandra* L., *S. acutifolia* Willd. и *Frangula alnus* Mill. В травяном ярусе доминируют высокотравные виды растений: *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *Carex acuta* L., *C. pseudocyperus* L., *Comarum palustre* L., *Epilobium palustre* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Polemonium caeruleum* L., *Valeriana officinalis* L. и др. Над поверхностью торфяной залежи в травяном покрове существует большое число осоковых кочек. Кочки формируют *Carex appropinquata* Schum., *C. cespitosa* L., *C. juncella* (Fries) Th. Fries. и *C. omskiana* Meinsh.

Разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес. Относится к Алтуховской поселковой администрации: кв. 10, выд. 1 (Официальная ..., 2008). Группа типов леса – болотно-травяная. Тип лесорастительных условий (ТЛУ) – Д₄ (Д₅). Сенокосение в этом сообществе прекратили около 40 лет назад. Оно начало зарастать древесной растительностью. Средняя глубина торфяной залежи 0.9 м. Разреженное сообщество расположено в 500 м от высокотравного ельника (табл. 2.1). Сомкнутость яруса древостоя низкая – 0.1-0.3. В состав древесного яруса входят: *Betula pubescens*, *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris*. Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев – 0.1-0.4. В подросте помимо этих видов встречаются единичные особи *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus glabra* Huds., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. и *Alnus glutinosa*. Кустарниковый ярус формируют *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *Viburnum opulus* L., *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* и *Malus sylvestris* Mill. Высокотравье здесь представлено следующими видами: *Angelica sylvestris* L., *Carex acuta*, *Carduus crispus* L., *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Epilobium palustre*, *Eupatorium cannabinum* L., *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* L., *Polygonum bistorta* L., *Valeriana officinalis* и др.

Сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес. Относится к Алтуховской поселковой администрации: кв. 10, выд. 1 (Официальная ..., 2008). Группа типов леса – болотно-травяная. ТЛУ – Д₄ (Д₅). Сенокосение здесь прекратили приблизительно 40 лет назад. Сейчас оно зарастает древесной растительностью. Средняя глубина торфяной залежи

Таблица 2.1 – Характеристика исследуемых сообществ, произрастающих на низинном болоте, в пределах памятника природы «Болото Рыжуха»

Характеристики	Сообщества, находящиеся на различной стадии зарастания лесом						
	Открытое разнотравно- осоковое болото	Разреженный разнотравно- осоковый березово- еловый лес	Сомкнутый разнотравно- осоковый березово- еловый лес	Высокотравный ельник		Высокотравный черноольшаник вблизи ельника	Высокотравный черноольшаник вдали ельника
1. Название сообществ				темные парцеллы	светлые парцеллы («окна»)		
2. Состав яруса А	–	5БЗЕ2С	5БЗЕ2Олч+С	4ЕЗБЗОлч+С +Ос+Я+В	–	6Олч4Б+Е+Ос	9Олч1Б+Ос
3. Высота яруса А, м	–	14-21	14-20	21-25	–	21-25	22-25
4. Сомкнутость яруса А	–	0.1-0.3	0.0-0.3	0.6-0.8	–	0.6-0.8	0.7-0.9
5. Состав подроста	7БЗС+Олч	4ЕЗС2Я1Б+В+Д +К+Олч	4Б4Е1С1Олч+Д+Я	5Е2Олч1Д1К1Я +Б+В+Л+Ос	4Е3Олч1Д1К 1Я+Б+В+Л	6Е4Олч+Б+Д +К+Л+Я	5Е3Олч1Б1В +Д+К+Я
6. Состав кустарников	6Ипл4Ипт+Ио +Кр	3Ипл2Кл2Кр 2Ря1Ипт+Яб	3Ипл3Кр2Ипт2Кл +Ря+Яб	4Кр3Ря1Ипл1 Лщ1Ч+Бб+Кл +Сч	5Кр3Ипл1Лщ 1Ря+Ипт+Кл +Ч	4Кр3Ря2Ипл1Лщ +Бб+Сч+Ч	3Кр3Ч2Ипл1Лщ 1Ря+Кл+Сч
7. Высота яруса В, м	1.5-13.0	1.5-12.0	1.5-14.0	1.5-18.0	1.5-14.0	1.5-14.0	1.5-14.0
8. Сомкнутость яруса В	0.0-0.1	0.1-0.4	0.8-1.0	0.5-0.8	0.1-0.6	0.1-0.4	0.1-0.2
9. Высота яруса С, м	1.0-2.1	0.7-2.0	0.4-2.0	0.5-2.0	1.0-2.1	0.7-2.0	0.7-2.0
10. Проективное покрытие яруса С, %	100	85-100	50-95	50-80	80-100	80-100	80-100
11. Проективное покрытие яруса D, %	10-45	30-40	30-80	35-80	30-75	30-50	10-20
12. Доминирующие ЭЦГ	Тр-Бл, Вл-Лу	Вл-Лу, Тр-Бл, Не-Ле, Бо-Ле	Вл-Лу, Тр-Бл, Не-Ле, Бо-Ле	Не-Ле, Тр-Бл, Че-Ле, Вл-Лу, Бо-Ле	Не-Ле, Тр-Бл, Вл-Лу, Че-Ле, Бо-Ле	Не-Ле, Тр-Бл, Че-Ле, Вл-Лу, Бо-Ле	Не-Ле, Че-Ле, Тр-Бл, Вл-Лу
13. Тип воздействия в прошлом	сенокосение	сенокосение	сенокосение	–	–	сплошная рубка	сплошная рубка
14. Возраст последнего воздействия, лет	15	40	40	120 и более		60	60
15. Дальность расположения от ельника, м	1600	500	200	–	–	150	250
16. Средняя освещенность с 10.00 до 17.00 (% от полной освещенности)	100.0	51.1	4.5	2.1	41.3	5.0	4.2
17. Диапазон освещенности с 10.00 до 17.00 (% от полной освещенности)	100.0	29.7-74.7	3.2-5.6	0.9-2.9	13.2-60.2	2.7-8.4	2.7-5.2
18. Глубина торфа ($M \pm m_M$), м	0.93±0.024	0.90±0.027	0.97±0.019	1.03±0.021	1.15±0.036	1.02±0.015	1.03±0.011
19. Глубина торфа ($min-max$), м	0.81-1.13	0.79-1.10	0.80-1.09	0.86-1.15	0.84-1.37	0.91-1.13	0.95-1.12

Примечание. А – ярус древостоя, В – ярус подроста и подлеска, С – травяной ярус, Д – ярус мохообразных. Темные парцеллы – сомкнутые группировки древостоя и подроста деревьев. Буквенные обозначения деревьев и кустарников: Б – береза пушистая, В – вяз голый, Д – дуб черешчатый, Е – ель обыкновенная, К – клен остролистный, Л – липа сердцевидная, С – сосна обыкновенная, Олч – ольха черная, Ос – осина, Я – ясень обыкновенный, Бб – бересклет бородавчатый, Ио – ива остролистная, Ипл – ива пепельная, Ипт – ива пятиччинковая, Кл – калина обыкновенная, Кр – крушина ломкая, Лщ – лещина обыкновенная, Ря – рябина обыкновенная, Сч – смородина черная, Ч – черемуха обыкновенная, Яб – яблоня лесная. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Не-Ле – неморальная лесная, Че-Ле – черноольшовая лесная, Тр-Бл – травяно-болотная, Вл-Лу – влажно-луговая. M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней, min – минимальное значение, max – максимальное значение

1.0 м. Это сообщество находится немного ближе к высокотравному ельнику – на расстоянии 200 м. Сомкнутость яруса древостоя небольшая – 0.0-0.3. Древесный ярус сформирован *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Alnus glutinosa* и *Pinus sylvestris* (табл. 2.1). Ярус кустарников и подрост деревьев хорошо развит, его сомкнутость – 0.8-1.0. В подросте, помимо видов из верхнего яруса, встречаются единичные особи *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*. В кустарниковом ярусе произрастают *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Sorbus aucuparia* и *Malus sylvestris*. В травяном ярусе среди высокотравных видов отмечены *Angelica sylvestris*, *Carex acuta*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Polemonium caeruleum*, *Polygonum bistorta*, *Valeriana officinalis* и др.

Высокотравный ельник. Относится к Щегловскому участковому лесничеству (до 2007 года – Алтуховское лесничество) Навлинского лесничества: кв. 39, выд. 29 (Официальная ..., 2008). Группа типов леса – болотно-травяная. ТЛУ – Д₄ (Д₅). Возраст сообщества – более 120 лет, средняя глубина торфяной залежи 1.0 м (табл. 2.1). Следы каких-либо рубок не обнаружены. Сомкнутость древесного яруса – 0.6-0.8. В состав древостоя входят: *Picea abies*, *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, а также единичные особи *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremula* L. Сомкнутость яруса кустарников и подрост деревьев – 0.5-0.8. В подросте помимо этих видов встречаются единичные особи *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* Mill. и *Ulmus glabra*. Кустарниковый ярус формируют *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*, *Corylus avellana* L., *Padus avium* Mill., *Viburnum opulus*. Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием следующих видов: *Angelica sylvestris*, *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Urtica dioica* L. и др. Детальная геоботаническая характеристика этого сообщества и список его мохообразных даны в ранее опубликованных работах (Анищенко, Харлампиева, 2011а,в; Харлампиева, Евстигнеев, 2013). Высокотравный ельник на низинном болоте с точки зрения синтаксономии предварительно можно отнести к союзу *Piceion excelsae* Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 порядка *Piceetalia excelsae* Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. In Braun-Blanquet, Sissinh et Vlieger 1939 (Анищенко, Харлампиева, 2011в; Харлампиева, 2013в,г).

Высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника. Относится к Щегловскому участковому лесничеству (до 2007 года – Алтуховское лесничество) Навлинского лесничества: кв. 39, выд. 21 (Официальная ..., 2008). Группа типов леса – болотно-травяная. ТЛУ – Д₄ (Д₅). Черноольшанное сообщество возникло около 60 лет назад на месте сплошной рубки. Находится этот черноольшаник рядом с высокотравным ельником – в 150 метрах от него. Средняя глубина торфяной залежи – 1.0 м. Сомкнутость древесно-

го яруса – 0.6-0.8. Древостой сложен *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, а также единичными особями *Picea abies* и *Populus tremula* (табл. 2.1). Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев – 0.1-0.4. В подросте помимо видов верхнего яруса встречаются единичные особи *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. Кустарниковый ярус представлен *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*, *Corylus avellana*, *Padus avium*. В травяном ярусе среди высокотравных видов отмечены: *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Polygonum bistorta*, *Scirpus sylvaticus* L., *Stachys palustris* L., *Urtica dioica* и др.

Высокотравный черноольшаник вдали высокотравного ельника. Относится к Щегловскому участковому лесничеству (до 2007 года – Алтуховское лесничество) Навлинского лесничества: кв. 39, выд. 21 (Официальная ..., 2008). Группа типов леса – болотно-травяная. ТЛУ – Д₄ (Д₅). Это сообщество возникло также на месте сплошной рубки приблизительно 60 лет назад. Но оно расположено немного дальше от высокотравного ельника – на расстоянии 250 м. Средняя глубина торфяной залежи – 1.0 м. Сомкнутость древесного яруса – 0.7-0.9. Сложен он в основном *Alnus glutinosa*, реже встречается *Betula pubescens*, единично отмечен *Populus tremula*. Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев очень низкая – 0.1-0.2 (табл. 2.1). В подросте помимо видов верхнего яруса встречаются особи *Picea abies*, единично отмечены *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* и *Ulmus glabra*. Кустарниковый ярус сформирован *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Salix cinerea*, *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia* и *Viburnum opulus*. В травяном ярусе высокотравье представлено: *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Juncus effusus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Polygonum bistorta*, *Scirpus sylvaticus*, *Stachys palustris*, *Urtica dioica* и др.

2.3. Методы исследования

Исследования проводились в течение полевых сезонов 2011-2014 гг. Изучая структурное и видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья, применяли онтогенетические, популяционные, геоботанические, картографические и статистические методы исследования.

2.3.1. Онтогенетические методы

Под биологическим возрастом особи понимают ее физиолого-биохимическое состояние, отражающее тот этап индивидуального развития (онтогенеза), который особь проходит в момент наблюдения (Ценопопуляции ..., 1976). Знание особенностей онтогенеза видов необходимо для оценки состояния их ценопопуляций и выяснения механизмов поддержания устойчивого оборота их поколений. Биологический возраст модельных видов растений определяли путем подразделения индивидуального развития (онтогенеза) на от-

дельные периоды, в каждом периоде выделяли онтогенетические состояния. Согласно рекомендациям Т.А. Работнова (1989) в диссертации отдано предпочтение термину «онтогенетическое состояние», который является синонимом «возрастного состояния». В работе использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т.А. Работновым (1950б). Помимо этого учитывали дополнения, предложенные А.А. Урановым и его учениками (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Диагнозы и ключи ..., 1980, 1983а,б; Жукова, 1995; Онтогенетический ..., 1997, 2000, 2002, 2004; Курченко, 2010) (табл. 2.2). Календарный возраст служил дополнительной характеристикой. При этом под календарным (или абсолютным) возрастом понимается отрезок времени с момента возникновения особи до момента исследования (Ценопопуляции ..., 1976). Соотношение календарного возраста и биологического не всегда однозначно. Особи одного календарного возраста могут находиться в разных онтогенетических состояниях, в то время как особи одного онтогенетического состояния могут быть разного календарного возраста. Предпочтение отдано биологическому возрасту, поскольку определение календарного возраста у многих травянистых растений затруднено вследствие обновления побегов и корней. К тому же, роль растений одного онтогенетического состояния в популяционной жизни примерно схожа. Кроме того, особи растений разных видов проходят одни и те же онтогенетические состояния за разное время, поэтому соотношение их роли в сообществе с использованием календарного возраста не имеет биологического смысла (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Смирнова, Торопова, 2004).

Таблица 2.2 – Периодизация онтогенеза семенных растений (по: Ценопопуляции ..., 1976)

Период онтогенеза	Онтогенетические состояния	Индекс
I. Первичного покоя (латентный)	Покоящиеся семена	<i>se</i>
II. Прегенеративный	Проростки	<i>p</i>
	Ювенильные	<i>j</i>
	Иматурные	<i>im</i>
	Виргинильные	<i>v</i>
III. Генеративный	Молодые генеративные	<i>g₁</i>
	Средневозрастные (зрелые) генеративные	<i>g₂</i>
	Старые генеративные	<i>g₃</i>
IV. Постгенеративный (сенильный)	Субсенильные	<i>ss</i>
	Сенильные	<i>s</i>

Выделение онтогенетических состояний проводили на основе биологических (качественных) и биометрических (количественных) признаков (Ценопопуляции ..., 1988; Злобин, 1989; Жукова, 1995). Биологические признаки показывают качественное отличие особей различных онтогенетических состояний. Использовали следующие биологические признаки: способ питания (связь с семенем); наличие зародышевых структур (семядоли, первичный корень и первичный побег); форму листовых пластинок; способность особей к семенному или вегетативному размножению, соотношение и интенсивность этих процессов; соотношение новообразования и отмирания различных структур. Форму листовых

пластинок определяли с использованием «Атласа по описательной морфологии высших растений. Лист» (Федоров и др., 1956). Об интенсивности семенного размножения судили по показателям реальной (фактической) семенной продуктивности. При этом под реальной семенной продуктивностью понимали число полноценных спелых семян на побег или особь (Левина, 1981; Ценопопуляции ..., 1988). Тип плода определяли согласно «Атласу по описательной морфологии высших растений. Плод» (Артюшенко, Федоров, 1986). Биометрические признаки дают количественную характеристику морфологических, экологических, анатомических и физиологических признаков (Ценопопуляции ..., 1988). Среди биометрических признаков определяли: число генеративных и вегетативных побегов, их высоту, диаметр основания этих побегов, длину соцветий, число корзинок, диаметр корзинок, число листьев в побеге, длину листовой пластинки, ширину листовой пластинки, длину черешка листа, число придаточных корней, длину и диаметр придаточных корней и главного корня, длину и диаметр корневищ.

Для всех модельных видов сделаны рисунки онтогенетических состояний. Изображения, нарисованные простым карандашом, обводили черной гелевой ручкой, затем сканировали и обрабатывали в графических редакторах CorelDRAW и Adobe Photoshop.

2.3.2. Популяционные методы

С помощью популяционных методов можно оценить состояние ценопопуляций, а также прогнозировать их дальнейшее развитие. Ценопопуляция – совокупность особей определенного вида в пределах одного фитоценоза (Ценопопуляции ..., 1976). Состояние ценопопуляций оценивали с помощью нескольких параметров: численность, плотность, экологическая плотность и тип онтогенетического спектра.

Численность популяции – число особей на изучаемой территории (Гиляров, 1990; Степановских, 2001; Чернова, Былова, 2007). *Плотность ценопопуляции* – среднее число особей на единицу площади (Ценопопуляции ..., 1988). В работе чаще использовали *экологическую плотность ценопопуляции* – среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986).

Онтогенетический спектр ценопопуляции – распределение особей в ценопопуляции по онтогенетическим состояниям (Ценопопуляции ..., 1988; Заугольнова, 1994). В диссертации использовали классификацию типов спектров, предложенную Т.А. Работным (1950а), дополненную Л.Б. Заугольновой (1994), О.В. Смирновой и др. (Shorina, Smirnova, 1985; Смирнова, Торопова, 2004). Характер спектра используется как диагностический признак для определения состояния ценопопуляции и ее перспектив в сообществе:

1) *инвазионное состояние* возникает в том случае, когда вид недавно начал внедряться в сообщество, ценопопуляция лишь начинает формироваться, в ее спектре представлены только прегенеративные растения, иногда можно встретить и молодые генеративные особи, но их число невелико;

2) *нормальное состояние* – ценопопуляция занимает устойчивые позиции в сообществе и способна к самоподдержанию, в этом состоянии описано несколько типов онтогенетических спектров:

а) *полночленный спектр* – в нем представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения); он может быть левосторонним, одновершинным с максимумом на взрослых растениях и правосторонним;

б) *вегетативно-полночленный спектр* – представлены растения лишь вегетативного происхождения;

в) *прерывистый спектр* – представлена большая часть онтогенетических групп;

3) *регрессивное состояние* – популяция состоит только из постгенеративных растений, постепенно она утрачивает способность к самоподдержанию в сообществе;

4) *фрагментарный спектр* представлен лишь некоторыми онтогенетическими состояниями (часто одним), он характеризует то состояние популяции, при котором она утратила способность самоподдержания в сообществе.

Для определения популяционных параметров модельных видов растений проводились учеты на временных площадках различного размера. В ценопопуляции *Ligularia sibirica* при его относительно низкой численности (среднее число особей на 1 м^2 – 2.5) учитывали 72 площадки по 1 м^2 . В ценопопуляции *Melandrium dioicum* при ее относительно высокой численности (среднее число особей на 1 м^2 – 138) учет проводили на 37 площадках по 0.25 м^2 . При обработке материала число особей каждого онтогенетического состояния пересчитывали на 1 м^2 . В ценопопуляции *Poa remota* при его относительно высокой численности (среднее число особей на $0,25 \text{ м}^2$ – 90) заложена 31 площадка по 0.25 м^2 . Популяции учитывали в июле-августе.

Для дополнительной характеристики сообществ в каждом ценозе анализировали состав ценопопуляций деревьев и кустарников по разработанным ранее методикам (Диагнозы ..., 1989; Ценопопуляции ..., 1976, 1988). Для этого во всех сообществах закладывали площадки от 0.25 га до 2.00 га. По высоте все древесные растения делили на две категории: первая – до 50 см; вторая – более 50 см. Учет численности и онтогенетического состава особей первой категории проводили в пятикратной повторности на площадках по 100 м^2 , второй – сплошным пересчетом на всей площадке. Полученные данные пересчитывали на 1 га. Онтогенетические состояния древесных растений определяли по ранее опубликованным работам: кустарников (по: Истомина, Богомолова, 1991 и др.), деревьев (по: Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Диагнозы ..., 1987; Романовский, 2001; Евстигнеев, 2014 и др.). Помимо онтогенетических состояний, у деревьев определяли и абсолютный возраст. При помощи возрастного бура у основания ствола брали керн, по которому подсчитывали число годовых колец. О возрасте подроста судили по годовичным кольцам на спиле стволика в основании ствола.

2.3.3. Геоботанические методы

При изучении сукцессионных этапов выполняли два варианта описаний: 1) описания сообществ; 2) описания микросайтов.

Геоботанические описания сообществ. При описании сообществ заложено 77 пробных площадок по 100 м². Все сообщества, приведенные в таблице 2.1, описаны в 11-ти кратной повторности. Яруса выделяли согласно принятой в популяционной биологии шкале онтогенетических состояний растений (Диагнозы и ключи ..., 1989; Ценопопуляции ..., 1988). К ярусу А (древесный ярус, древостой) были отнесены генеративные и сенильные деревья; к ярусу В (кустарниковый ярус, или подлесок вместе с подростом деревьев) – имматурные второй подгруппы и виргинильные деревья, а также генеративные и сенильные кустарники; к ярусу С (травяно-кустарничковый ярус) – травы, кустарнички, а также имматурные первой подгруппы, ювенильные и проростки деревьев и кустарников; к ярусу D (мохово-лишайниковый ярус) – напочвенные мохообразные и лишайники. Такой подход позволяет составить предварительное представление о полночленности онтогенетической структуры ценопопуляций деревьев (Смирнова и др., 2006).

На всех площадках с учетом ярусной структуры составляли полный список видов. В каждом ярусе определяли проективное покрытие видов, используя для этого шкалу Ж. Браун-Бланке. В ней предложены следующие баллы: г – вид чрезвычайно редок с незначительным покрытием; + – вид встречается редко, проективное покрытие до 1%; 1 – число особей велико, проективное покрытие от 1 до 5%; 2 – число особей велико, проективное покрытие от 5 до 25%; 3 – число особей любое, проективное покрытие от 25 до 50%; 4 – число особей любое, проективное покрытие от 50 до 75%; 5 – число особей любое, покрытие более 75% (Braun-Blanquet, 1964 цит. по: Миркин и др., 1989). Классы постоянства видов даны по пятибалльной шкале: I – вид присутствует в 1-20% описаний, II – в 21-40%, III – в 41-60%, IV – в 61-80%, V – в 81-100% (Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), мохообразных – по списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006) и по списку печеночников и антоцеротовых территории СССР (Константинова и др., 1992).

Геоботанические описания микросайтов. Микросайты (англ. *microsite*) – неоднородности среды в пределах фитоценоза, порожденные биотическими или экотопическими причинами. Микросайты вызывают мозаичность растительного покрова (Миркин и др., 1989). Термин предложил Р. Уиттекер (Whittaker, Levin, 1977; Уиттекер, 1980).

Геоботанические описания проводили в следующих типах микросайтов: 1) переувлажненные торфяные почвы; 2) вывальные ямы (западины); 3) осоковые кочки; 4) валёж; 5) пристволовые повышения деревьев; 6) «настил» из поверхностных корней деревьев. Описания переувлажненных торфяных почв, вывальных ям, пристволовых повышений и «настила» выполнены в 11-кратной повторности. Сосудистые растения описывали на

пробных площадках по 0.25 м^2 , а мохообразных – на площадках по 100 см^2 . На осоковых кочках разного биологического возраста (молодых, средневозрастных и старых генеративных) описывали микрогруппировки сосудистых растений по 21 разу. Микрогруппировки мохообразных – в 11-кратной повторности. Сосудистые растения описывали в пределах всей кочки, а мохообразных – на площадках по 100 см^2 . В разложении валежа выделяется пять стадий. Методику выделения этих стадий см. раздел 2.3.4. На каждой стадии сделано по 11 геоботанических описаний. Сосудистые растения описывали на площадках по 0.25 м^2 , а мохообразных – по 100 см^2 . Всего при описании сосудистых растений на микросайтах было заложено 320 пробных площадок по 0.25 м^2 , при описании мохообразных – 220 площадок по 100 см^2 . На каждой площадке выявляли полный флористический список и оценивали участие видов по шкале Ж. Браун-Бланке. Классы постоянства видов указаны согласно пятибалльной шкале.

Оценка видового разнообразия растительных сообществ. Исходным материалом для оценки видового разнообразия служили геоботанические описания. Видовое разнообразие растительных сообществ оценивали через ряд показателей: альфа- и бета-разнообразие.

Оценка альфа-разнообразия. Альфа-разнообразие, или разнообразие внутри местообитания, характеризует богатство видами определенного сообщества (Уиттекер, 1980). Главные показатели альфа-разнообразия растительности – видовое богатство (*species richness*) и видовая насыщенность (*species density*). Видовое богатство – общее число видов в сообществе, которое определяли по данным описаний всех заложённых в этом сообществе геоботанических площадок. Видовая насыщенность – среднее число видов на единицу площади. Для определения видовой насыщенности сообщества проводили подсчет видов на каждой геоботанической площадке, относящейся к выделенному фитоценозу; после этого рассчитывали насыщенность как среднее арифметическое числа видов на выбранных площадках (Оценка ..., 2000; Смирнова и др., 2002).

Оценка бета-разнообразия. Бета-разнообразие, или разнообразие между местообитаниями, показывает степень изменяемости флористического состава сообщества вдоль градиента (Уиттекер, 1980). Бета-разнообразие оценивали с помощью индекса флористического сходства Сьеренсена и Жаккара, а также индекса разнообразия Симпсона (Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Миркин и др., 1989; Мэгарран, 1992).

Индекс сходства Сьеренсена: $K_S = 2N_{AB}/(N_A + N_B)$, где N_{AB} – число общих видов в сообществах А и В, N_A – число видов в сообществе А, N_B – число видов в сообществе В.

Индекс сходства Жаккара: $K_{ja} = N_{AB}/(N_A + N_B - N_{AB})$, где N_{AB} – число общих видов в сообществах А и В, N_A – число видов в сообществе А, N_B – число видов в сообществе В.

Индекс разнообразия Симпсона: $K_j = 1/\sum(n_i/N)^2$, где n_i – оценка значимости каждого вида (проективное покрытие), N – сумма оценок значимости.

Оценка экологического пространства сообществ. Экологическое пространство сообществ оценивали несколькими способами: обрабатывали геоботанические описания с использованием экологических шкал, непосредственно измеряли освещенность в полевых условиях, определяли глубину торфяной залежи.

Обработку геоботанических описаний проводили с использованием диапазонных экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983), которые разработаны специально для лесов. Использовали следующие виды шкал: 1) шкалу увлажнения почв; 2) шкалу солевого режима почв; 3) шкалу кислотности почв; 4) шкалу богатства почв азотом; 5) шкалу переменности увлажнения почв; 6) шкалу освещенности-затенения. Для оценки экологического режима рассматриваемых сообществ геоботанические описания обрабатывали в программе SpeDiv (Смирнов, 2006).

Во всех исследуемых сообществах с помощью цифрового люксметра LX1010BS с выносным датчиком анализировали световой режим по специально разработанной методике (Малкина и др., 1970). В каждом сообществе закладывали трансекты длиной по 40 м и через каждые 5 м определяли освещенность. Измерения проводили в июле 2013 года в безоблачный ясный день с 10.00 через каждый час до 17.00 часов. Одновременно измеряли полную освещенность в lux на открытом пространстве, которое не затенялось кронами деревьев и кустарников. Затем все измерения lux в сообществах были переведены в процент освещенности от полной (см гл. 5).

Глубину торфяной залежи определяли при помощи погружения почвенного бура (длиной 2,3 м) и составного металлического шеста (длиной 3 м) в почву до упора, до минерального грунта (прил. II.1). Измерения проводили во всех исследуемых сообществах. Всего проведено 111 измерений. В сообществах закладывали трансекты и примерно через 10 м делали промеры глубины. В каждом сообществе сделано по 15-16 замеров (табл. 5.1).

Эколого-ценотическая структура растительных сообществ. Эколого-ценотическую структуру сообществ оценивали по соотношению видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам (ЭЦГ). Под эколого-ценотическими группами понимаются крупные группы экологически близких видов растений, в своем генезисе связанные с различными типами сообществ (Оценка ..., 2000). В работе применяли классификацию эколого-ценотических групп видов сосудистых растений, разработанную для Европейской России (Смирнова и др., 2002; Восточноевропейские ..., 2004а; <http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml>). Эта классификация создана сотрудниками лаборатории вычислительной математики (Институт математических проблем биологии РАН, г. Пущино Московской обл.) на основе эколого-ценотических свит А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1973).

При анализе эколого-ценотической структуры сообществ использовали следующие ЭЦГ: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – немо-

ральная лесная; Не-Оп – неморальная опушечная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая; Ал-Лу – аллювиальная луговая; Сф-Бл – сфагновая болотная; Адвен. – адвентивная. Соотношение ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на всех площадках, отнесенных к анализируемому типу сообщества или микросайта.

Оценка сукцессионного состояния сообществ. Сукцессионные состояния в лесных сообществах характеризуются большой длительностью, превышающей жизнь исследователя. Поэтому пространственные ряды рассматривали в трактовке временных (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002; Восточноевропейские ..., 2004а; Методические ..., 2010). Этот подход применяли многие исследователи на разных территориях. Например, при анализе сукцессионных процессов в грабовых лесах Каневского заповедника (Евстигнеев и др., 1992), на территории Нижегородского Заволжья (Широков, 2004), в долинных зандрах Костомукшского заповедника (Коротков, 2004) и др.

На исследуемой территории в пределах одного экотопа подбирали пространственный ряд и описывали предполагаемую сукцессионную смену сообществ. Все проанализированные сообщества относятся к одному типу экотопа: низинное болото, толщина торфа около одного метра (табл. 2.1; 5.1), тип лесорастительных условий – Д₄ (Д₅) (по: Погребняку, 1955, 1968). Между собой ценозы отличаются режимом природопользования в прошлом.

Сукцессионное состояние лесных сообществ оценивали по критериям, которые разработаны отечественными геоботаниками (Восточноевропейские ..., 1994; 2004а,б). К этим критериям относятся: 1) полночленность видового состава деревьев как основных ценозообразователей (Смирнова и др., 1988, 2006; Евстигнеев, 2004а); 2) полночленность онтогенетического состава популяций деревьев (Смирнова и др., 1988, 2006; Евстигнеев и др., 1992); 3) степень выраженности парцеллярной структуры сообщества (Турков, 1977; Широков и др., 2006; Смирнова и др., 1988, 2006); 4) степень выраженности микро мозаичной структуры напочвенного покрова (Смирнова, Бобровский, 2001; Смирнова и др., 2006; Бобровский, 2010); 5) степень видовой насыщенности сообщества сосудистыми растениями и представленность разных эколого-ценотических групп сосудистых растений (Одум, 1986; Смирнова и др., 2002, 2006; Восточноевропейские ..., 2004а,б); 6) представленность редких видов сосудистых растений в сообществе (Харлампиева, 2013а; Харлампиева, Евстигнеев, 2013).

2.3.4. Методы составления геоботанических карт

В исследуемых сообществах составляли геоботанические карты различного масштаба. Проводили картирование микросайтов и биогеоценотических парцелл.

Картирование микросайтов. Методика картирования микросайтов зависела от их размеров. Размещение *относительно крупных микросайтов* (приствольных повышений,

черноольховых кочек, переувлажненных торфяных почв, валежа и др.) определяли на площадке размером 1 га. Местоположение микросайтов определяли при помощи GPS навигатора в конце октября – начале ноября, когда листва деревьев полностью опала. На отдельных листах наносили контуры микросайтов с указанием их размеров и направлений горизонтов света. Например, для валежа отмечали ориентацию в пространстве, вид дерева, степень разложения, длину ствола, диаметр ствола в основании, в середине и в верхней части. Учитывали валеж диаметром не менее 15 см в его основании. На этом валеже хорошо выражены все стадии микросукцессии. При оценке степень разложения упавших стволов, использовали диагностические критерии этапов деструкции и гумификации валежин, которые предложены А.И. Широковым с соавторами (Широков и др., 2001; Спирин, Широков, 2002). Для некоторых валежин определяли абсолютный возраст. Его оценивали по косвенным признакам: 1) по дате начала активного роста в высоту подроста, который длительное время существовал в угнетенном состоянии под пологом древостоя до образования окна; 2) по максимальному возрасту подроста, который поселился на первых этапах разложения валежа. Для черноольховых кочек указывали два диаметра и высоту. Саму карту размещения относительно крупных микросайтов создавали в программе MapInfo.

Размещение *относительно небольших* (осоковые кочки), а также более крупных *микросайтов* (приствольных повышений, черноольховых кочек, валежа и др.) картировали на 120 м² и 400 м²: площади разбивали веревками на квадраты 2х2 м. Для осовых кочек определяли вид растения, онтогенетическое состояние (молодое, средневозрастное и старое генеративное), диаметр «тела» в двух направлениях и высоту. При диагностике онтогенетических состояний, или биологического возраста, кочкообразующих осок использовали критерии, предложенные ранее (Куркин, 1954; Дымин, Дымина, 1977; Егорова, 1976, 1980; Горнов, 2010). На карту наносили однородные контуры микросайтов.

Картирование биогеоценотических парцелл. Биогеоценотические парцеллы – структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающиеся между собой по составу, структуре и свойствам компонентов, а также различающиеся по специфике их связей и материально-энергетическому обмену (Дылис, 1978). Парцеллы в сообществах картировали при помощи GPS-навигатора. При этом с помощью GPS-навигатора определяли от 10 до 20 координат по периметру каждой парцеллы. Затем в программе MapInfo с использованием полученных координат векторизовали контур каждой парцеллы, определяли ее площадь и создавали карты-схемы парцеллярного строения сообществ.

2.3.5. Статистические методы

В работе использовали следующие статистические параметры: объем выборки (N), минимальное значение признака (min), максимальное значение признака (max), среднее арифметическое (M), ошибка средней арифметической (m_M), среднее квадратичное откло-

нение (σ), коэффициент вариации (CV), показатель точности опыта (P), критерий хи-квадрат (χ^2), критерий Стьюдента (t), критерий Манна-Уитни (U). Статистическую обработку проводили в пакете Microsoft Office Excel и программе Statistica. При этом ошибка средней арифметической и среднее квадратичное отклонение вычислялись по формулам:

$$m_M = \sigma / \sqrt{N},$$
 где m_M – ошибка средней арифметической, σ – среднее квадратичное отклонение, N – объем выборки;

$$\sigma = + \sqrt{\left[\sum (x - M)^2 \right] / (N - 1)},$$
 где σ – среднее квадратичное отклонение, x – варианты совокупности, M – средняя арифметическая, N – объем выборки (Зайцев, 1990).

Соответствие распределения данных нормальному оценивали с помощью критерия хи-квадрат (χ^2). Для парного сравнения несвязных выборок, подчиняющихся нормальному распределению, использовали критерий Стьюдента (t). Этот критерий работает с выборками более 30. Рассчитанное значение сравнивали с табличным, после чего делали вывод о достоверности различий средних арифметических. Для парного сравнения несвязных выборок, которые не подчиняются нормальному распределению, применяли непараметрический критерий Манна-Уитни (U). Этот критерий подходит для малых выборок. При этом в каждой из выборок должно быть не менее 3 значений признака, допускается, чтобы в одной выборке было 2 значения, но тогда во второй их должно быть не менее 5. В каждой выборке должно быть не более 60 значений признака (Гублер, Генкин, 1973; Ивантер, Коросов, 2003). В диссертации минимальный объем отдельных выборок не опускался ниже 7-11. Рассчитанное значение сравнивали с табличным, потом делали вывод о достоверности различий.

Биометрические признаки каждого онтогенетического состояния измерены в разной повторности. Надземные части растений старались измерять более чем в 30-ти кратной повторности. Объем выборки более 30 считается репрезентативным для оценки варьирования признаков биологических объектов (Ивантер, Коросов, 2003). При высокой изменчивости признака выборка должна быть больше, а если признак мало варьирует, то можно ограничиться выборкой меньшего размера (Злобин и др., 2013). Подземные части растений измерены в меньшем числе (минимум в 7-11-ти кратной повторности), поскольку измерение подземных органов сильно травмирует растения. После замеров подземные части редких растений помещались обратно в почву. При этом, следуя рекомендациям А.И. Кудрина (1998), следили, чтобы точность среднего значения признака (отношение ошибки среднего к среднему) не превышала значение выборочного коэффициента вариации (отношение среднего квадратичного отклонения к среднему). По каждому модельному виду объем выборки указан в таблицах 3.1.1, 3.1.2, 3.2.1, 3.2.2, 3.3.1.

Для анализа геоботанических описаний использовали ординацию, которая позволяет выявить сходные группы описаний, принадлежащих разным сукцессионным стадиям растительных сообществ и этапам развития микросайтов. Ординация, опираясь на данные видового состава, располагает все описания вдоль осей, отражающих варьирование изучаемых признаков. Результатом ординации выступает диаграмма, на которой учетные площадки представлены точками в системе координат на осях варьирования признаков. На диаграмме близкие по видовому составу объекты находятся рядом, а отличающиеся – удалены на различное расстояние. Для ординации использован метод «анализа соответствия с удаленным трендом» (DCA – detrended correspondence analysis) (Джонгман и др., 1999). Проводили ординацию геоботанических описаний в программе PCOrd.

ГЛАВА 3

ОНТОГЕНЕЗ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЕЛЬНИКЕ ВЫСОКОТРАВНОМ НА НИЗИННОМ БОЛОТЕ

Изучение особенностей онтогенеза растений, в том числе редких видов, необходимо для оценки состояния их ценопопуляций и выявления механизмов поддержания устойчивого оборота поколений (Онтогенез ..., 1967; Вопросы морфогенеза ..., 1968; Жукова, 1995; Смирнова, Торопова, 2004; Онипченко, 2013; Gatsuk et al., 1980; Smirnova et al., 1999). В свою очередь, изучение ценопопуляций растений нужно для понимания строения и динамики фитоценозов (Заугольнова, 1977; Смирнова, 1987). Кроме того, информация о ценопопуляциях важна для разработки рекомендаций по охране редких и исчезающих видов растений (Красная ..., 2004; Злобин и др., 2013). В этой главе представлен онтогенез трех редких и спорадически встречающихся высокотравных видов растений: *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ. и *Poa remota* Forsell. Онтогенез этих видов практически не изучен. Некоторые черты онтогенеза описаны только для *L. sibirica* в центре и на западе его ареала (Kobiv, 2005; Heinken-Šmidova, Münzbergova, 2012; Нухимовский, 2002).

3.1. *Ligularia sibirica*

В развитии *L. sibirica* выделяется десять онтогенетических состояний: семянки, проростки, ювенильное 1-ой подгруппы, ювенильное 2-ой подгруппы, имматурное, виргинильное 1-ой подгруппы, виргинильное 2-ой подгруппы, молодое генеративное, средневозрастное генеративное и старое генеративное (Евстигнеев, Харлампиева, 2014). Ниже приводится характеристика этих состояний.

Семянки (sm). Плод *L. sibirica* – коричневая цилиндрическая семянка 7 мм длиной и 1 мм шириной с паппусом, который состоит из грязновато-желтых волосков такой же длины, как и семянка (Илларионова, 2009). Созревают сеянки в августе-сентябре.

Проростки (р). Семянки могут прорасти в год созревания, но чаще – весной. Проростки появляются рядом с материнским растением на расстоянии до одного метра. Они прорастают как на оголенной почве с незначительным участием мхов, так и среди сплошного мохового покрова. Прорастание надземное. Сначала из нижней части семянки появляется кончик корня, который загибается вниз. Затем выпрямляется гипокотиль, и раскрываются две семядоли продолговато-обратнояйцевидной формы (рис. 3.1.1, 1). Длина семядольной пластинки 0.7-1.8 см, ширина 0.4-1.0 см. Гипокотиль небольшой. При внимательном рассмотрении можно заметить границу между гипокотилем и главным корнем – «перетяжку». Корневая система представлена главным корнем, от которого отходит небольшое число боковых корней. Через некоторое время из зародышевой почки развивается первичный побег с листом ювенильного типа. Форма его листовой пластинки округло-яйцевидная или треугольно-яйцевидная (рис. 3.1.1, 2; рис. 3.1.6, 1а-1в; прил. III.2), длина –

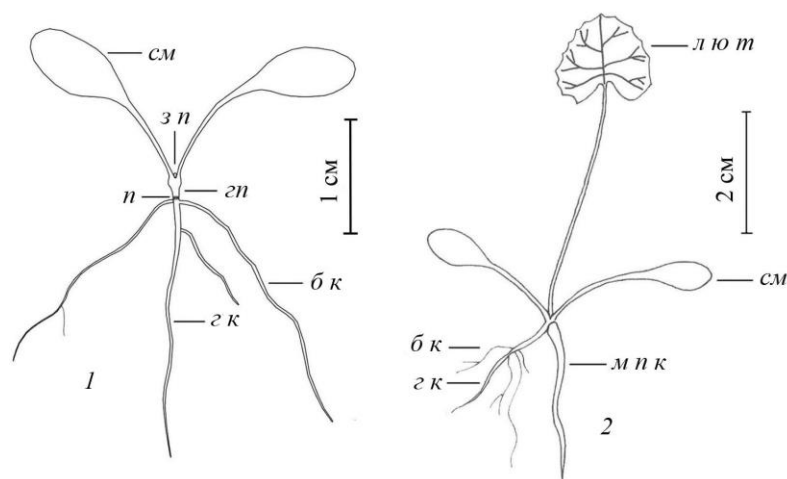


Рисунок 3.1.1 – Проростки *Ligularia sibirica*

1 – проросток (начало лета), 2 – проросток с листом ювенильного типа (середина лета); см – семядоля, зп – зародышевая почка, гп – гипокотиль, п – «перетяжка», т.е. переход от гипокотили к корню, лют – лист ювенильного типа, гк – главный корень, бк – боковой корень, мпк – молодой (этого года) придаточный корень

до 1.7 см, а ширина – до 2.0 см. Появление листа стимулирует зарождение первого придаточного корня, который образуется из семядольного узла. Со временем придаточный корень становится длиннее и толще главного. Проростки существуют от одного до трех месяцев. В июле-августе семядоли желтеют и опадают, проростки превращаются в ювенильные растения.

Таблица 3.1.1 – Биометрические показатели онтогенетических состояний *Ligularia sibirica* в прегенеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния				
	j_1	j_2	im	v_1	v_2
Число розеточных побегов	1	1	1	1	1
Число листьев в розеточном побеге	1	2	2-4	3-4	4-7
Высота розеточного побега, см	2-5	2-8	7-24	16-43	23-58
Длина листовой пластинки, см	1-2	2-3	3-15	11-22	17-32
Ширина листовой пластинки, см	1-2	2-4	3-11	9-18	15-29
Длина черешка листа, см	3-6	7-10	6-26	18-43	27-50
Диаметр корневища, см	–	0.1-0.2	0.2-0.8	0.6-1.4	1.1-2.5
Длина корневища, см	–	0.1-0.8	0.4-1.4	0.8-2.0	1.4-2.8
Число молодых придаточных корней	1-2	1-5	4-27	16-61	35-122
Число измерений надземных частей растения	16	15	37	37	35
Число измерений подземных частей растения	15	13	26	15	16

Примечание. j_1 – ювенильное 1-ой подгруппы, j_2 – ювенильное 2-ой подгруппы, im – имматурное, v_1 – виргинильное 1-ой подгруппы, v_2 – виргинильное 2-ой подгруппы. Пример статистической обработки приведен в приложении III.1

Ювенильные особи (j) делятся на две подгруппы. **Ювенильные растения первой подгруппы (j_1)** появляются и существуют во второй половине первого вегетационного сезона. Для них характерен укороченный побег с одним листом ювенильного типа (рис. 3.1.2, 1; табл. 3.1.1; прил. III.2). Рост главного корня останавливается. Его замещают обычно два придаточных корня, один из которых длиннее. В конце вегетационного периода лист отмирает. Придаточные корни втягивают стебель с почкой возобновления в поч-

ву. Благодаря этой верхушечной почке *L. sibirica* нарастает моноподиально в течение нескольких лет до плодоношения.

Ювенильные растения второй подгруппы (j_2) развиваются обычно на второй год. Из перезимовавшей почки возобновления появляется укороченный побег с двумя листьями ювенильного типа (рис. 3.1.2, 2; прил. III.3). Стеблевая часть побега возобновления становится вертикальным корневищем, которое состоит из двух укороченных годовичных приростов: прошлогоднего и текущего. На прошлогоднем приросте придаточные корни темно-коричневые, а на текущем – светло-серые. Диаметр корневища всего 0.2 см, а длина не более 0.8 см (табл. 3.1.1). Главный корень полностью отмирает, образуется вторично-гоморизная корневая система, состоящая только из придаточных корней. Благодаря контрактильности придаточные корни погружают розеточный побег в подстилку. Это защищает почку возобновления от вымерзания. И.Г. и Т.И. Серебряковы (1965) такое корневище называют погружающимся, или эпигеогенным. Длительность j -состояния не более двух лет.

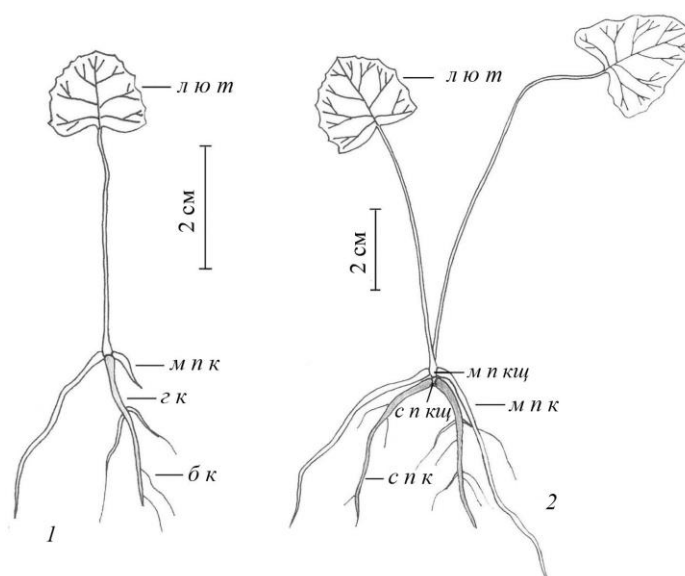


Рисунок 3.1.2 – Ювенильные особи *Ligularia sibirica*

1 – ювенильная особь первой подгруппы (конец лета), 2 – ювенильная особь второй подгруппы; л ю т – лист ювенильного типа, г к – главный корень, б к – боковой корень, м п кц – молодой (этого года) прирост корневища, с п кц – старый (прошлогодний) прирост корневища, м п к – молодой (этого года) придаточный корень, с п к – старый (прошлогодний) придаточный корень

Растения превращаются в **имматурные (im)** на 2-3 год. Они формируют розетку с 2-4 листьями. Одни листья могут быть ювенильного типа, а другие – полувзрослого. Форма пластинки полувзрослых листьев преимущественно сердцевидная (рис. 3.1.3, 1; прил. III.4), ее длина – до 15 см, а ширина – до 11 см (табл. 3.1.1). В корневище выражены два годовичных прироста: молодой этого года и старый прошлого года, прирост позапрошлого года отмирает (рис. 3.1.3, 2). Возрастает число придаточных корней: на молодых приростах их насчитывается 27. Корневище утолщается до 0.8 см, а длина увеличивается до 1.4 см. Почка возобновления закладывается на верхушке розеточного побега.

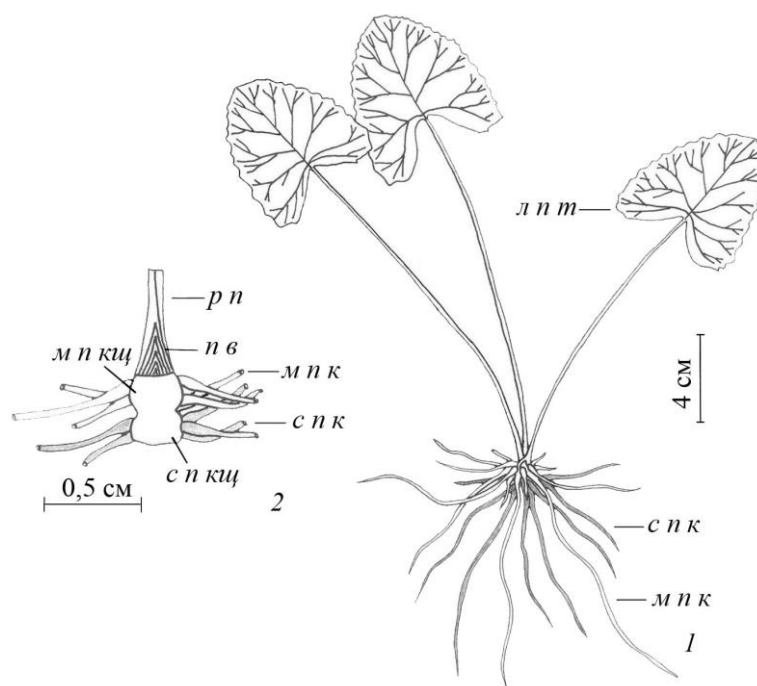


Рисунок 3.1.3 – Имматурная особь *Ligularia sibirica*

1 – имматурная особь, 2 – подземная часть имматурной особи (в разрезе); л п т – лист полу-взрослого типа, р п – розеточный побег, п в – почка возобновления, м п кц – молодой (этого года) прирост корневища, с п кц – старый (прошлогодний) прирост корневища, м п к – молодой (этого года) придаточный корень, с п к – старый (прошлогодний) придаточный корень

Виргинильные растения (v) формируются на 3-4 год. Они по-прежнему представлены одним розеточным побегом. Наряду с полувзрослыми листьями формируются листья взрослого типа. Их листовые пластинки разной формы: округло-сердцевидные, округло-стреловидные, треугольно-стреловидные и треугольно-сердцевидные (рис. 3.1.6, 3а-3д). Наверху пластинки тупые или коротко заостренные. Наибольших размеров достигают листья срединной формации. Как и у *im*-растений на ортотропном корневище выражено только два прироста: этого года и прошлого. Большое число придаточных корней прочно удерживают растение в субстрате. На верхушке корневища закладывается почка возобновления. Растения подразделяются на две подгруппы.

В состав розеточного побега **виргинильных растений первой подгруппы (v₁)** входят 3-4 листа. Высота особей достигает 43 см, длина листовой пластинки – 22 см, а ширина – 18 см. На молодом приросте ортотропного корневища развивается до 60 придаточных корней (рис. 3.1.4, 1а; табл. 3.1.1). **Виргинильные растения второй подгруппы (v₂)** готовятся к плодоношению. От v₁-особей они отличаются крупными размерами. В розетке насчитывается до семи листьев. Корневище становится длиннее и толще. На его молодом приросте развивается более 100 придаточных корней (рис. 3.1.4, 2а; табл. 3.1.1; прил. III.5). Такое большое число корней увеличивает поглощение из почвы минеральных веществ и воды. В стебле корневища и в придаточных корнях накапливаются полисахариды – запасные вещества. У одной части v₂-особей формируется только одна вегетативная почка возобновления (рис. 3.1.4, 1б). Эти растения на следующий год остаются в v₂-состо-

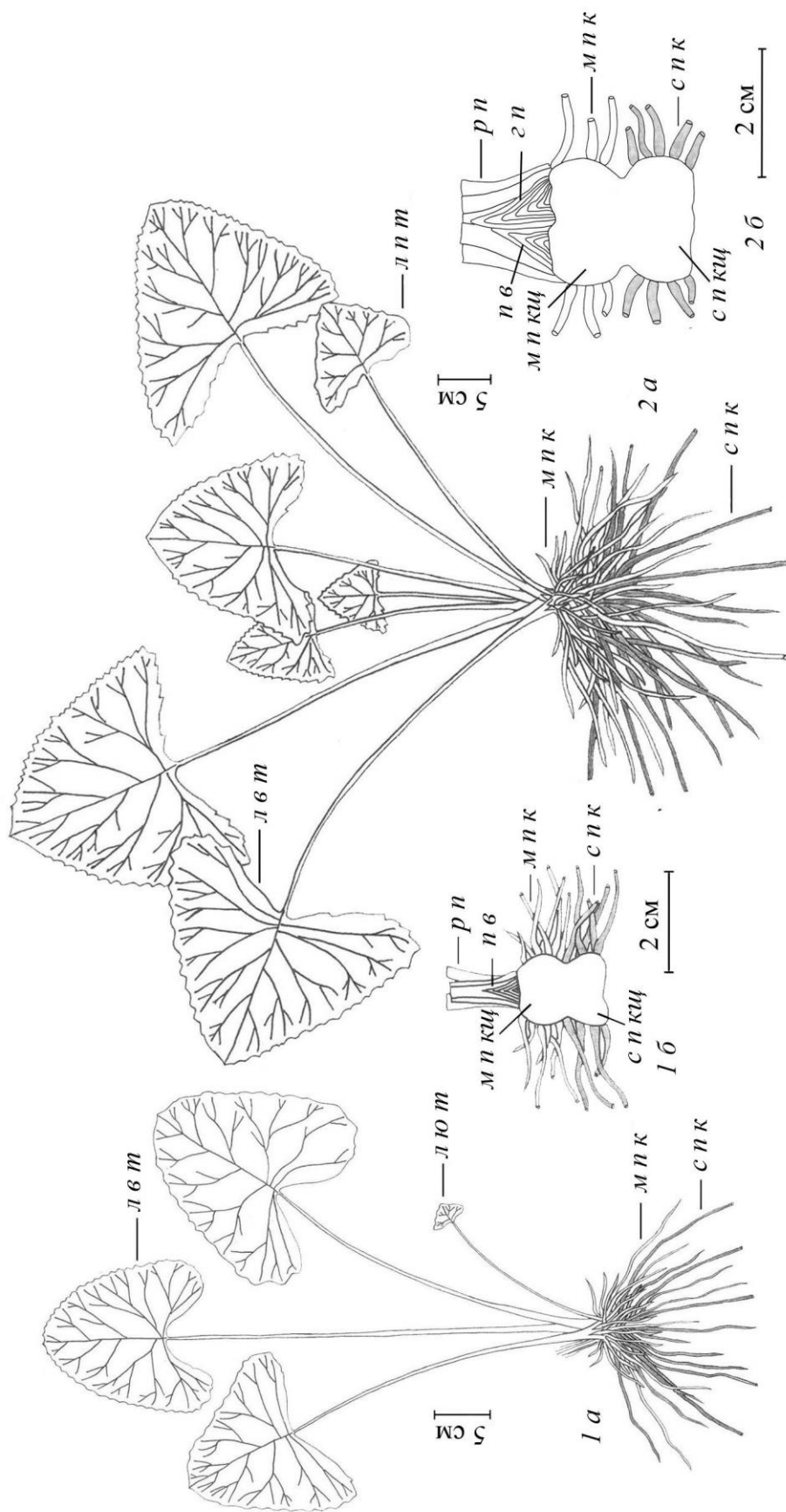


Рисунок 3.1.1.4 – Виргинильные особи *Ligularia sibirica*

1 а - виргинильное первой подгруппы, 1 б - подземная часть виргинильной особи первой подгруппы (в разрезе), 2 а - виргинильное второй подгруппы, 2 б - подземная часть виргинильной особи второй подгруппы (в разрезе); л в т - лист взрослого типа, л н - вегетативно-генеративная почка.

Остальные обозначения см. рис. 3.1.1.2, 3.1.1.3

янии. У другой группы v_2 -особей, которая успела накопить достаточное количество запасных веществ, образуется две почки: на верхушке розетки закладывается вегетативно-генеративная почка, а в пазухе листа – боковая почка (рис. 3.1.4, 2б; рис. 3.1.5). В верхушечной почке осенью закладывается вся вегетативная часть будущего генеративного побега, а само соцветие формируется после перезимовки. В боковой почке закладываются только вегетативные метамеры. Растения с двумя почками на будущий год начинают плодоносить, т.е. переходят в генеративный период.

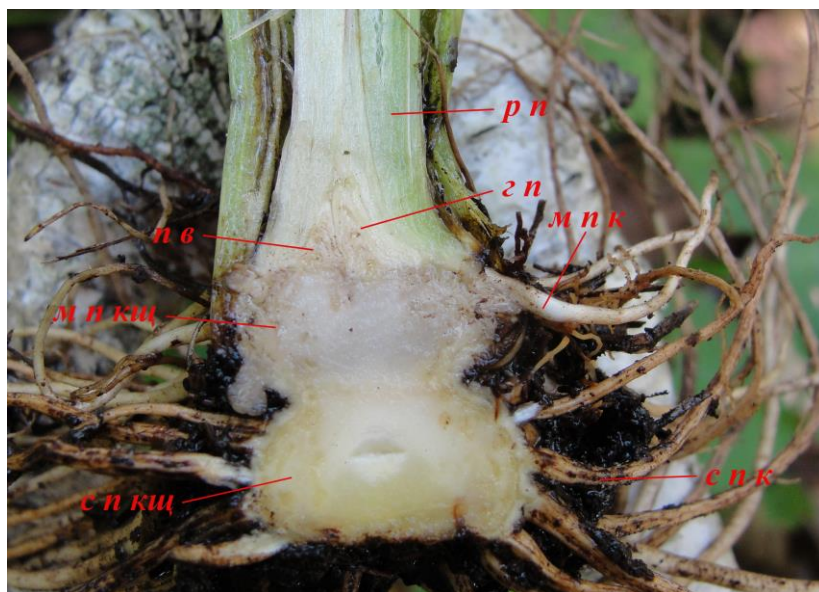


Рисунок 3.1.5 – Подземная часть виргинильной особи второй подгруппы (в разрезе)
 рп – розеточный побег, пв – почка возобновления, гп – вегетативно-генеративная почка,
 мпкщ – молодой (этого года) прирост корневища, спкщ – старый (прошлогодний) прирост
 корневища, мпк – молодой (этого года) придаточный корень, спк – старый (прошлогодний)
 придаточный корень

В условиях леса *L. sibirica* приступает к плодоношению на 4-5 год. В **генеративном периоде (g)** выделяется три онтогенетических состояния: молодое (g_1), зрелое (g_2) и старое (g_3). У генеративных особей из верхушечной почки корневища формируется полурозеточный вегетативно-генеративный побег. В его сезонном развитии выделяется две фазы. Сначала, весной и в начале лета, из почки образуется укороченный побег с очень короткими междоузлиями и крупными розеточными листьями. В это время побег благодаря интенсивному фотосинтезу накапливает запасные вещества. Затем, в начале июля, характер органогенеза в верхушечной почке меняется, и как прямое продолжение розеточного вырастает удлиненный цветоносный участок побега. На это тратится значительная часть запасных веществ.

Морфологическая структура полурозеточного вегетативно-генеративного побега сходна для всех цветущих растений (рис. 3.1.7; прил. III.6, III.7, III.8). В его нижней части листья сближены в розетку: из них наиболее крупные листья относятся к взрослому типу, а листья меньшего размера могут быть полувзрослого и даже ювенильного типа. Средняя

часть розеточного вегетативно-генеративного побега состоит из нескольких удлиненных метамеров: ближе к розеточной части в узлах удлиненных метамеров формируются до

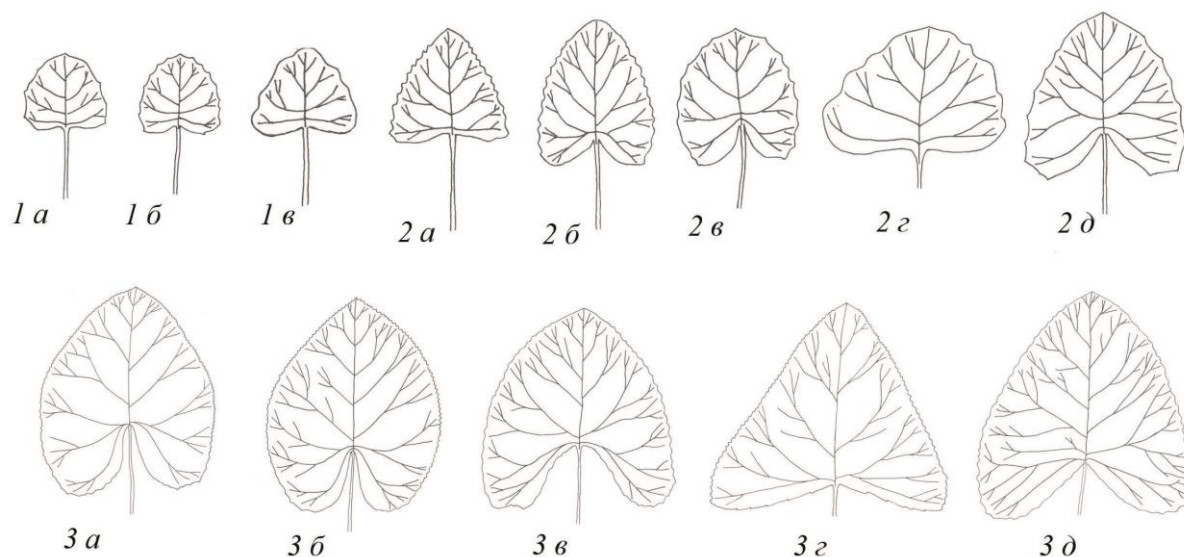


Рисунок 3.1.6 – Формы листьев *Ligularia sibirica*

Листья ювенильного типа: 1 а, 1 б – округло-яйцевидные, 1 в – треугольно-яйцевидный. Листья полувзрослого типа: 2 а – треугольный, 2 б – яйцевидный, 2 в – округлый, 2 г – неправильной формы, 2 д – яйцевидно-стреловидный. Листья взрослого типа: 3 а – округло-сердцевидный, 3 б – яйцевидно-сердцевидный, 3 в – округло-стреловидный, 3 г – треугольно-стреловидный, 3 д – треугольно-сердцевидный

трех стеблевых листьев с округло-яйцевидной пластинкой на длинном черешке и с относительно небольшим влагалищем; выше образуется один или два стеблеобъемлющих листа с почковидной листовой пластинкой на коротком черешке с расширенным влагалищем; а ближе к цветкам – стеблеобъемлющие чешуевидные листья без листовой пластинки. Верхняя часть розеточного вегетативно-генеративного побега представлена сложным соцветием: из пазух прицветных листьев яйцевидно-ланцетной формы выходят парциальные соцветия – корзинки (прил. III.7).

Корневище **молодых генеративных растений (g_1)** состоит из двух годичных приростов: прошлогоднего и текущего. Прирост позапрошлого года отмирает. Из верхушечной почки прошлогоднего прироста развивается полурозеточный вегетативно-генеративный побег, а из пазушной почки – розеточный вегетативный побег, который собственно и формирует текущий прирост корневища (рис. 3.1.7, 1а, 1б; прил. III.6). Средняя высота генеративного побега 100 см, на нем образуется до 27 корзиночек. Розеточный вегетативный побег состоит из 2-6 листьев, на нем насчитывается до 94 придаточных корней (табл. 3.1.2). Они втягивают в почву ось розеточного побега, верхушечная почка которого берет на себя функцию возобновления. Это связано с тем, что полурозеточный вегетативно-генеративный побег полностью отмирает после плодоношения, не участвует в образовании корневища и почек возобновления не формирует. Такие генеративные побеги называют монокарпическими. В результате в g_1 -онтогенетическом состоянии моно-

Таблица 3.1.2 – Биометрические показатели онтогенетических состояний *Ligularia sibirica* в генеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния		
	g_1	g_2	g_3
Число розеточных побегов	1	1-2	1
Число листьев в розеточном побеге	2-6	2-5	3-5
Высота розеточного побега, см	20-56	28-55	36-53
Длина листовой пластинки, см	11-29	15-28	16-28
Ширина листовой пластинки, см	10-24	10-24	11-26
Длина черешка листа, см	23-47	27-47	32-55
Диаметр корневища, см	1.6-2.1	1.8-3.6	1.8-2.9
Длина корневища, см	1.5-2.2	1.8-3.1	1.8-2.9
Число молодых придаточных корней	43-94	34-149	48-119
Число генеративных побегов	1	1-2	1
Высота генеративного побега, см	78-130	89-175	72-166
Число корзинок в одном соцветии	3-27	15-34	18-39
Число измерений надземных частей растения	36	13	12
Число измерений подземных частей растения	14	11	12

Примечание. g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное. Пример статистической обработки приведен в приложении III.1

подиальное нарастание побеговой системы сменяется на симподиальное и сохраняется до конца жизни. Другими словами, каждый годичный прирост корневища формируется разными меристемами (пазушными почками), которые сменяют друг друга.

Зрелые генеративные (g_2) растения характеризуются наибольшей интенсивностью побегообразования (рис. 3.1.7, 2а). Выделяется три группы g_2 -особей. К первой группе относятся наиболее мощные растения, надземная часть которых состоит из двух полурозеточных вегетативно-генеративных побегов и двух розеточных вегетативных побегов, на их долю приходится 15% проанализированных особей. Вторая группа (40% особей) представлена растениями, которые формируют два полурозеточных вегетативно-генеративных побега и один розеточный вегетативный побег (рис. 3.1.7, 2б; прил. III.9). Третья группа – растения, надземная часть которых образована одним полурозеточным вегетативно-генеративным побегом и двумя розеточными вегетативными побегами (45%). Средняя высота полурозеточного вегетативно-генеративного побега 130 см, на нем формируется до 34 корзинок (табл. 3.1.2). У растений первой и третьей группы возможна полная неспециализированная партикуляция: один из розеточных побегов с придаточными корнями может отделиться от материнской особи и продолжить самостоятельное существование.

У **старых генеративных растений (g_3)** снижается интенсивность побегообразования. Особи снова формируют один полурозеточный вегетативно-генеративный побег и один розеточный вегетативный побег (рис. 3.1.7, 3а). Однако от g_2 -растений они отличаются большими размерами генеративного побега: его средняя высота 150 см, на нем насчитывается до 39 корзинок (табл. 3.1.2). Для формирования и поддержания таких крупных побегов тратится большое количество ассимилятов, а на создание и сохранение жизнеспособности других структур остается немного пластических веществ. В результате

корневище g_3 -растений мельчает: на нем развивается меньше придаточных корней, оно откладывает относительно небольшое количество запасных веществ. Корневище часто загнивает внутри, на месте гнили образуется полость (рис. 3.1.7, 3б; прил. III.10). Некоторые особи не могут сформировать полноценную почку возобновления, в итоге растения погибают. Предположительная длительность жизни *L. sibirica* около 10 лет.

На следующий год после плодоношения особи всех генеративных состояний (g_1 , g_2 и g_3) переходят в группу временно нецветущих (g_n). Это связано с тем, что отцветшие растения *L. sibirica* ослаблены и не накопили достаточного количества запасных веществ. У них отсутствует цветонос и формируется только один вегетативный розеточный побег, его функция – создать резерв пластических веществ для будущего плодоношения. На верхушке этого побега образуется вегетативно-генеративная почка, а в пазухе боковых листьев закладываются до двух вегетативных почек. Число боковых почек зависит от онтогенетического состояния: у g_1 и g_3 -особей их формируется по одной, а у g_2 – может быть две. На второй год после плодоношения генеративная почка сформирована и готова вновь развернуться, а растение – опять зацвести. Таким образом, монокарпический побег *L. sibirica* по длительности развития относится к дициклическим, поскольку живет два года от разворачивания почки до плодоношения и отмирания.

Особи *L. sibirica* постгенеративного (сенильного) периода не обнаружены.

3.2. *Melandrium dioicum*

В развитии *M. dioicum* выделяется десять онтогенетических состояний: семена, проростки, ювенильное 1-ой подгруппы, ювенильное 2-ой подгруппы, имматурное, виргинильное 1-ой подгруппы, виргинильное 2-ой подгруппы, молодое генеративное, средневозрастное генеративное и старое генеративное. Ниже дана характеристика этих состояний.

Семена (se). Плод – многосемянная одногнездная лизикарпная шаровидно-яйцевидная тонкостенная коробочка, которая широко открывается на вершине десятью отогнутыми и завернутыми наружу зубцами (Флора ..., 1936; Baker, 1947, 1950). В зрелых коробочках находятся округло-почковидные семена черной окраски, под лупой – темно-вишневые, с восковым налетом и островатыми бугорками на поверхности. В большинстве случаев семена симметричные, более широкие у спинки. Боковые стороны семян более или менее выпуклые, в местах перехода от боковых сторон к брюшной стороне находятся неглубокие впадинки. Спинка семени без ложбинки, выпуклая или слегка уплощенная. Семенная кожура близ микропиле незначительно углублена. Длина семян – 1.1-1.3 мм, ширина – 0.8-1.2 мм (Федосеев, 1988). Семена созревают в июне-августе через четыре недели после цветения. В одной коробочке насчитывается от 103 до 266 семян, в среднем –

160. Прорастают семена в любое время: весной, летом или осенью, когда условия будут подходящими (Baker, 1947).

Проростки (р) весьма активно появляются на различных элементах ветровально-почвенных комплексов: вывальных буграх, западинах (если они не переувлажнены чрезмерно) и разлагающемся валёже (прил. III.11, III.13). Прорастание семян надземное. В лабораторных условиях спустя 2-4 дня после замачивания из семени постепенно выходит зародышевый корешок с хорошо заметными корневыми волосками (рис.3.2.1, 1). За ним

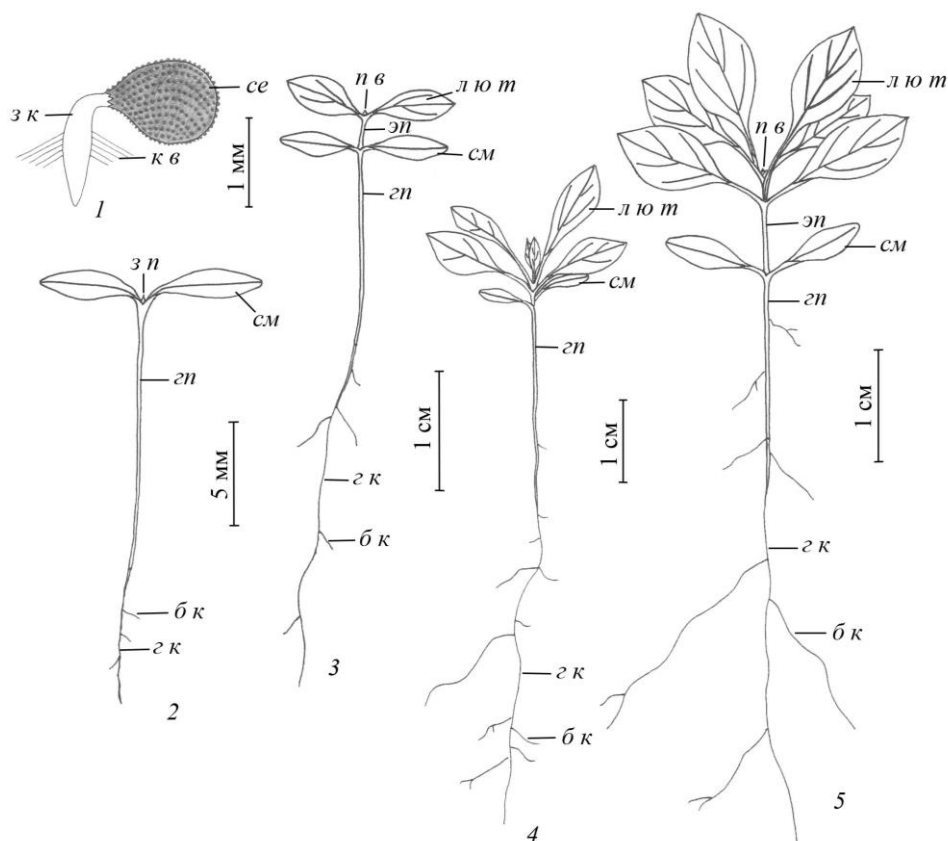


Рисунок 3.2.1 – Проростки *Melandrium dioicum*

1 – возрастом несколько дней, 2 – с раскрывшимися семядолями, 3 – с первой парой настоящих листьев, 4 – с двумя парами настоящих листьев, 5 – с тремя парами настоящих листьев; се – семя, зк – зародышевый корешок, кв – корневые волоски, см – семядоля, зп – зародышевая почечка, гп – гипокотиль, гк – главный корень, бк – боковой корень, эп – эпикотиль, лют – лист ювенильного типа, пв – почка возобновления

появляется гипокотиль, он постепенно выпрямляется и несет над поверхностью почвы семенную кожуру, которая опадает при раскрытии семядолей. Длина гипокотилия зависит от глубины нахождения семени в почве. При недостаточном освещении длина гипокотилия достигает 4.0 см. При хорошей освещенности гипокотиль, как правило, только немного возвышается над поверхностью почвы. Семядоли – продолговато-ланцетные суженные и закругленные на верхушке, располагаются почти горизонтально поверхности почвы (рис. 3.2.1, 2). Длина семядолей до 1.0 см, ширина до 0.4 см, вначале они сидячие, позднее с коротким черешком. Книзу гипокотиль переходит в главный корень, длина которого дости-

гает 4.2 см, на нем возникают боковые корни первого порядка. Спустя некоторое время из зародышевой почечки, находящейся между семядолями, формируется первичный побег с парой настоящих листьев (рис. 3.2.1, 3). Листовая пластинка яйцевидно-ланцетной формы с заостренной верхушкой, ровными краями и 1-2 боковыми жилками. Она достигает до 1.2 см в длину и до 0.7 см в ширину, черешок небольшой, его длина в среднем в 2.6 раза меньше длины листовой пластинки. После появления второй и третьей пары листьев семядоли отмирают. Главный корень продолжает расти ортотропно, углубляясь в почву (рис. 3.2.1, 4, 5).

Ювенильные особи (j) – маленькие однопобеговые розеточные растения, с отмершими семядолями. Ювенильное состояние подразделяется на две подгруппы. У **ювенильных растений первой подгруппы (j_1)** розеточный побег состоит из 3-4 пар листьев ювенильного типа. Форма листовой пластинки – яйцевидно-ланцетная, верхушка заостренная, края ровные (рис. 3.2.2, 1; рис. 3.2.3, 1; прил. III.12). Число боковых жилок – 1-2. Длина листовой пластинки – 0.7-1.8 см, ширина – 0.4-1.0 см (табл. 3.2.1). Черешок в 2.1 раза короче пластинки. Нижние листья розеточного побега начинают увядать и отмирать. За счет контрактильной деятельности главного корня гипокотиль и участок побега с отмершими семядолями втягиваются в почву. Направление главного корня постепенно изменяется на плагиотропное.

Таблица 3.2.1 – Биометрические показатели онтогенетических состояний *Melandrium dioicum* в прегенеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния				
	j_1	j_2	im	v_1	v_2
Число розеточных побегов	1	1	1	1-3	1-4
Число пар листьев в розеточном побеге	3-4	3-5	4-6	5-7	6-9
Высота розеточного побега, см	1.5-2.7	1.9-5.0	5.0-14.0	11.0-21.0	18.0-29.0
Длина листовой пластинки, см	0.7-1.8	1.2-2.9	2.1-6.7	5.5-9.8	9.6-16.0
Ширина листовой пластинки, см	0.4-1.0	0.7-1.4	1.0-3.3	2.3-4.5	3.9-6.3
Длина черешка листа, см	0.3-1.3	0.5-2.4	2.0-6.5	5.5-13.5	8.5-16.0
Длина корневища, см	–	–	0.2-1.0	0.5-1.4	0.6-1.6
Диаметр корневища, см	–	–	0.1-0.3	0.2-0.5	0.4-0.7
Длина главного корня, см	1.0-5.9	1.2-6.0	2.0-10.0	4.0-15.0	3.5-17.0
Диаметр главного корня, см	0.04-0.10	0.05-0.10	0.10-0.20	0.15-0.30	0.20-0.30
Возраст, лет	1	1	1	1	1
Число измерений	24	27	24	21	18

Примечание. j_1 – ювенильное 1-ой подгруппы, j_2 – ювенильное 2-ой подгруппы, im – имматурное, v_1 – виргинильное 1-ой подгруппы, v_2 – виргинильное 2-ой подгруппы

Ювенильные растения второй подгруппы (j_2). Высота розеточного побега – 1.9-5.0 см, он состоит из 3-5 пар листьев ювенильного типа (рис. 3.2.2, 2, рис. 3.2.3, 1). Размер листовых пластинок увеличивается, они достигают 2.9 см в длину и 1.4 см в ширину. Число боковых жилок – 2-3. Черешок становится более длинным, он меньше листовой пластинки в 1.5 раза. Для j_2 растений характерно отмирание нижних розеточных листьев и

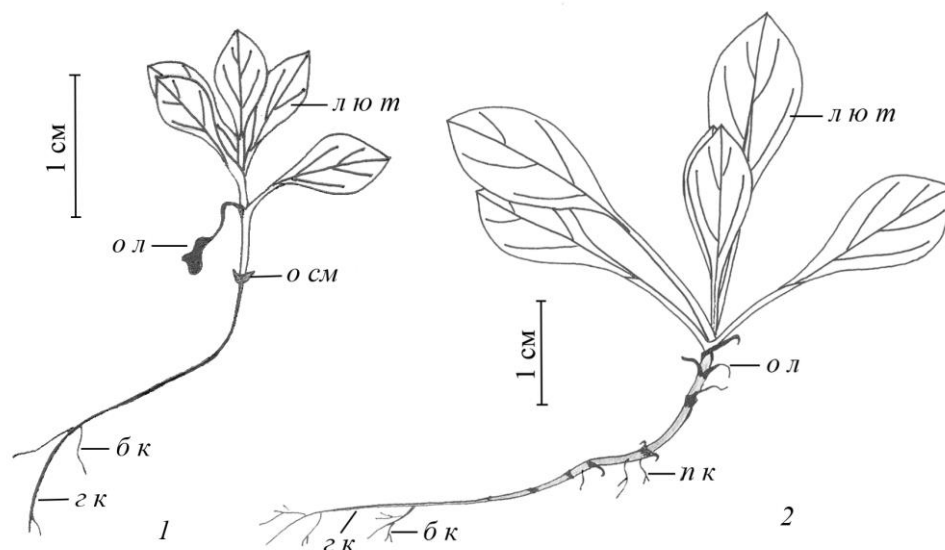


Рисунок 3.2.2 – Ювенильные особи *Melandrium dioicum*

1 – ювенильное первой подгруппы, 2 – ювенильное второй подгруппы; о см – отмершие семядоли, л ю т – лист ювенильного типа, о л – отмерший настоящий лист, г к – главный корень, б к – боковой корень, п к – придаточный корень

появление новых пар листьев. Основание побега полегает, вытягивается в почву и превращается в корневище, в то время как розеточный побег сохраняет ортотропное положение. Главный корень достигает 6.0 см в длину, толщина его небольшая – 0.5-1.0 мм (табл. 3.2.1). Боковые корни тонкие, немногочисленные.

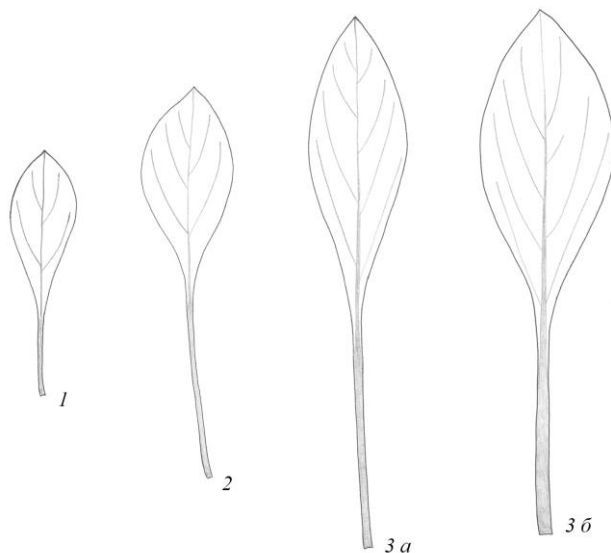


Рисунок 3.2.3 – Форма листьев *Melandrium dioicum*

1 – яйцевидно-ланцетный лист ювенильного типа, 2 – яйцевидно-эллиптический лист полувыросшего типа, 3 а – продолговато-эллиптический лист взрослого типа, 3 б – заостренно-эллиптический лист взрослого типа

Особи **имматурного (im)** состояния имеют один розеточный побег высотой от 5.0 до 14.0 см с 4-6 парами листьев полувыросшего типа яйцевидно-эллиптической формы, с заостренной верхушкой и 2-3 боковыми жилками (рис. 3.2.3, 2, рис. 3.2.4; прил. III.14). Увеличиваются размеры листа. Длина листовой пластинки – 2.1-6.7 см, ширина 1.0-3.3 см.

Черешок примерно равен длине листовой пластинки (табл. 3.2.1). У имматурных растений формируется смешанная, или аллогоморизная корневая система. В ней одновременно присутствует как главный корень с развитыми боковыми корнями на нем, так и придаточные корни, которые растут на коротком эпигеогенном корневище (рис. 3.2.4). Корневище располагается в почве ортотропно и достигает 0.2-1.0 см в длину, 1-3 мм в ширину. Длина главного корня увеличивается до 10.0 см, толщина в базальной части – 1-2 мм. Сначала главный корень идет горизонтально поверхности почвы, а затем загибается и углубляется в почву.

Виргинильные особи (v) подразделяются на две подгруппы, которые отличаются между собой по размерам и числу различных структур. **Виргинильные растения первой подгруппы (v₁)** чаще всего однопобеговые, у некоторых особей из пазушных почек развиваются небольшие боковые розеточные побеги. Высота главного розеточного побега – 11.0-21.0 см, он состоит из 5-7 пар листьев взрослого типа. Форма листовой пластинки –

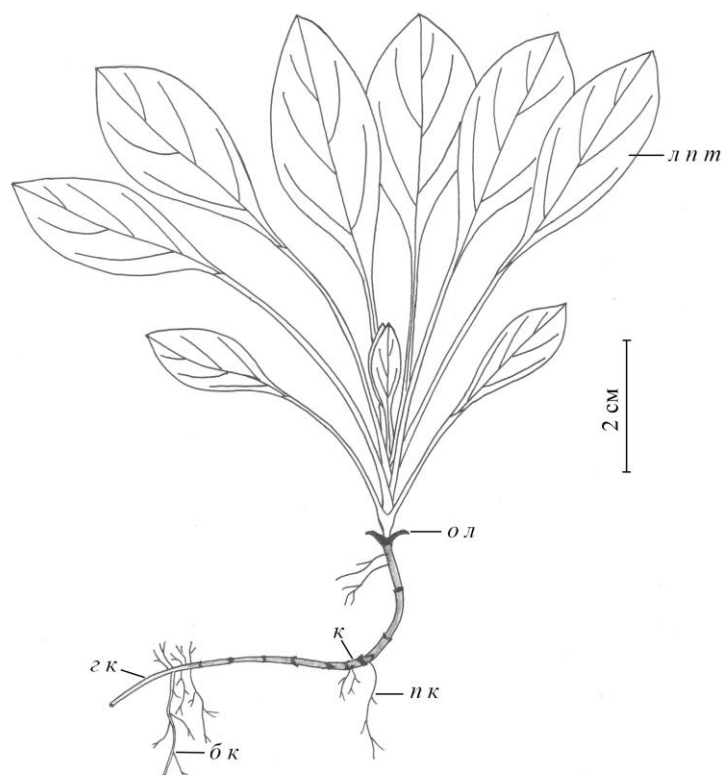


Рисунок 3.2.4 – Имматурная особь *Melandrium dioicum*

л п т – лист полувырослого типа, о л – отмерший настоящий лист, к – корневище, п к – придаточный корень, г к – главный корень, б к – боковой корень

продолговато-эллиптическая или заостренно-эллиптическая, края ровные (рис. 3.2.3, 3а, 3б). Число боковых жилок – 2-3. Листовые пластинки v₁ растений шире и длиннее листовых пластинок *it* растений. Длина их – от 5.5 до 9.8 см, ширина – от 2.3 до 4.5 см. Черешок равен длине пластинки или немного больше неё. Корневая система смешанная. Плагиотропное корневище становится немного длиннее и толще, на нем увеличивается число

придаточных корней. Главный корень достигает в длину до 15.0 см, утолщаясь в базальной части до 3 мм (рис. 3.2.5, 1; табл. 3.2.1).

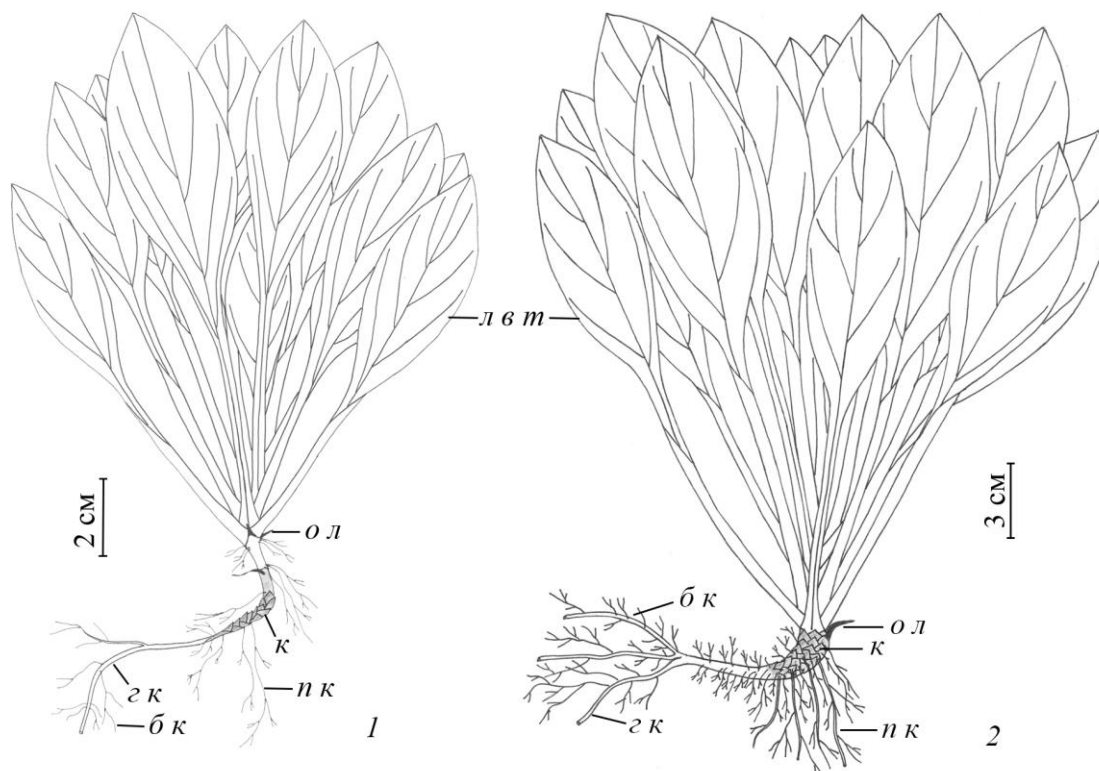


Рисунок 3.2.5 – Виргинильные особи *Melandrium dioicum*

1 – виргинильное первой подгруппы, 2 – виргинильное второй подгруппы; л в т – лист взрослого типа, о л – отмерший настоящий лист, к – корневище, п к – придаточный корень, г к – главный корень, б к – боковой корень

У виргинильных растений второй подгруппы (v_2) главный розеточный побег достигает максимальных размеров, вырастает до 29.0 см в высоту. У одной трети растений помимо главной розетки из пазушных почек формируется до трех небольших боковых розеток. Главный розеточный побег состоит из 6-9 пар листьев взрослого типа, которые имеют наибольший размер (рис. 3.2.3, 3а, 3б; рис. 3.2.5, 2; прил. III.15). Длина листовой пластинки – 9.6-16.0 см, ширина – 3.9-6.3 см. Черешок может быть немного короче или длиннее листовой пластинки, либо равен ей. Число боковых жилок – 3-4. Корневище остается коротким и немного утолщается, с поверхности оно покрыто остатками отмерших листьев. Главный корень продолжает свой рост (табл. 3.2.1). До цветения розеточный побег нарастает моноподиально за счет деятельности верхушечной почки.

Растения переходят в генеративное состояние обычно на второй год жизни, лишь небольшой процент особей может зацвести в год прорастания (Baker, 1947). G.R. Matlack (1987) указывает на потенциально короткий прегенеративный период у *Melandrium dioicum*. В теплице особи обоих полов зацветают на 71 день после прорастания.

Генеративные растения обладают как удлиненными генеративными побегами, так и

розеточными вегетативными побегами. Стебли прямостоячие или приподнимающиеся, опушенные мягкими, довольно длинными волосками. Листорасположение – супротивное. Листья – простые, без прилистников, опушенные волосками с той и другой стороны, по краям реснитчатые, в розеточных побегах на длинном черешке, у генеративных побегов прикорневые листья черешковые, стеблевые – сидячие. Форма пластинки – от яйцевидно-ланцетной до продолговато-эллиптической, верхушка всегда заостренная, основание – клиновидное. Жилкование – перистое.

Соцветие – полужонтик, вначале сжатый, позже рыхлый (рис. 3.2.6; прил. III.16). *Melandrium dioicum* – двудомное растение. Цветки однополые, актиноморфные, с двойным околоцветником. Столбиков пять. Довольно редко в одном цветке могут сформироваться как тычинки, так и пестики (Löve, 1940; рис. 3.2.7). Цветоножки обычно короче чашечки, при плодах нередко удлиненные. Чашечка 1.0-1.5 см длины с широко-треугольными острыми зубцами при плодах плотно охватывает коробочку (Флора ..., 1936; Губанов и др., 2003). Лепестки ярко-красные, светло-пурпуровые, розовые, редко белые (Baker, 1947; Kay et al., 1984), вдвое превышают чашечку. Диаметр венчика у мужских цветков – 1.9 ± 0.2 мм, у женских – 1.8 ± 0.3 мм. Цветки без запаха, они остаются открытыми в течение дня и частично в сумерках (Baker, 1950). *M. dioicum* – энтомофильное растение, цветки опыляются пчелами и бабочками (Baker, 1947). Мужские особи цветут 3-5 дней после распускания, а затем опадают. Женские особи продолжают цвести не менее 5 дней, если не были опылены. В случае успешного опыления венчик увядает раньше (Kay et al., 1984). Цветет в мае-июле, плодоносит в июне-августе.

В генеративном периоде выделено три онтогенетических состояния. **Молодые генеративные растения (g_1)** представляют собой первичный куст, который состоит из 1-2 удлиненных генеративных побегов и 2-6 розеточных вегетативных побегов. Первый генеративный побег возникает из верхушечной почки. Высота генеративного побега – от 46.0 до 96.0 см (средняя высота – 72.2 см), диаметр основания побега – 4-6 мм. На одной особи формируется небольшое число коробочек – от 3 до 13 (рис. 3.2.6, 1). Число семян на одной особи – от 480 до 2080 (среднее – 1154). Плагиотропное корневище увеличивается в размерах, его длина – 1.0-4.8 см, ширина – 4-8 мм. Оно плотно покрыто сухими волокнистыми остатками сближенных отмерших листьев, которые прикрывают пазушные почки (рис. 3.2.8, 1). Число придаточных корней на корневище возрастает, одни из них – многолетние более толстые якорные, а другие – эфемерные тонкие питающие, расположенные группами или поодиночке. Главный корень утолщается в базальной части до 6 мм, достигая в длину до 23.5 см (табл. 3.2.2). Часто он ориентирован параллельно поверхности почвы, а затем может уходить вглубь. На следующий год моноподиальный рост прекращается, начинается симподиальное ветвление системы побегов. Происходит это из-за того, что

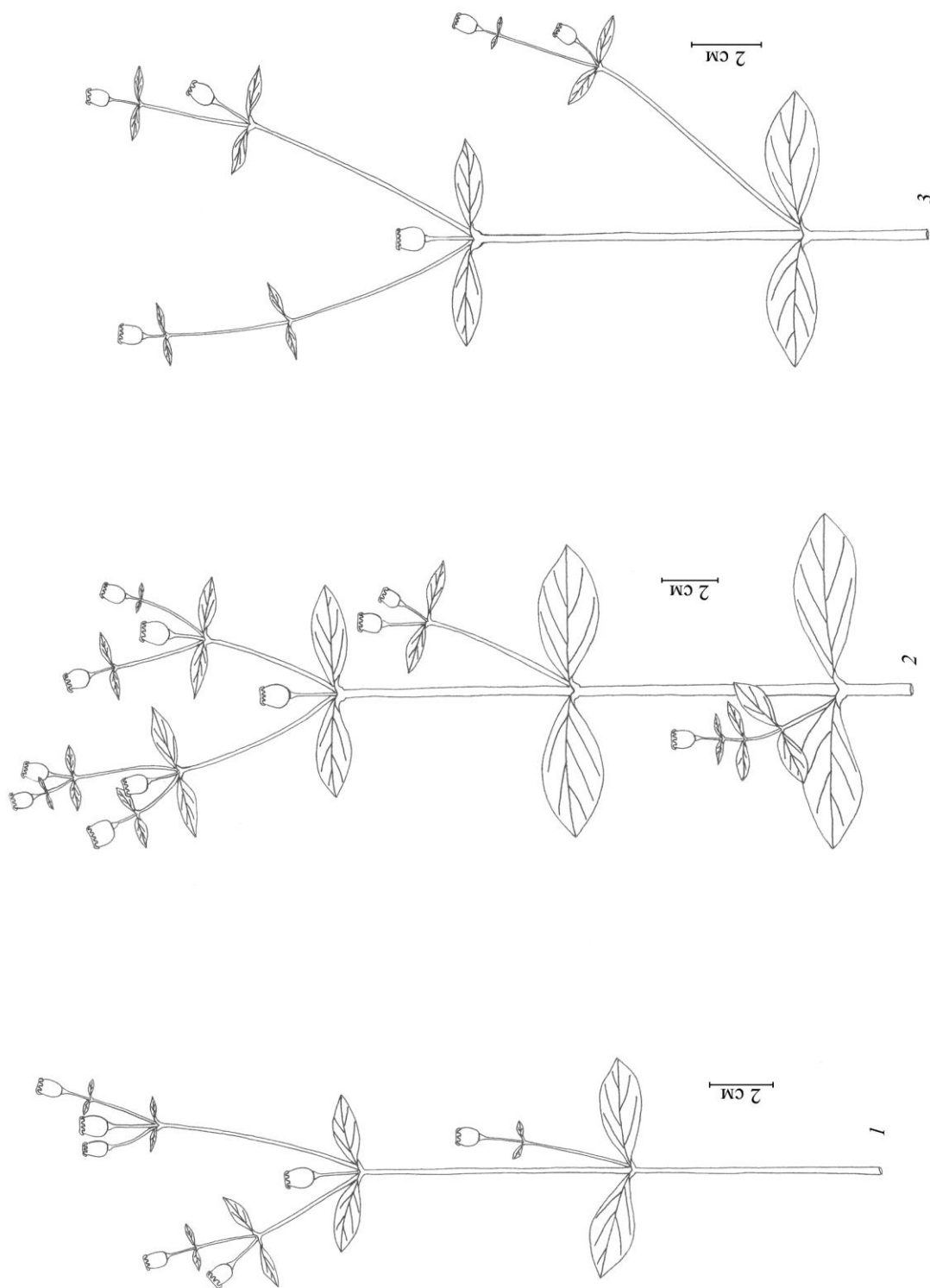


Рисунок 3.2.6 – Строение соцветий генеративных особей *Melandrium dioicum*

1 - молодое генеративное растение, 2 - средневозрастное генеративное растение, 3 - старое генеративное растение

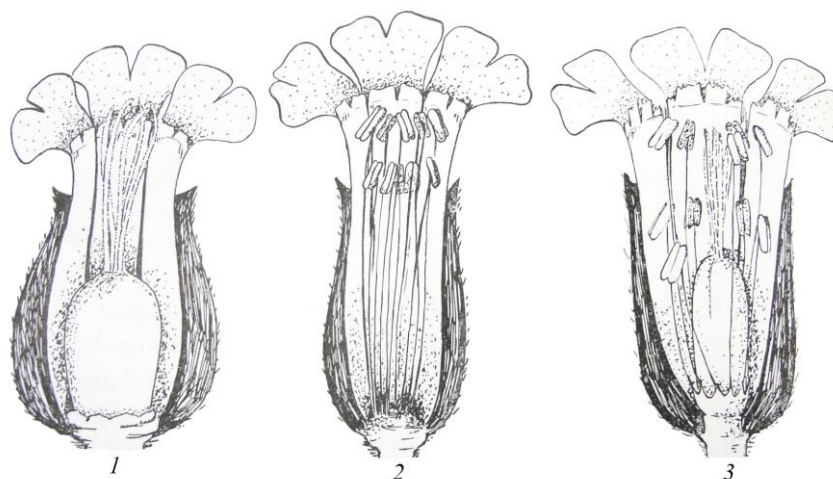


Рисунок 3.2.7 – Строение цветка *Melandrium dioicum* (по: Löve, 1940)

1 – цветок женского растения, 2 – цветок мужского растения,
3 – цветок интерсексуального растения

после плодоношения генеративный побег, сформировавшийся из верхушечной почки, отмирает. Новые побеги формируются из пазушных почек, расположенных в дистальной части корневища. Некоторые вегетативные розеточные побеги продолжают расти моноподиально. Следующей весной из одной части почек формируются генеративные побеги, из другой – вегетативные побеги, а некоторые почки остаются спящими.

Средневозрастные генеративные (g_2) растения образуют мощный, компактный куст (рис. 3.2.8, 2). Число побегов в нем максимально: 2-6 удлиненных генеративных, 2-8 розеточных вегетативных. Генеративные побеги достигают наибольшей высоты – 68.0-125.0 см (в среднем – 86.0 см). На одной особи формируется максимальное число коробочек – 12-35 (рис. 3.2.6, 2). Н.Г. Вакер (1947) отмечал на одном растении до 75 коробочек. Число семян от одной особи максимально – 1920-5600 (в среднем – 3744). Корневище утолщается за счет откладывания запасного крахмала в паренхиме. Боковые розеточные побеги могут возникать из спящих пазушных почек, находящихся в узлах средних метамеров корневища. Сначала из них развиваются подземные горизонтальные корневища с чешуевидными листьями и удлиненными междоузлиями. Затем корневище переходит к вертикальному росту и на поверхности формируется розеточный побег. Позже связь с материнским растением может оборваться, и отделившийся побег продолжает существовать самостоятельно. Так происходит вегетативное размножение с омоложением до имматурного состояния, реже – до ювенильного. Главный корень достигает максимальных размеров, его длина – до 48.0 см, а диаметр в базальной части – до 7 мм (табл. 3.2.2). При этом у некоторых особей он останавливается в росте и начинает отмирать. У одной трети растений главный корень не сохранился. В конце вегетационного периода генеративные побеги полностью отмирают, на их месте остается «пенек». Почки возобновления закладываются на верхушке боковых розеточных побегов и в пазухе боковых листьев.

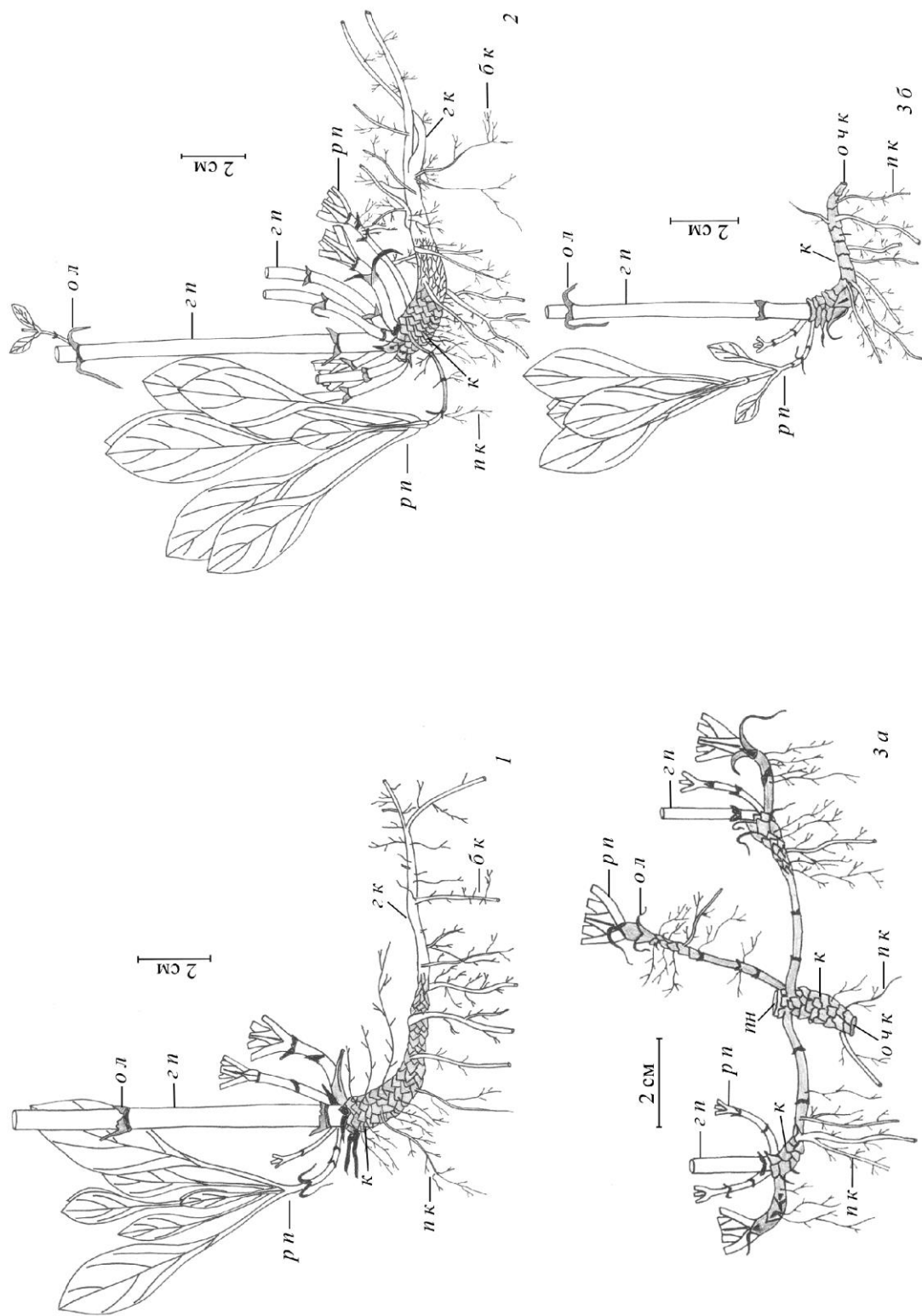


Рисунок 3.2.8 – Строение подземных частей генеративных особей *Melandrium dioicum*

1 - молодое генеративное растение, 2 - средневозрастное генеративное растение, 3 а - старое генеративное растение - система парциальных кустов, 3 б - старое генеративное растение - отделившийся парциальный куст; zn - генеративный побег, pn - розеточный побег, ол - отмерший настоящий лист, к - корневище, nk - придаточный корень, zk - главный корень, bk - боковой корень,

nn - пенек, очк - отмершая часть корневища

Таблица 3.2.2 – Биометрические показатели онтогенетических состояний *Melandrium dioicum* в генеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния		
	g_1	g_2	g_3
Число розеточных побегов	2-6	2-8	1-4
Длина корневища, см	1.0-4.8	1.7-4.0	1.3-7.0
Диаметр корневища, см	0.4-0.8	0.7-1.4	0.4-0.8
Длина главного корня, см	5.5-23.5	4.5-48.0/–	–
Диаметр главного корня, см	0.20-0.60	0.20-0.70/–	–
Число генеративных побегов	1-2	2-6	1-2
Высота генеративного побега, см	46.0-96.0	68.0-125.0	54.0-90.0
Число коробочек на особи	3-13	12-35	3-10
Возраст, лет	1-2	2-3	3-5
Число измерений	14	15	16

Примечание. g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное

Старые генеративные растения (g_3) представляют собой систему парциальных кустов, либо – отдельные парциальные кусты. Система парциальных кустов состоит из парциальных кустов, соединенных побегами разрастания с «пеньком» (рис. 3.2.8, 3а). Парциальные кусты обособляются в результате разрушения побегов разрастания, связывающих их с материнским растением (рис. 3.2.8, 3б). Отделившиеся партикулы существуют самостоятельно благодаря придаточным корням, которые отходят от корневища. Существуют они недолго. Как правило, на следующий год обособившиеся партикулы погибают, реже – продолжают существовать в виде вегетативных розеточных побегов низкой жизнеспособности. Интенсивность побегообразования у старых генеративных особей падает. На одном растении формируется 1-2 удлинённых генеративных побега и 1-4 розеточных вегетативных. По сравнению с g_2 растениями уменьшается высота генеративных побегов, они вырастают от 54.0 до 90.0 см (в среднем – 71.0 см). На одной особи формируется минимальное число коробочек – 3-10 (рис. 3.2.6, 3; табл. 3.2.2). Число семян на одной особи – 480-1600 (в среднем – 1020). Процессы разрушения затрагивают главный корень и корневище. Главный корень полностью отмирает у всех старых генеративных растений. Вследствие этого корневая система становится гоморизной, то есть состоит исключительно из небольшого числа придаточных корней, расположенных на коротком корневище, которое начинает отмирать в проксимальной части. Такое сильное разрушение и партикуляция явно свидетельствуют о старении. Предполагаемая продолжительность онтогенеза особи – 3-5 лет.

3.3. *Poa remota*

В развитии *P. remota* выделяется восемь онтогенетических состояний: семена, проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, генеративное, субсенильное и сенильное. Ниже приводится характеристика этих состояний.

Плоды и семена (se). Плод *P. remota* – одногнездная односемянная небольшая зерновка. Форма зерновки – эллипсовидная, на брюшной стороне более или менее уплощенная, рубчик овальный (Цвелев, 1976).

Ювенильные растения (j) могут быть семенного и вегетативного происхождения. Семенные особи представляют собой небольшие однопобеговые растения. Высота побега – 2.2-5.2 см. Побег состоит из двух-четырех узких листьев с развитой листовой пластинкой. Длина листовой пластинки – до 10 см, ширина – 0.10-0.15 см (рис. 3.3.1, 1а; табл. 3.3.1). Корневая система представлена небольшим числом коротких придаточных корней. Ювенильные особи вегетативного происхождения также однопобеговые. Они возникают либо на столонах, либо у оснований розеточных побегов *im*, *v* или *g* растений. Эти особи формируются обычно экстравагинально (внелагалищно), т.е. боковой побег, который возникает из почки, расположенной в пазухе кроющего листа, разрывает его влагалище. Новые побеги можно считать самостоятельными особями и счетными единицами, когда у них сформируется своя придаточная корневая система. Побег ювенильной особи вегетативного происхождения состоит из предлиста, чешуевидных, переходных листьев и одного-четырех узких листьев с развитой листовой пластинкой. Высота побега – 2.3-7.9 см. Длина листовой пластинки – до 12.6 см, ширина – 0.1-0.2 см (табл.3.3.1). Часть побегов начинает удлиняться, у них формируется стolonный участок побега, на котором развиваются придаточные корни (рис. 3.3.1, 1б). Другие побеги отличаются более укороченными междоузлиями и меньшим числом придаточных корней (рис. 3.3.1, 1в). Ювенильные особи вегетативного происхождения могут оставаться на материнской особи некоторое время. Обособляться они способны в результате естественного или искусственного разрыва stolона, соединяющего их с материнским растением (прил. III.17).

Имматурные растения (im). В начале своего развития семенная имматурная особь представлена первичным побегом. Высота побега – до 17.0 см. Он состоит из 2-5 листьев с развитой листовой пластинкой, длина листовой пластинки – до 49.0 см, ширина – до 0.6 см (табл. 3.3.1). Первичный побег имматурной особи состоит из укороченных междоузлий (рис. 3.3.1, 2а; прил. III.18). Постепенно их длина увеличивается, побег удлиняется и полегает на поверхность почвы, укореняясь в узлах. Так формируется stolон, который неглубоко погружается в почву. Из пазух листьев, расположенных на stolоне, через какое-то время возникнут боковые вегетативные побеги. Эти побеги бывают как розеточными, так и удлинёнными. Имматурная особь может состоять из четырех вегетативных побегов. Они связаны между собой stolонными участками. Длина stolонных участков у одного растения может достигать девяти сантиметров. На этом этапе развития имматурная особь представлена системой парциальных побегов (рис. 3.3.1, 2б). Поскольку stolоны не так прочны, то зачастую они разрушаются, и отделившиеся боковые побеги начинают существовать самостоятельно. Как правило, имматурные особи вегетативного происхождения трудно отличить от семенных.

Таблица 3.3.1 – Биометрические показатели онтогенетических состояний *Poa remota*

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния					
	<i>j*</i>	<i>j**</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>ss</i>
Длина генеративного побега, см	–	–	–	–	50.0-125.0	–
Длина соцветия, см	–	–	–	–	6.8-18.0	–
Число листьев на генеративном побеге	–	–	–	–	5-6	–
Длина листовой пластинки на генеративном побеге, см	–	–	–	–	13.0-21.0	–
Ширина листовой пластинки на генеративном побеге, см	–	–	–	–	0.8-1.2	–
Высота вегетативного побега, см	2.2-5.2	2.3-7.9	4.0-17.0	6.0-28.0	–	–
Число листьев в вегетативном побеге	2-4	1-4	2-5	3-6	–	2-5
Длина листовой пластинки на вегетативном побеге, см	3.9-10.0	1.9-12.6	9.8-49.0	18.0-74.0	–	16.0-41.0
Ширина листовой пластинки на вегетативном побеге, см	0.10-0.15	0.10-0.20	0.15-0.60	0.5-1.1	–	0.2-0.8
Длина придаточного корня, см	0.7-4.0	0.4-6.7	2.0-11.5	4.7-17.5	–	5.0-14.0
Число измерений	8	31	31	31	24	7

Примечание. В таблице отражены измерения отдельных парциальных побегов различных онтогенетических состояний, на которых развиваются придаточные корни. *j** – ювенильная особь семенного происхождения, *j*** – ювенильная особь вегетативного происхождения, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g* – генеративное, *ss* – субсенильное

Виргинильные растения (*v*) представлены либо системой вегетативных парциальных побегов (рис. 3.3.2, *1a*; прил. III.19), либо отдельным парциальным побегом (рис. 3.3.2, *1б*). От имматурных растений они отличаются более крупными размерами и числом различных структур (табл. 3.3.1). Виргинильные растения, представленные системой парциальных побегов, состоят из удлиненных и (или) укороченных вегетативных побегов. На одной особи может развиваться до десяти вегетативных побегов. Побеги развиваются из пазушных почек и связаны между собой столонными участками. Длина столонных участков у одной особи – до 33 см. Корневая система по-прежнему представлена придаточными корнями, которые развиваются на столонах. В этом онтогенетическом состоянии растения, представленные системой парциальных побегов, активно размножаются вегетативным способом. Отделившийся парциальный побег состоит из 3-6 довольно длинных и широких листьев с развитой листовой пластинкой. У основания побега расположена «ножка», или небольшой участок оторвавшегося stolона. На отделившихся побегах со временем развиваются новые боковые побеги, и опять формируется система парциальных побегов. Многие побеги не проходят полный цикл развития и отмирают в вегетативном состоянии, так и не успев зацвести. Часть побегов все же проходит полный цикл развития. Т.И. Серебрякова (1974) говорит о том, что обычно они зацветают на третий, реже – второй или четвертый год жизни.

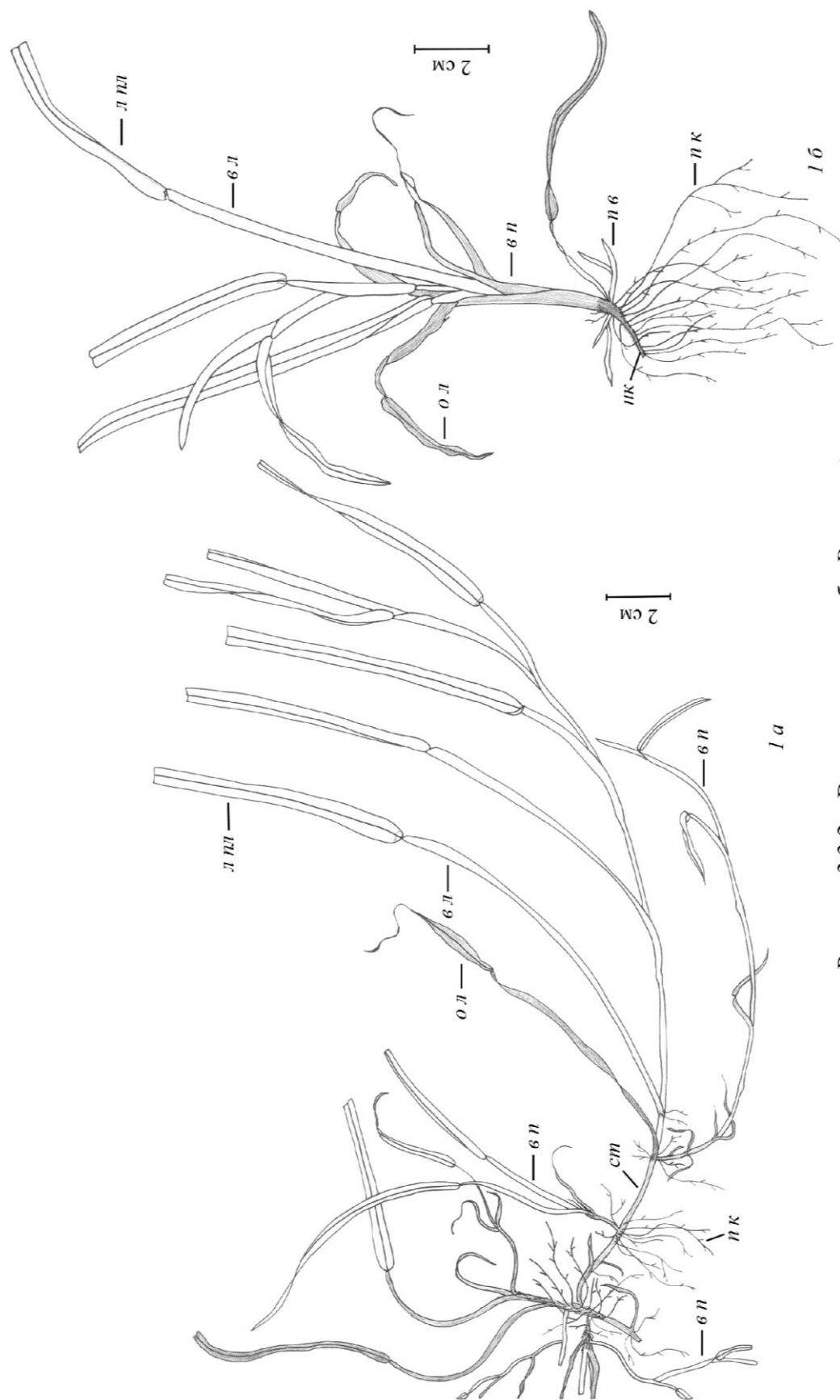


Рисунок 3.3.2 – Виргинильные особи *Рoa getota*

I a - система парциальных побегов виргинильной особи, *I б* - парциальный побег виргинильной особи; *в н* - вегетативный побег, *л нл* - листовая пластинка, *в л* - влагалище листа, *о л* - отмерший лист, *н в* - почка возобновления,

см - столон, или эпигеотенное корневище, *н к* - «ножка», т.е. небольшой участок оторвавшегося столона, *н к* - придаточный корень

Генеративные растения (g) цветут в июне, плодоносят в июле. Они представляют собой либо систему вегетативных и генеративных парциальных побегов и кустов, связанных между собой столонными участками (рис. 3.3.3, *1a*; прил. III.20), либо отдельный парциальный куст (рис. 3.3.3, *1б*; прил. III.21) или парциальный побег, которые оторвались от столона. Длина генеративного побега варьирует от 43 до 125 см. Соцветие – широкораскидистая метелка с шероховатыми веточками. Длина соцветия – от 7 до 18 см. На солоmine находится 5-6 относительно коротких и широких листьев с развитой листовой пластинкой (табл. 3.3.1). Генеративная особь, представленная системой парциальных побегов, состоит из вегетативных удлиненных и (или) укороченных вегетативных побегов, число которых может достигать тринадцати, и одного, реже двух генеративных побегов. Парциальные побеги развиваются из пазушных почек и отходят от основного столона. Между собой эти побеги соединены столонными участками, на узлах которых развиваются придаточные корни. Общая длина столонных участков одной генеративной особи – до девятнадцати сантиметров. Генеративные побеги формируются как из верхушечной, так и из боковых почек. Кроме того, система парциальных побегов генеративной особи может состоять не только из парциальных побегов, но и из парциальных кустов. При этом вегетативно отделившийся парциальный куст, в котором имеются генеративные побеги, представляет собой самостоятельную генеративную особь. Генеративная особь, представленная парциальным кустом, как правило, состоит из одного, реже двух генеративных побегов и нескольких экстравагинальных вегетативных побегов. У основания парциального куста часто заметна «ножка», или небольшой участок оторвавшегося столона. Корневая система представлена довольно густым пучком придаточных корней. Помимо этого, генеративная особь может быть представлена лишь отдельным генеративным побегом, который отделился от системы парциальных побегов и кустов. После завершения плодоношения генеративный побег отмирает, а вегетативные побеги, если таковые имеются, развиваются дальше.

Субсенильные растения (ss) представлены системой парциальных побегов (рис. 3.3.4). Как правило, все побеги небольшого размера и низкой жизненности. На одной особи развивается от одного до пяти побегов. Число листьев с развитой листовой пластинкой на побеге – 2-5. Длина листовой пластинки – до 41 см, ширина – до 0.8 см. При этом на субсенильных особях много отмерших побегов. Общая длина столонных участков может достигать 24 см. В сообществе, где изучался онтогенез *P. remota*, обнаружено небольшое число субсенильных растений, поскольку столоны недолговечны и быстро разрушаются. Обособившиеся однопобеговые особи, которые характеризуются низкой жизненностью можно отнести к **сенильным растениям (s)**. Чаще всего эти особи уже не способны к новому побегообразованию, поэтому вскоре они завершают свое развитие и погибают.

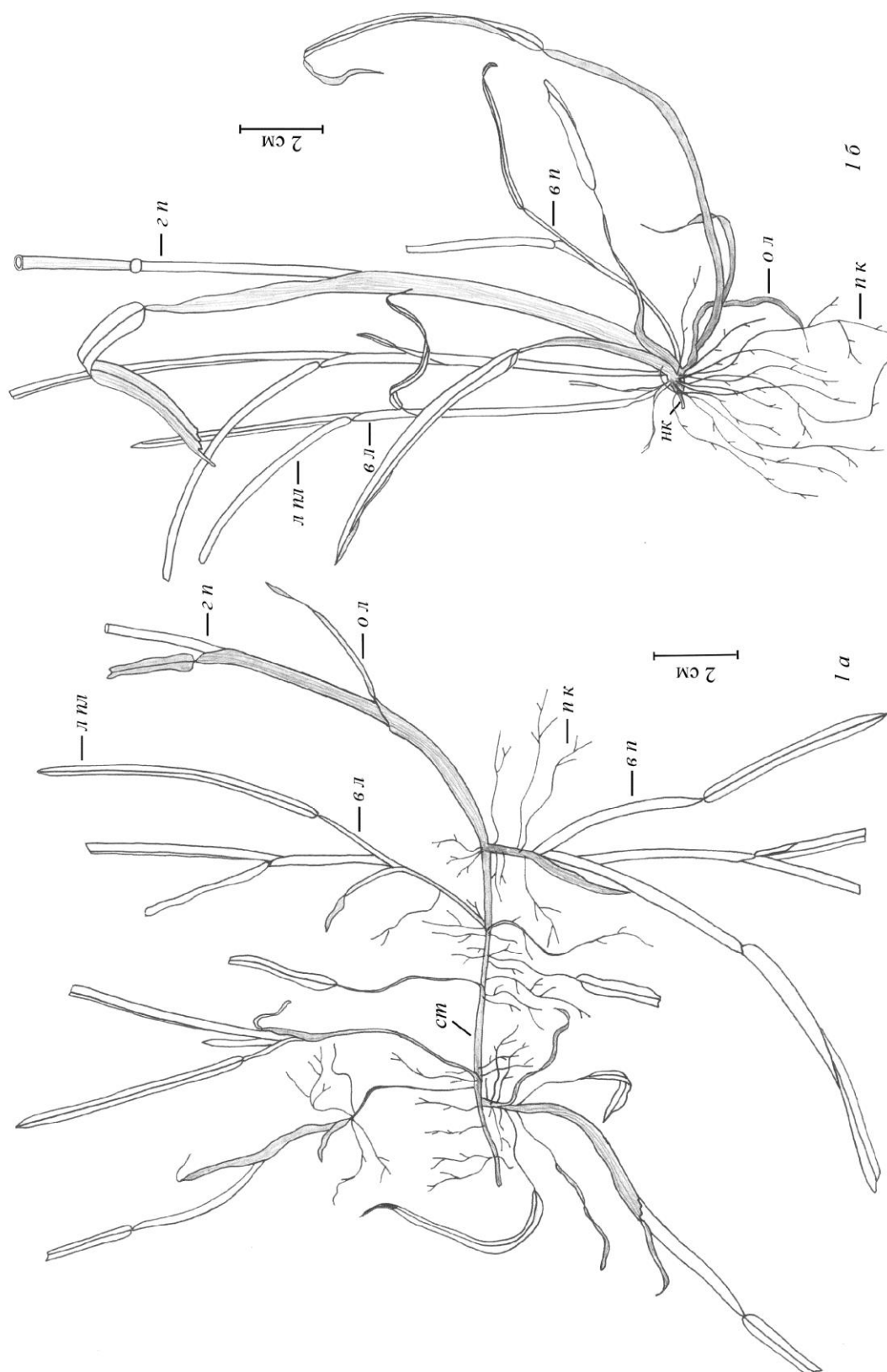


Рисунок 3.3.3 – Генеративные особи *Poa remota*

I а - система частичных побегов генеративной особи, I б - частичный куст генеративной особи; г п - генеративный побег, в п - вегетативный побег, л лл - листовая пластинка, в л - влагалище листа, о л - отмирающий лист, ст - ствол, или эпигеогенное корневище, н к - «ножка», т.е. небольшой участок оторвавшегося столона, н к - придаточный корень

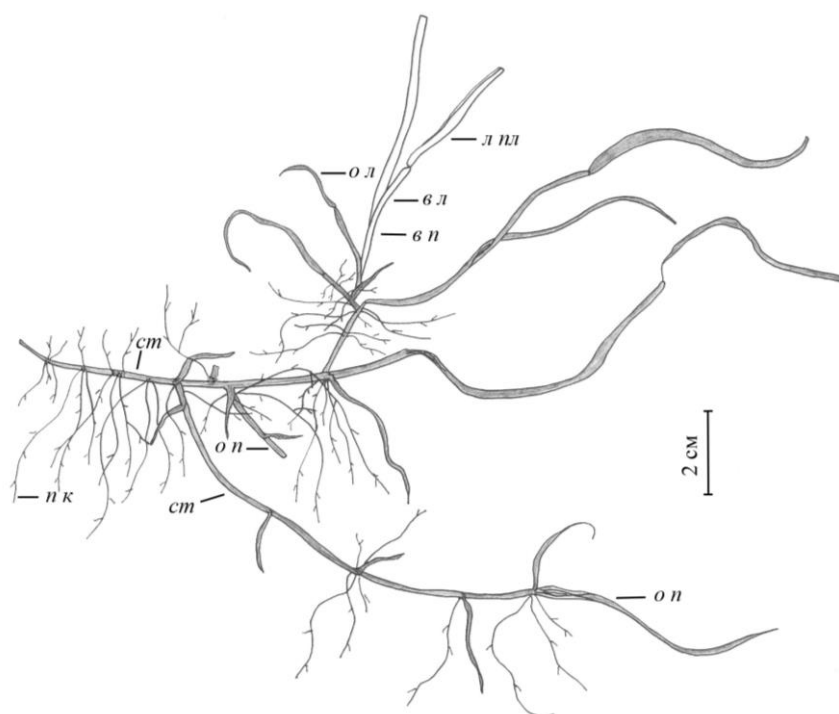


Рисунок 3.3.4 – Система парциальных побегов субсенильной особи *Poa remota*
 в п – вегетативный побег, л пл – листовая пластинка, в л – влагалище листа, ст – стolon,
 о п – отмерший побег, о л – отмерший лист, п к – придаточный корень

Заключение. Изучение онтогенеза модельных видов высокотравья позволило выявить индивидуальные особенности этих видов. Так, *Ligularia sibirica* относится к группе биоморф моноцентрического типа. Способ формирования побеговой системы *L. sibirica* меняется в онтогенезе. В прегенеративном периоде особи относятся к моноподиально нарастающим растениям. Корневище *L. sibirica* в это время формируется одной верхушечной меристемой. В генеративном периоде тип нарастания меняется на симподиальный: корневище строится серией последовательно смеющихся друг друга меристем. Причина перевершинивания – переход верхушечной меристемы в генеративное состояние и формирование соцветия.

В онтогенезе *L. sibirica* по мере его протекания изменяются состав и структура побеговой системы. От проростков до виргинильных растений эта система представлена первичным побегом. У ювенильных особей на первичном побеге формируются один или два листа ювенильного типа, у имматурных появляются листья полувзрослого типа, а у виргинильных растений листовая серия дополняется листьями взрослого типа. Начиная с молодых генеративных особей, прекращается меристематическая деятельность конуса нарастания первичного побега, поскольку из верхушечной почки образуется полурозеточный вегетативно-генеративный побег. Эти побеги монокарпические и дициклические. Побеги возобновления у генеративных особей образуются из боковых почек. На следующий год после плодоношения генеративные особи всех онтогенетических состояний переходят в группу временно нецветущих. Старение *L. sibirica* выражается в появлении гнили внут-

ри корневища. Это, видимо, связано с тем, что с возрастом у растений на формирование генеративных структур, отмирающих в конце вегетационного сезона, тратится все большее количество пластических веществ, а на поддержание существующих структур (корневищ с корнями) таковых остается меньше. Размножается *L. sibirica* семенным способом. При этом у генеративных особей возможна полная неспециализированная партикуляция.

Что касается *Melandrium dioicum*, то вначале особь развивается как моноцентрическая биоморфа. Формируется смешанная корневая система, которая состоит из придаточных корней, расположенных на эпигеогенном корневище, и главного корня. В старом генеративном состоянии формируется неявнополицентрическая биоморфа, представленная системой парциальных кустов. При этом главный корень отмирает, существуют лишь придаточные корни на корневище. После обособления парциальных кустов вновь формируется моноцентрическая биоморфа. В начале онтогенеза моноцентрическими выступают особи семенного происхождения, а в конце – вегетативного. Моноподиальное нарастание побега сменяется на симподиальное после первого цветения. Размножается *M. dioicum* в основном семенным способом. В генеративном состоянии возможно вегетативное размножение.

У *Poa remota* вначале онтогенеза особи представлены моноцентрической биоморфой семенного происхождения (небольшие однопобеговые растения с малым числом коротких придаточных корней). Следует отметить, что моноцентрическая биоморфа отмечена во всех онтогенетических состояниях. Однако в ходе онтогенеза она чередуется с полицентрической. Уже начиная с имматурного состояния постепенно формируется полицентрическая биоморфа, которая характерна для всех последующих состояний. В прегенеративном периоде полицентрическая биоморфа представляет собой систему вегетативных парциальных побегов, связанных между собой столонными участками, а в генеративном периоде эта система состоит из вегетативных и генеративных парциальных побегов и кустов. Поскольку столоны не столь прочны, то боковые побеги легко отделяются от материнского растения и начинают существовать самостоятельно. Так происходит формирование моноцентрической биоморфы вегетативного происхождения. Как правило, особи вегетативного происхождения трудно отличить от семенных. При вегетативном размножении особи омолаживаются до ювенильного состояния, т.е. происходит глубокое омоложение. Таким образом, на протяжении всего онтогенеза благодаря тонким столонам, которые часто обрываются, происходит постоянное обособление парциальных побегов и кустов. Полицентрические особи превращаются в моноцентрические, последние разрастаясь затем вновь становятся полицентрическими. В сенильном периоде растения уже не способны к новому побегообразованию, поэтому вскоре они завершают свое развитие и погибают.

ГЛАВА 4

РОЛЬ МИКРОСАЙТОВ В ПОДДЕРЖАНИИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВЫСОКОТРАВНЫХ ЕЛЬНИКОВ И ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ

Высокотравные ельники представляют собой финальную стадию развития сообществ на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья, а высокотравные ольшаники – производный вариант этих сообществ (см. гл. 5). В отличие от черноольшаников высокотравные ельники характеризуются высоким видовым и эколого-ценотическим разнообразием, которое поддерживается благодаря развитой гетерогенности фитоценотической среды. В высокотравных ельниках четко выражена парцеллярная структура. Внутри парцелл существуют разнообразные микросайты (микроместообитания), которые формируют микро мозаичность (Харламбиева, Евстигнеев, 2011, 2013). Термин «микросайт» (англ. microsite от греч. micros – маленький, малый и англ. site – местоположение, место) предложил Р. Уиттекер (Whittaker, Levin, 1977; Уиттекер, 1980). Под микросайтами понимают неоднородность среды в пределах фитоценоза, порожденную биотическими или экотопическими причинами (Миркин и др., 1989). О существовании более мелкой внутривидовой парцеллярной микро мозаичности упоминали и другие авторы, называя особые растительные группировки, сформировавшиеся на различных микросайтах по-разному: микроценозами, микроассоциациями или микрогруппировками (Шенников, 1964; Ярошенко, 1969; Быков, 1973, 1978 и др.). Как правило, в сообществах с полночленной структурой микросайтов наблюдается высокое таксономическое разнообразие (Huenneke, Sharitz, 1986; Titus, 1990; Lugovaya et al., 2013; Алейников, Бовкунов, 2011; Смирнова и др., 2011). В этой главе дается описание микро мозаичной структуры высокотравных ельников и черноольшаников, а также оценивается вклад микросайтов в поддержание видового и эколого-ценотического разнообразия этих сообществ. В первом подразделе главы приводится общая характеристика микросайтов, а во втором – описаны микросукцессионные смены растительности на некоторых из них.

4.1. Экологическая и геоботаническая характеристика микросайтов

В результате картирования напочвенного покрова высокотравных лесных сообществ на низинных болотах выделено девять типов микросайтов: 1) переувлажненные торфяные почвы; 2) вывальные ямы (западины); 3) осоковые кочки; 4) валёж; 5) «настил» из поверхностных корней деревьев; 6) черноольховые «кочки»; 7) приствольные повышения деревьев; 8) вывальные бугры (комли); 9) пни на месте ветроломов деревьев. Все эти микросайты формируют горизонтальную неоднородность сообществ. Они отличаются между собой по экологическому режиму и набору видов, которые на них произрастают. Наиболее детально с геоботанической точки зрения удалось описать первые семь типов микросайтов.

Переувлажненные торфяные почвы (прил. IV.2). Этот микросайт характеризуется близким стоянием грунтовых вод, периодическим затоплением во время паводков и продолжительных дождей. Ему свойственны высокие значения увлажнения и освещенности. Для него отмечены широкие диапазоны по переменной увлажненности, кислотности и солевому богатству почв (рис. 4.1.2). Почвоведомы (Кауричев и др., 1982; Ефимов, 1986) показано, что низинные торфяные почвы отличаются повышенной зольностью торфа, высокой его разложённостью. От верховых торфяных почв они отличаются меньшей влагоемкостью, слабокислой реакцией и высокой насыщенностью основаниями. Также они характеризуются высоким содержанием кальция и азота. Болотные почвы обладают слабой теплопроводностью: они слабо промерзают в холодный период и медленно оттаивают в теплое время. Перенасыщенность торфа водой приводит к дефициту кислорода в почве. Доля этого микросайта в черноольшаниках, которые сформированы на месте сплошных рубок, довольно значительна – 75% (рис. 4.1.6). По мере восстановления леса участие этого микросайта существенно уменьшается. Так, в старовозрастном высокотравном ельнике доля переувлажненных торфяных почв составляет лишь 13%, остальную площадь в основном занимают приствольные повышения деревьев и «настил» из их поверхностных корней (табл. 4.1.1).

Таблица 4.1.1 – Характеристика микросайтов в ельнике высокотравном и черноольшанике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. 2012 г.

Названия микросайтов	Диапазон площади одного микросайта, м ²	Доля площади микросайтов от площади сообщества, %	
		Ольшаник	Ельник
1. Переувлажненные торфяные почвы	1330.00 – 7466.00	74.7	13.3
2. Вывальные ямы (западины)	1.20 – 14.80	0.2	1.0
3. Осоковые кочки	0.04 – 0.34	0.3	0.1
4. Валёж	0.60 – 5.70	1.4	3.1
5. «Настил» из поверхностных корней	250.00 – 1000.00	5.2	38.2
6. Черноольховые «кочки»	1.20 – 14.70	14.6	8.4
7. Приствольные повышения деревьев	3.00 – 20.00	3.5	35.2
8. Вывальные бугры	0.84 – 10.36	0.1	0.7

Примечание. Долю площади микросайтов рассчитывали от площади почвенного покрова (1 га)

Ординация геоботанических описаний показала, что микрогруппировки на переувлажненных торфяных почвах образуют самостоятельное рыхлое скопление в нижней правой части диаграммы, которое не перекрывается со скоплениями других микросайтов (рис. 4.1.1).

Из-за высокого проективного покрытия сосудистых растений и переувлажненности почв на этом микросайте затруднено семенное пополнение микрогруппировок. Многие виды сосудистых растений размножаются в основном вегетативно. Эти причины объясняют низкое флористическое разнообразие. На одной площадке в среднем насчитывается 8 видов. Растения переувлажненных почв относятся лишь к трем эколого-ценотическим группам: черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой. Больше половины из них –

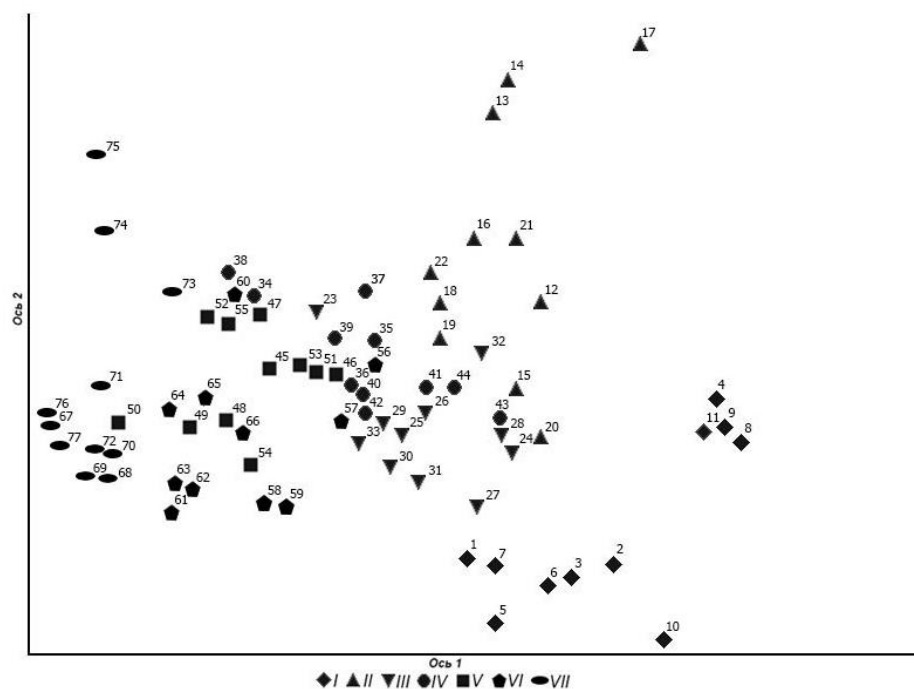


Рисунок 4.1.1 – Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на разных микросайтах в осях наибольшего варьирования флористического состава.

Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха».

Неруссо-Деснянское полесье

Микросайты: I – переувлажненные торфяные почвы, II – вывальные ямы (западины), III – осоковые кочки, IV – валёж, V – «настил» из поверхностных корней деревьев, VI – черноольховые «кочки», VII – приствольные повышения. Арабские цифры над значками – номер микросайта

черноольховые виды. Среди экобиоморф наиболее распространены различные варианты геломорфных растений. На торфяных почвах произрастают виды разных жизненных форм, однако из них почти половина относится к длиннокорневищным (табл. 4.1.2, 4.1.6). На переувлажненных торфяных почвах из-за недостатка кислорода у растений нарушается дыхание и всасывающая деятельность корней (Горышина, 1979). В результате чего большая часть проводящих и всасывающих корней сосредоточена в верхнем слое торфяной почвы – в основном до 10 см (Пьявченко, 1963). У ряда видов (*Cardamine amara*², *Carex acuta*, *Phragmites australis*) корни и длинные корневища имеют хорошо развитые воздухоносные полости, которые сообщаются с надземными частями (Горышина, 1979). Некоторые виды осок (*Carex appropinquata*, *C. cespitosa* и *C. juncella*) формируют кочки. Благодаря этому почки возобновления осок выносятся выше уровня затопления.

Показатели разнообразия мохообразных невелики: на 100 см² насчитывается от 4 до 7 видов, в среднем – 6. Всего на одиннадцати площадках встречено 13 видов (табл. 4.1.4). Преобладают эпиксильные и эпигейные растения (табл. 4.1.7). В спектре экобиоморф доминируют мезоморфные (*Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*), гигроморфные (*Leptodictyum riparium*, *Rhizomnium punctatum*) и гигромезоморфные (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium affine*) виды.

² Полные латинские названия растений с авторами даны в таблицах главы 4.

Вывальные ямы (западины) (прил. IV.3, IV.6). В результате вывала дерева на месте вывороченной корневой системы возникает западина (Карпачевский, Строганова, 1981; Бобровский, 2010). В западинах отсутствуют верхние горизонты почвы. В исследуемых сообществах наибольшие западины образует *Picea abies*. Глубина вывальных ям варьирует от 10 до 23 см, а площадь – от 1.2 до 14.8 м². Выделяются две группы западин: 1) без отсыпки земли с вывального бугра, возраст от 2 до 5 лет; 2) с отсыпкой земли с вывального бугра, возраст от 3 лет и более. Недавно возникшие вывальные ямы, как правило, характеризуются избыточным переувлажнением. Со временем степень увлажнения субстрата снижается, поскольку почва с вывального бугра обсыпается. По сравнению с переувлажненными участками в западинах уменьшается солевое богатство почв и кислотность (рис. 4.1.2). В ольшаниках западины занимают 0.2% от почвенного покрова, а в ельниках – 1.0% (табл. 4.1.1). Это различие определяется тем, что в ельнике больше выпавших деревьев, чем в черноольшанике.

По результатам ординации видно, что микрогруппировки вывальных ям находятся выше микрогруппировок переувлажненных торфяных почв, они образуют рыхлое скопление справа в верхней и центральной частях диаграммы (рис. 4.1.1).

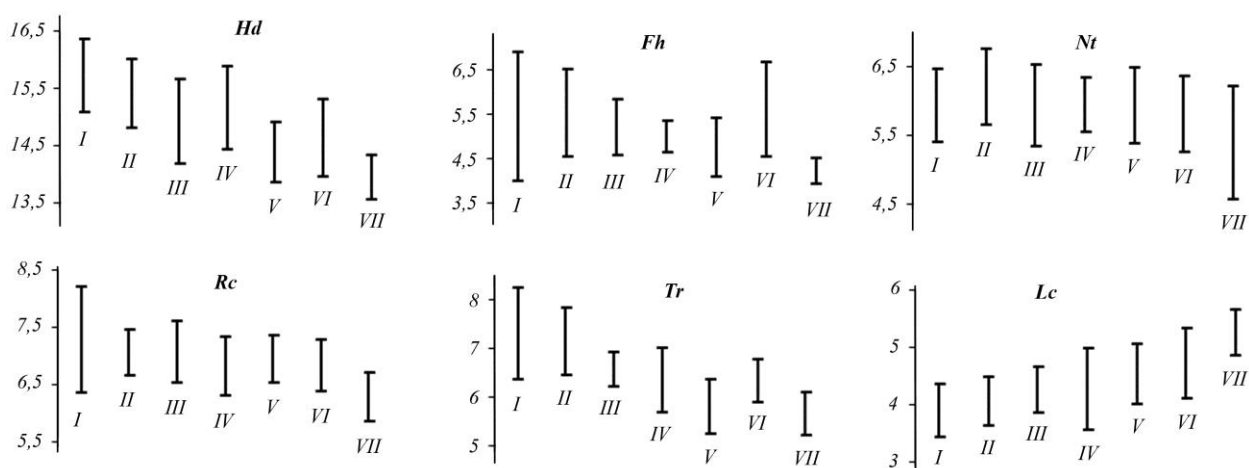


Рисунок 4.1.2 – Диапазоны экологических факторов для разных микросайтов. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По осям ординат экологические факторы (в баллах, по: Цыганов, 1983): *Hd* – увлажнение, *Tr* – солевое богатство почв, *Nt* – богатство почв азотом, *Rd* – кислотность почвы, *Fh* – переменность увлажнения, *Lc* – освещенность. Типы микросайтов: *I* – переувлажненные торфяные почвы, *II* – вывальные ямы, *III* – осоковые кочки, *IV* – валёж, *V* – «настил» из поверхностных корней деревьев, *VI* – черноольховые «кочки», *VII* – приствольные повышения

В середине лета, когда падает уровень грунтовых вод, и торфяной субстрат подсыхает, в западине начинают активно прорастать семенные особи большинства видов растений, произрастающих в сообществе. Со временем вегетативно подвижные растения соседних участков постепенно затягивают западину. Согласно коэффициенту Сьеренсена сходство видового состава на западинах с микрогруппировками на переувлажненных почвах составляет 60% (табл. 4.1.8). По сравнению с переувлажненными торфяными почвами

в западинах увеличиваются показатели видового разнообразия сосудистых растений: индекс Симпсона и видовое богатство возрастает в 1.7 раза, на одной площадке в среднем встречается 10 видов. Появляются растения пяти новых эколого-ценотических групп: прибрежно-водной (*Alisma plantago-aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica*), неморальной

Таблица 4.1.2 – Характеристика разнообразия видов сосудистых растений в микрогруппировках растительности разных микросайтов. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012-2013 гг.

Показатели	Типы микросайтов						
	1	2	3	4	5	6	7
Число площадок	11	11	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия							
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	8±0.4	10±0.7	12±0.6	16±0.3	13±0.1	12±0.4	10±0.4
Диапазон числа видов на площадках	6-9	8-14	10-17	14-17	13-14	10-15	7-12
Число видов на 11 площадках	25	42	37	46	45	43	36
Индекс разнообразия Симпсона	14.0	24.2	22.6	25.3	24.8	28.0	16.4
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 11 площадках							
Бореальная лесная	–	2 (4.8)	3 (8.1)	7 (15.2)	9 (20.0)	8 (18.6)	12 (33.3)
Боровая (бореальная опушечная)	–	1 (2.4)	–	1 (2.2)	–	1 (2.3)	–
Неморальная лесная	–	2 (4.8)	5 (13.5)	4 (8.7)	11 (24.5)	14 (32.6)	11 (30.5)
Влажно-луговая	3 (12.0)	9 (21.4)	8 (21.6)	7 (15.2)	8 (17.8)	3 (7.0)	2 (5.6)
Сухолуговая	–	1 (2.4)	–	–	1 (2.2)	–	1 (2.8)
Прибрежно-водная	–	2 (4.8)	–	–	–	–	–
Травяно-болотная	9 (36.0)	10 (23.8)	6 (16.2)	13 (28.3)	6 (13.3)	9 (20.9)	3 (8.3)
Черноольховая лесная и опушечная	13 (52.0)	15 (35.6)	15 (40.6)	14 (30.4)	10 (22.2)	8 (18.6)	7 (19.5)
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 11 площадках							
Стержнекорневые	1 (3.7)	2 (4.7)	3 (7.7)	2 (4.3)	1 (2.2)	1 (2.3)	–
Плотнoderновинные	–	–	–	1 (2.1)	2 (4.5)	1 (2.3)	1 (2.8)
Монокорпические малолетники	–	3 (7.0)	2 (5.1)	2 (4.3)	2 (4.5)	1 (2.3)	2 (5.5)
Лианы травянистые	2 (7.4)	1 (2.3)	2 (5.1)	1 (2.1)	1 (2.2)	1 (2.3)	1 (2.8)
Деревья, кустарники	2 (7.4)	2 (4.7)	4 (10.3)	6 (12.7)	6 (13.3)	8 (18.6)	9 (25.0)
Короткокорневищные	3 (11.1)	8 (18.6)	5 (12.8)	8 (17.0)	12 (26.6)	8 (18.6)	6 (16.7)
Тубероидные	1 (3.7)	–	1 (2.6)	–	1 (2.2)	–	1 (2.8)
Клубнелуковичные	–	–	–	–	1 (2.2)	–	–
Рыхлодерновинные	2 (7.4)	4 (9.3)	5 (12.8)	3 (6.4)	2 (4.5)	1 (2.3)	1 (2.8)
Длиннокорневищные	12 (44.5)	14 (32.6)	12 (30.8)	17 (36.2)	13 (28.8)	16 (37.2)	9 (25.0)
Кистекоорневые	1 (3.7)	2 (4.6)	–	1 (2.1)	–	1 (2.4)	–
Сапрофиты	–	–	–	–	–	–	1 (2.8)
Наземно-ползучие	1 (3.7)	2 (4.6)	2 (5.1)	2 (4.3)	2 (4.5)	1 (2.4)	2 (5.5)
Столonoобразующие	2 (7.4)	5 (11.6)	3 (7.7)	4 (8.5)	2 (4.5)	4 (9.3)	2 (5.5)
Полукустарнички	–	–	–	–	–	–	1 (2.8)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 11 площадках							
Мезоморфные	1 (4.0)	7 (16.6)	9 (24.4)	9 (19.6)	13 (28.9)	12 (27.9)	11 (30.6)
Ксеромезоморфные	–	–	–	–	1 (2.2)	2 (4.7)	2 (5.6)
Ксероморфные	–	–	–	–	–	–	1 (2.8)
Гигромезоморфные	–	2 (4.8)	3 (8.1)	5 (10.9)	4 (8.9)	6 (13.9)	4 (11.1)
Гигроморфные	–	5 (11.9)	3 (8.1)	4 (8.7)	4 (8.9)	4 (9.3)	4 (11.1)
Ксерогеломорфные	2 (8.0)	2 (4.8)	1 (2.7)	3 (6.5)	1 (2.2)	2 (4.7)	1 (2.8)
Мезогеломорфные	10 (40.0)	9 (21.4)	11 (29.7)	10 (21.7)	10 (22.2)	6 (13.9)	7 (19.4)
Гигрогеломорфные	6 (24.0)	7 (16.7)	5 (13.5)	8 (17.4)	7 (15.6)	4 (9.3)	1 (2.8)
Геломорфные	6 (24.0)	10 (23.8)	5 (13.5)	7 (15.2)	5 (11.1)	7 (16.3)	5 (13.8)

Примечание. Микросайты: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы, 3 – осоковые кочки, 4 – валёж, 5 – «настил» из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые «кочки», 7 – приствольные повышения. Размер пробной площадки – 0.25 м². M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней. Значения критерия Манна-Уитни (U) даны в прил. IV.1

лесной (*Geranium robertianum*, *Pulmonaria obscura*), сухолуговой (*Phalacrologoma annuum*), бореальной лесной (*Circaea alpina*, *Dryopteris carthusiana*) и боровой (*Rubus idaeus*). До-

минируют виды черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой групп. В вывальных ямах продолжают преобладать различные варианты геломорфных растений, но по сравнению с переувлажненными торфяно-перегнойными почвами в них отмечено больше гигроморфных (*Athyrium filix-femina*, *Lysimachia nummularia* и др.) и мезоморфных видов (*Soscyganthe flos-cuculi*, *Rubus idaeus* и др.). В спектре жизненных форм по-прежнему доминируют длиннокорневищные виды растений. Увеличивается число короткокорневищных видов (*Eupatorium cannabinum*, *Melandrium dioicum* и др.). Появляются монокарпические малолетники (*Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Phalacrologium annuum*) (табл. 4.1.2, 4.1.7).

В западинах по сравнению с переувлажненными торфяными почвами увеличиваются показатели видового разнообразия мохообразных. Так на одной площадке 100 см² насчитывается от 4 до 10 видов, в среднем – 7. Всего на одиннадцати площадках отмечено 16 видов мохообразных. Индекс разнообразия Симпсона возрастает в 1.4 раза (табл. 4.1.4). По-прежнему преобладают эпиксильные и эпигейные растения (табл. 4.1.4, 4.1.7). В спектре экобиоморф содоминируют мезоморфные (*Cirriphyllum piliferum*, *Mnium stellare*, *Sciarohypnum oedipodium*) и гигромезоморфные (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium cuspidatum*) виды, при этом появляются гидроморфные (*Calliergonella cuspidata*) и гигрогидроморфные (*Aneura pinguis*) растения.

Осоковые кочки. В высокотравном ельнике на низинном болоте кочки формируют *Carex appropinquata*, *C. cespitosa* и *C. juncella*. Из них наиболее распространены кочки *C. cespitosa* (прил. IV.4). Экологический смысл формирования кочки у этих осок – вынести почки возобновления выше уровня застаивания воды во время весеннего таяния снега и в период длительных летне-осенних дождей (Евстигнеев и др., 1999). «Крона» кочек представлена вегетативными и генеративными побегами, которые выходят из узлов кушения. Узлы располагаются на укороченных и плотно прилегающих друг к другу вертикальных корневищах, которые и составляют самую верхнюю часть «тела» кочек. Остальное «тело» состоит из отмерших частей тех же корневищ. От узлов кушения отходят придаточные корни. Одни корни, как правило, толстые, шнуровидные, спирально извитые направлены вертикально вниз. Они проникают в субстрат на несколько десятков сантиметров, их называют «почвенными». Другие корни, преимущественно тонкие, обильно ветвятся и направлены вверх, выполняют аэрирующую функцию. Их именуют «воздушными». Оба рода корней обладают хорошо развитой аэренхимой (Куркин, 1954). Толстые, густо сплетенные, спирально извитые придаточные корни связывают между собой корневища, исключая их полегание, и создают целостное образование – кочку (рис. 4.1.3, 4.1.4).

Осоковая кочка – это благоприятный субстрат для поселения многих видов растений (Куркин, 1954; Евстигнеев и др., 1999; Горнов, 2010, 2011). «Тело» кочки, как правило, состоит из живых и мертвых корневищ, между которыми скапливаются частицы почвы,

занесенные сюда водой и роющими животными (главным образом муравьями). Зрелые кочки имеют цилиндрическую, расширенную вверх и несколько суживающуюся книзу форму «тела». Высота кочек – до 30 см. Площадь верхней поверхности кочек – от 40 до

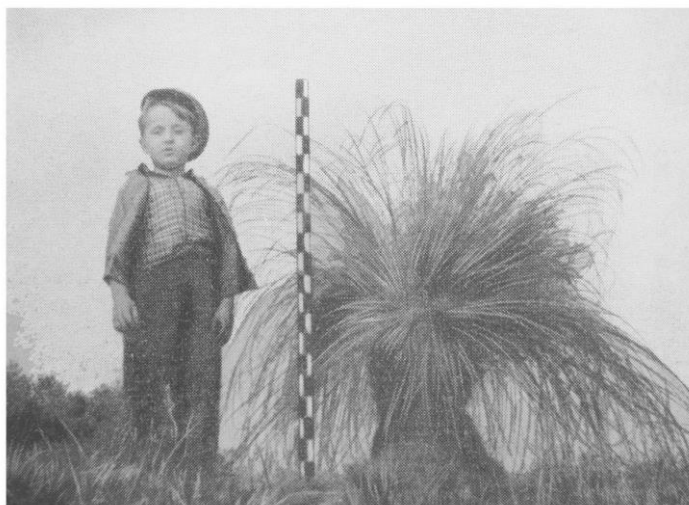


Рисунок 4.1.3 – Осоковая кочка (по Абатуров, 1968)

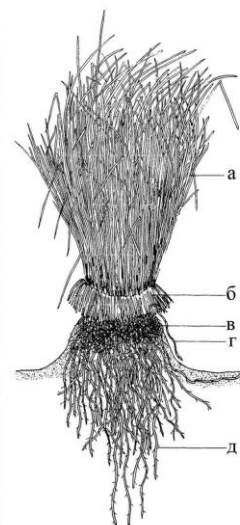


Рисунок 4.1.4

Рисунок 4.1.4 – Кочка *Carex stricta* Lam.

а – листья текущего вегетационного периода; б – отмершие листья прошлого вегетационного периода; в – тонкие корни в пьедестале; г – корневище; д – шнуровидные почвенные корни (по: Costello, 1936)

3400 см². Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам выявила отличие кочек от переувлажненных плохо дренируемых торфяно-перегнойных почв и вывальных ям: кочки как микросайты содержат меньше влаги и характеризуются лучшими условиями аэрации, а также отличаются меньшей переменнойностью увлажнения (рис. 4.1.2). Другими словами, вероятность катастрофического затопления и вымокания растений, которые поселились на кочках, ниже, чем на заболоченных участках и западинах. При этом осоковые кочки отличаются меньшим почвенным богатством, чем торфяно-перегнойный субстрат и вывальные ямы (рис. 4.1.2). В исследуемых сообществах кочки осок приурочены чаще к светлым участкам («окнам»), где их численность 76 экз. на 120 м² (рис. 4.1.5). В черноольшаниках осоковые кочки занимают 0,3% от почвенного покрова, а в ельниках – 0,1% (табл. 4.1.1). Это различие объясняется тем, что в ольшаниках больше доля переувлажненного торфяного субстрата, на котором и произрастают осоковые кочки.

Ординация показала, что микрогруппировки осоковых кочек образуют скопление в центральной части диаграммы, которое примыкает к микрогруппировкам переувлажненных торфяных почв и вывальных ям (рис. 4.1.1).

Поскольку верхняя часть кочек не подвержена длительному переувлажнению, то она представляет собой благоприятный субстрат для семенного возобновления растений. Значения видового богатства и индекса разнообразия Симпсона несколько ниже, чем у западин, но выше, чем на переувлажненных участках. Среднее число видов на одной площадке – 12. Коэффициент Сьеренсена показывает, что сходство видового состава на осоковых

кочках с микрогруппировками на переувлажненных почвах составляет 60%, на вывальных ямах – 70% (табл. 4.1.8). На осоковых кочках преобладают виды черноольховой и влажно-луговой эколого-ценотических групп. Появляются новые неморальные виды: *Mercurialis perennis*, *Padus avium*, *Paris quadrifolia*, *Poa nemoralis*. Здесь не отмечены представители прибрежно-водной и сухолуговой групп. Уменьшается число травяно-болотных растений. В спектре эковиоморф преобладают мезоморфные и мезогеломорфные растения. Число геломорфных и гигрогеломорфных видов уменьшается (табл. 4.1.2, 4.1.6). В отличие от переувлажненных торфяно-перегнойных почв осоковые кочки служат благоприятным субстратом для возобновления некоторых древесных растений (*Alnus glutinosa*, *Sorbus aucuparia*).

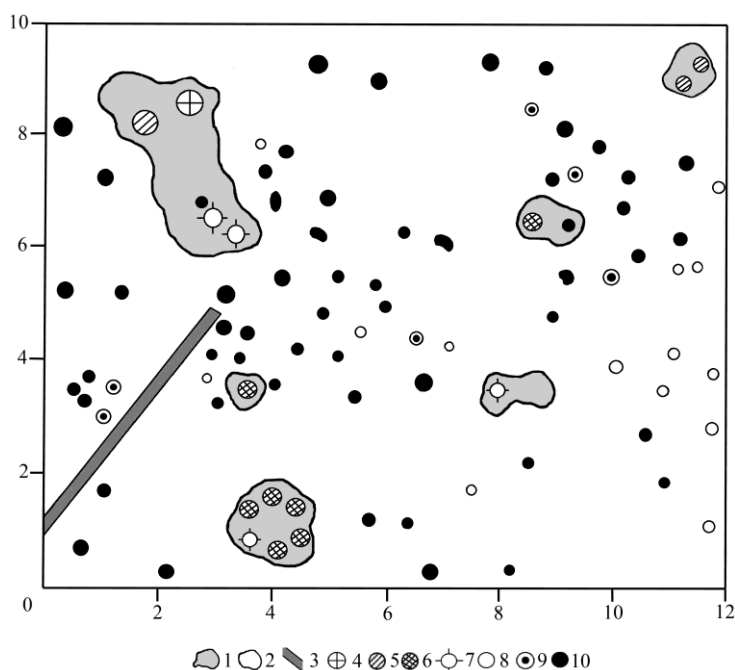


Рисунок 4.1.5 – Фрагмент горизонтальной структуры высокотравного ельника на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2013 г.

1 – приствольные повышения, 2 – переувлажненные торфяные почвы, 3 – валёж, 4 – основания стволов *Picea abies*, 5 – основания стволов *Betula pubescens*, 6 – основания стволов *Alnus glutinosa*, 7 – сухостой и пеньки, 8 – молодые осоковые кочки, 9 – зрелые осоковые кочки, 10 – старые осоковые кочки. Площадь – 120 м². По горизонтали и вертикали – метры

На осоковых кочках среднее число видов на площадке, обнаруженных в синузии мохообразных, аналогично предыдущему микросайту. Однако такие показатели видового разнообразия как индекс Симпсона и видовое богатство несколько возрастают (табл. 4.1.4). Участие эпигейных и эпифитных видов увеличивается. В спектре эковиоморф появляется ксероморфный лишайник *Cladonia coniocraea* и ксеромезоморфный печеночник *Radula complanata* (табл. 4.1.4, 4.1.7).

Валёж (прил. IV.5). Упавшие стволы деревьев содержат меньше влаги, чем переувлажненные участки. В разлагающихся колодах создаются благоприятные условия аэрации (Обновленский, 1935). Корневая система растений, растущих на валёже, защищена от

избыточного переувлажнения (Декатов, 1931). Кроме того, на валёже наблюдаются более высокие температуры воздуха и почвы. Органический субстрат валёжа характеризуется плохой теплопроводностью, поэтому растения на нем не выжимаются морозами (Скворцова и др., 1983). По сравнению с другими микросайтами обеспеченность азотом несколько снижается (рис. 4.1.2). Время существования валёжа в условиях повышенного увлажнения – от 15 до 25 лет. Число валёжин разной степени разложения в послерубочном ольшанике – 104 экз. на 1 га, а в ельнике высокотравном – 172 экз. (рис. 4.1.6, 4.1.8; табл. 4.1.3). Это составляет 1% и 3% соответственно от площади почвенного покрова. Различие

Таблица 4.1.3 – Характеристика валёжа в ельнике высокотравном и ольшанике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. 2012 г.

Характеристики валёжа	Стадии разложения валёжа и развития микрогруппировок				Валёж всех стадий
	1	2	3	4	
Ельник высокотравный					
Средняя площадь одной валёжины ($M \pm m_M$), м ²	2.3±0.21	1.9±0.16	1.6±0.13	1.4±0.12	1.8±0.08
- стандартное отклонение (σ)	1.34	1,01	0,92	0,83	1,07
Средний диаметр одной валежины в основании ($M \pm m_M$), см	22±1.1	21±0.9	22±0.8	22±0.9	22±0.5
- стандартное отклонение (σ)	6.4	5.1	4.8	5.5	5.6
Число всех валёжин на га	40	39	47	46	172
Площадь всех валёжин, м ² /га	91	74	78	64	307
Доля площади всех валёжин, %	0.91	0.74	0.78	0.64	3.07
Объем всех валёжин, м ³ /га	11.9	8.0	8.8	7.5	36.2
Ольшаник высокотравный					
Средняя площадь одной валёжины ($M \pm m_M$), м ²	1.4±0.08	1.4±0.10	1.3±0.16	0.6±0.10	1.3±0.06
- стандартное отклонение (σ)	0.61	0.55	0.59	0.25	0.59
Средний диаметр одной валежины в основании ($M \pm m_M$), см	18±0.5	17±0.5	18±0.6	16±0.8	18±0.3
- стандартное отклонение (σ)	3.3	2.7	2.4	2.2	3.0
Число всех валёжин на га	52	31	14	7	104
Площадь всех валёжин, м ² /га	74	43	18	5	140
Доля площади всех валёжин, %	0.74	0.43	0.18	0.05	1.40
Объем всех валёжин, м ³ /га	8.2	4.6	2.0	0.5	15.3

Примечание. Учитывали валёж диаметром не менее 12 см в его основании. Долю площади валёжин рассчитывали от площади почвенного покрова (1 га). M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

в числе валёжин определяется тем, что в ельнике больше стареющих и выпадающих деревьев, чем в послерубочном черноольшанике. Интересно отметить, что в наименее нарушенных лесах на водоразделах валёж также занимает 3% площади почвенного покрова (Запрудина, 2012). В ольшанике преобладает валёж начальных стадий разложения. В ельнике валёж распределен практически равномерно по всем стадиям. Это объясняется тем, что ельник развивается спонтанно, древостой в нем разновозрастный, многие особи деревьев уже завершили свое индивидуальное развитие и сейчас находятся на различных стадиях разложения. В то время как ольшаник возник относительно недавно на месте рубки, в его древесном пологе преобладают молодые и средневозрастные генеративные растения.

Ординация показала, что микрогруппировки валёжа образуют рыхлое скопление в центре диаграммы и примыкают к микрогруппировкам на осоковых кочках и вывальных ямах (рис. 4.1.1).

На разлагающихся стволах успешно приживается самосев многих видов растений. Согласно коэффициенту Сьеренсена сходство видового состава на валеже с переувлажненными почвами составляет 60%, с вывальными ямами и осоковыми кочками – 70% (табл. 4.1.8). На валёже видовое разнообразие сосудистых растений и индекс разнообразия

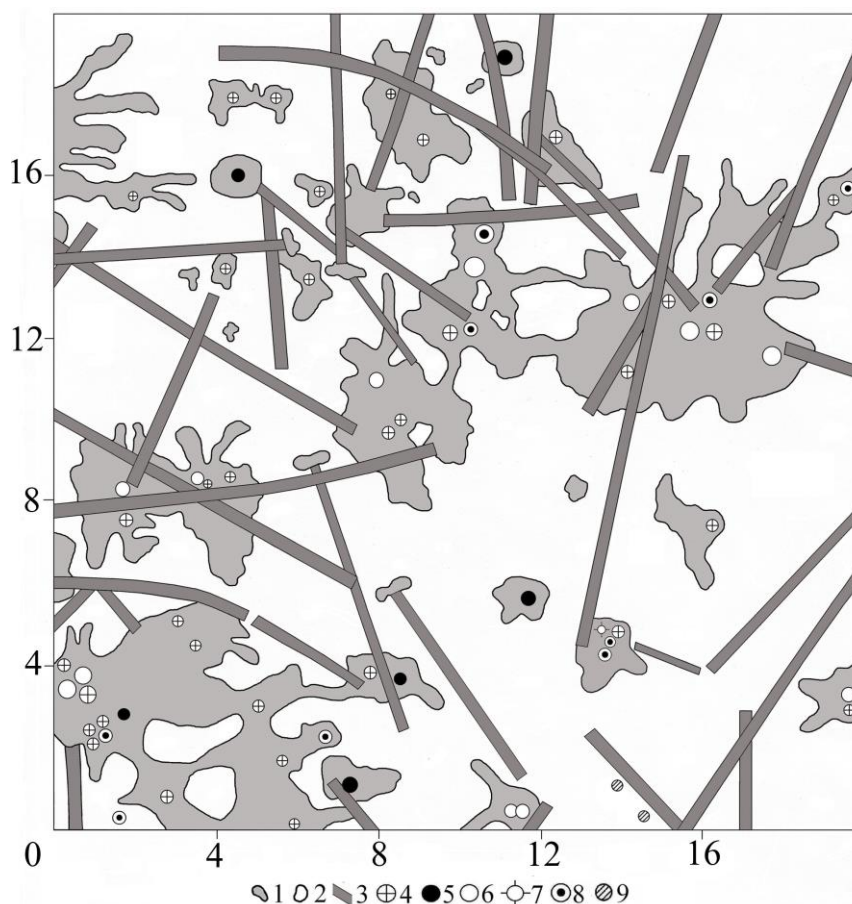


Рисунок 4.1.6 – Фрагмент горизонтальной структуры ельника высокотравного на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Осень 2012 г.

1 – группировки из многих приствольных повышений деревьев, соединенных между собой поверхностными корнями деревьев, формирующих «настил», 2 – переувлажненные торфяные почвы, 3 – валёж разной степени разложения, 4 – основания стволов *Picea abies*, 5 – основания стволов *Alnus glutinosa*, 6 – основания стволов *Betula pubescens*, 7 – сухостой, 8 – пеньки, 9 – осоковые кочки. Площадь – 400 м². По горизонтали и вертикали – метры

Симпсона больше, чем на переувлажненных торфяных почвах, западинах и осоковых кочках. На одной площадке в среднем насчитывается 16 видов. Преобладают черноольховые и травяно-болотные растения. Пополняется новыми видами бореальная лесная группа (*Betula pubescens*, *Maianthemum bifolium*, *Picea abies*). Среди экобиоморф наиболее распространены мезоморфные виды и различные варианты геломорфных растений. В спектре жизненных форм продолжают доминировать длиннокорневищные виды (табл. 4.1.2, 4.1.4). Разлагающиеся колоды выступают благоприятным субстратом для семенного при-

живания деревьев (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*) и кустарников (*Salix cinerea*).

На валеже видовая насыщенность мохообразных остается на прежнем уровне, в то время как индекс разнообразия Симпсона и видовое богатство уменьшаются (табл. 4.1.4). Участие эпифитных и эпиксильных видов возрастает, а эпигейных – снижается (табл. 4.1.4, 4.1.7). В спектре экобиоморф доминируют мезоморфные (*Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium laetum*) и гигромезоморфные (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*) виды.

«Настил» из поверхностных корней деревьев. Этот микросайт возникает на поверхности переувлажненных торфяных почв. Поверхностные корни деревьев (*Picea abies*, *Betula pubescens*) стелются на поверхности переувлажненного субстрата, идут по валежу и формируют «настил» (рис. 4.1.7, Б). На «настиле», выполняющем роль довольно прочного

Таблица 4.1.4 – Характеристика разнообразия видов мохообразных и лишайников в микрогруппировках растительности разных микросайтов. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012-2013 гг.

Показатели	Типы микросайтов						
	1	2	3	4	5	6	7
Число площадок	11	11	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия							
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	6±0.3	7±0.6	7±0.2	7±0.2	12±0.3	10±0.2	4±0.4
Диапазон числа видов на площадках	4-7	4-10	6-9	6-8	11-14	10-12	3-7
Число видов на 11 площадках	13	16	20	17	18	18	19
Индекс разнообразия Симпсона	6.5	9.1	11.4	8.6	12.9	9.9	11.6
Число видов (и доля в %) разных групп по субстратной приуроченности на 11 площадках							
Эпифиты	1 (7.7)	—	2 (10.0)	2 (11.8)	1 (5.5)	1 (5.5)	—
Эпифиты, эпиксилы	—	1 (6.2)	3 (15.0)	3 (17.6)	—	3 (16.7)	1 (5.3)
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	2 (15.4)	5 (31.3)	2 (10.0)	3 (17.6)	—	2 (11.1)	6 (31.6)
Эпиксилы, эпигеи	8 (61.5)	8 (50.0)	9 (45.0)	8 (47.1)	14 (77.8)	10 (55.6)	10 (52.6)
Эпигеи	2 (15.4)	2 (12.5)	4 (20.0)	1 (5.9)	3 (16.7)	2 (11.1)	2 (10.5)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 11 площадках							
Мезоморфные	5 (38.4)	8 (50.0)	6 (30.0)	10 (58.8)	8 (44.4)	10 (55.5)	12 (63.2)
Ксеромезоморфные	—	—	1 (5.0)	1 (5.9)	—	2	1 (5.3)
Ксероморфные	—	—	1 (5.0)	—	—	—	—
Гигромезоморфные	4 (30.8)	4 (25.0)	7 (35.0)	4 (23.5)	4 (22.2)	4 (22.2)	4 (21.0)
Гигроморфные	4 (30.8)	2 (12.5)	5 (25.0)	2 (11.8)	5 (27.8)	1 (5.6)	2 (10.5)
Гигрогидроморфные	—	1 (6.3)	—	—	—	—	—
Гидроморфные	—	1 (6.2)	—	—	1 (5.6)	1 (5.6)	—

Примечание. Типы микросайтов: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы, 3 – осоковые кочки, 4 – валёж, 5 – «настил» из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые «кочки», 7 – приствольные повышения. Размер пробной площадки – 100 см².

«каркаса», накапливаются мертвые остатки растений и образуется опад. По сравнению с другими микросайтами «настил» характеризуется меньшим и более устойчивым увлажнением. Для «настила» свойственны меньшие значения солевого богатства почв. Кислотность почв и степень богатства азотом практически не изменяется (рис. 4.1.2). В ольшанике доля этого микросайта незначительна – всего 5%, в то время как в ельнике «настил» занимает 38% от площади напочвенного покрова (табл. 4.1.1). В черноольшанике еще нет достаточного числа взрослых деревьев *Picea abies* и других видов, которые формируют

поверхностную корневую систему, и способны по этой причине создать «настил». В старом ельнике – наоборот: большое число взрослых деревьев *P. abies* благодаря поверхностным корням активно создают «настил и покрывают переувлажненный торфянистый субстрат на значительной площади.

По результатам ординации видно, что микрогруппировки на «настиле» находятся в центре диаграммы и немного левее центра, они примыкают к микрогруппировкам валежа и осоковых кочек (рис. 4.1.1).

Согласно коэффициенту Сьеренсена сходство видового состава на «настиле» с переувлажненными почвами составляет 40%, с вывальными ямами – 45%, с осоковыми кочками и валежом – 50% (табл. 4.1.8). На «настиле» видовое разнообразие и индекс разнообразия Симпсона больше, чем на переувлажненных торфяных почвах, западинах и осоковых кочках, но несколько ниже, чем на валеже. На одной площадке в среднем насчитывается 13 видов (табл. 4.1.2). В спектре эколого-ценотических групп существенно увеличивается участие неморальных лесных видов, среди которых впервые отмечены *Aegopodium podagraria*, *Cypripedium calceolus*, *Elymus caninus*, *Ulmus glabra*, *Viburnum opulus*, *Viola mirabilis*. Также возрастает доля бореальных лесных и влажно-луговых видов. Среди бореальных лесных видов впервые отмечены *Frangula alnus*, *Malaxis monophyllos*, *Molinia caerulea* и *Pyrola rotundifolia*, среди влажно-луговых видов *Cardamine dentata* и *Listera ovata*. Появляется представитель сухолуговой группы – *Prunella vulgaris*. При этом участие травяно-болотных и черноольховых видов уменьшается. На «настиле» среди экобиоморф увеличивается доля мезоморфных видов. Здесь отмечен ксеромезоморфный вид – *Pyrola rotundifolia*. Участие геломорфных и гигрогеломорфных растений уменьшается. В спектре жизненных форм доминируют длиннокорневищные и коротkokорневищные виды (табл. 4.1.2, 4.1.6). На «настиле» семенным способом успешно возобновляются древесные (*Alnus glutinosa*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus glabra*) и кустарниковые (*Frangula alnus*, *Viburnum opulus*) виды растений.

На «настиле» из поверхностных корней деревьев отмечена наибольшая видовая насыщенность мохообразных: на одной площадке встречается от 11 до 14 видов, в среднем – 12. Индекс разнообразия Симпсона – максимальный (табл. 4.1.4). Преобладают эпигейные и эпиксильные виды, участие эпифитов уменьшается (табл. 4.1.4, 4.1.7). В спектре экобиоморф содоминируют мезоморфные (*Climacium dendroides*, *Lepidozia reptans*, *Riccardia pinguis*), гигроморфные (*Chiloscyphus pallescens*, *Pellia neesiana*, *Plagiomnium undulatum*) и гигромезоморфные (*Brachythecium rivulare*) растения, при этом встречен гидроморфный вид (*Calliergonella cuspidata*).

Черноольховые «кочки». В условиях избыточного увлажнения *Alnus glutinosa* формирует «кочки» (Абатуров, 1968; Юркевич и др., 1968; Сарычева, 1998). Ольховые «кочки» представляют собой многоствольное образование, возникшее в результате порослеоб-

разования (рис. 4.1.7, А; прил. IV.7). В основании многоствольного образования формируется мощный «пьедестал», который состоит из базальной части стволов и придаточных корней (Евстигнеев, Сарычева, 1999; Евстигнеев, 2010). «Кочки» ольхи значительно выступают над поверхностью переувлажненных торфяных почв, их высота достигает 1.2 м при диаметре 4.0 м. Площадь одного микросайта варьирует от 1.2 до 14.7 м² (табл. 4.1.1, 4.1.5; рис. 4.1.8). *Alnus glutinosa* вынуждена выносить основания стволов и часть корневой системы выше уровня застаивающихся вод для того, чтобы защитить их от вымокания. На «пьедестале» между корнями и основаниями стволов постепенно накапливается расти-

Таблица 4.1.5 – Характеристика одиночных черноольховых «кочек». Высокотравный черноольшаник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. 2012 г.

Характеристики микросайта	Значения
Средняя площадь ($M \pm m_M$), м ²	4.2±0.28
Минимальная площадь, м ²	1.2
Максимальная площадь, м ²	14.7
Число микросайтов на 1 га	90

Примечание. M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

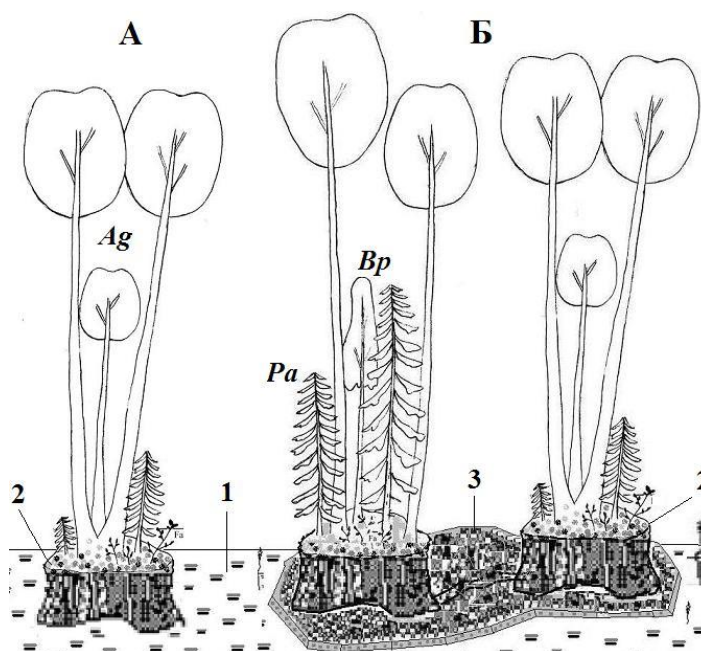


Рисунок 4.1.7 – Микрогруппировки, которые формирует *Alnus glutinosa*

А – черноольховая «кочка», на которой поселилась *Picea abies*. Б – группировка из двух черноольховых «кочек», на которых поселились *P. abies* и *Betula pubescens*. **Ag** – *A. glutinosa*, **Bp** – *B. pubescens*, **Pa** – *P. abies*. 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – черноольховые «кочки», 3 – «настил», который сформирован между двумя «кочками» из поверхностных корней *A. glutinosa*, *B. pubescens*, *P. abies* и других деревьев. Высота ольхи черной – 18 м

тельный опад, который подвергается гумификации. На ольховых «кочках» отмечен широкий диапазон переменности увлажнения почв. Солевое богатство почв такое же, как и на валёже. Кислотность почв и степень богатства азотом практически не изменяются. По сравнению с другими микросайтами показатели освещенности несколько снижается (рис. 4.1.2). В черноольшанике одиночные ольховые «кочки» занимают 15% от площади сообщ-

щества, при этом на 1 га насчитывается 90 «кочек» (табл. 4.1.5). В ельнике доля одиночных черноольховых «кочек» составляет всего 8% (табл. 4.1.1). Это определяется тем, что с развитием сообщества часть ольховых «кочек» преобразуются в другой микросайт – приствольные повышания.

По результатам ординации геоботанических описаний видно, что микрогруппировки на ольховых «кочках» образуют рыхлое скопление в левой части диаграммы, они примыкают к микрогруппировкам на «настиле» и на валеже (рис. 4.1.1).

Согласно коэффициенту Сьеренсена сходство видового состава ольховых «кочек» с микрогруппировками на переувлажненных почвах – 40%, на вывальных ямах, осоковых кочках и «настиле» – 50%, на валеже – 55% (табл. 4.1.8). Видовое разнообразие на ольховых «кочках» снижается. На одной площадке в среднем насчитывается 12 видов сосудистых растений. Однако индекс разнообразия Симпсона здесь достигает наибольшего значения (табл. 4.1.2). В эколого-ценотическом спектре преобладают неморальные лесные, травяно-болотные, бореальные лесные и черноольховые растения. Среди неморальных-лесных видов впервые отмечены *Asarum europaeum*, *Corylus avellana*, *Epipactis helleborine*, *Fraxinus excelsior*, *Stellaria holostea*, среди бореальных лесных – *Daphne meze-*

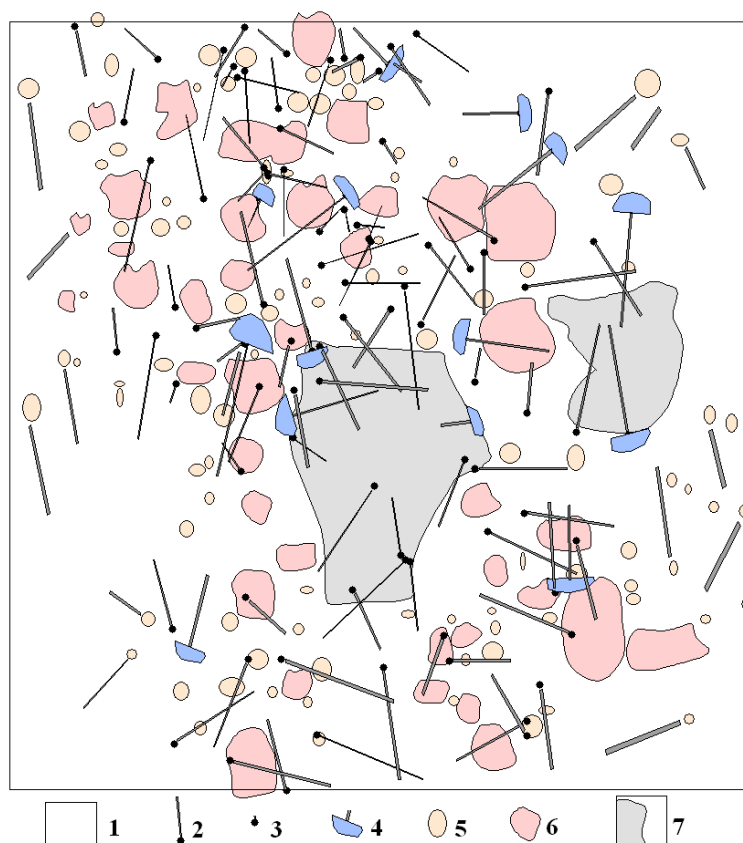


Рисунок 4.1.8 – Микросайты напочвенного покрова. Выхотравный черноольшаник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». 2012 г.
1 – переувлажненные торфяные почвы; 2 – валеж разной стадии разложения; 3 – пни на месте ветроломов; 4 – вывальные ямы (западины) и вывальные бугры (комли); 5 – черноольховые «кочки»; 6 – группировки из двух-пяти «кочек» *Alnus glutinosa*, соединенных между собой «настилом» из поверхностных корней деревьев; 7 – группировки из двадцати и более приствольных повышений деревьев, соединенных между собой «настилом» из поверхностных корней. Площадь – 1 га

reum и *Trientalis europaea*, среди травяно-болотных – *Naumburgia thyrsoflora*. При этом снижается число влажно-луговых видов. В спектре экобиоморф преобладают мезоморфные растения, а также довольно широко распространены различные варианты мезо-, гело- и гигроморфных растений. Впервые отмечено два ксеромезоморфных вида – *Corylus avellana* и *Stellaria holostea*. В спектре жизненных форм доминируют длиннокорневищные виды, их доля достигает 37%. При этом на ольховых «кочках» велика доля деревьев, кустарников и короткокорневищных растений. Из древесных видов на ольховых «кочках» поселяются *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, из кустарниковых – *Corylus avellana*, *Daphne mezereum*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Rubus idaeus*.

Показатели видового разнообразия мохообразных несколько уменьшаются по сравнению с «настилом». По-прежнему преобладают эпиксилы и эпигеи, однако увеличивается доля эпифитов (табл. 4.1.4, 4.1.7). Среди экобиоморф доминируют мезоморфные (*Amblystegium serpens*, *Ptilidium ciliare*, *Scapania curta*) и гигромезоморфные (*Fissidens bryoides*, *Plagiomnium cuspidatum*) растения. Отмечено два ксеромезоморфных вида (*Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata*).

Приствольные повышения (прил. IV.8). Этот микросайт больше всего характерен для сомкнутых группировок деревьев. Основой формирования приствольных повышений служат черноольховые «кочки». Сначала на черноольховых кочках поселяется подрост

Таблица 4.1.6 – Классы постоянства видов сосудистых растений на разных микросайтах. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012-2013 гг.

Названия растений	Типы микросайтов							ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5	6	7			
Число описаний	11	11	11	11	11	11	11			
С. Ярус трав и кустарничков										
Среднее проективное покрытие, %	80	40	50	65	45	25	40			
<i>Acaopodium podagraria</i> L.	–	–	–	–	I	I	–	He-Je	Дк	Гр
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	–	–	I	–	–	–	–	Вл-Лу	Рд	М
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	I	I	II	II	–	–	–	Тр-Бл	Рд, Нп	М/Ге
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	–	I	–	–	–	–	–	Пр-	Кс	Ге
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	I	III	V	V	IV	IV	IV	Че-Je	Д	М/Ге
<i>Angelica sylvestris</i> L.	I	I	IV	V	I	IV	–	Че-Оп	Ск	М
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	–	–	I	–	–	–	–	Вл-Лу	Ск	М/Ге
<i>Asarum europaeum</i> L.	–	–	–	–	–	III	–	He-Je	Дк	М
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	–	I	–	I	–	I	–	Че-Je	Кк	Гр
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	–	–	–	III	–	–	I	Бо-Je	Д	М/Ге
<i>Caltha palustris</i> L.	IV	I	–	I	–	I	–	Тр-Бл	Кс	Гр/Ге
<i>Cardamine amara</i> L.	I	III	V	V	–	–	–	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Cardamine dentata</i> Schult.	–	–	–	–	I	–	–	Вл-Лу	Кк	Гр/Ге
<i>Carex acuta</i> L.	III	II	II	II	–	II	–	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Carex cespitosa</i> L.	–	–	–	–	III	I	–	Тр-Бл	Пд	Ге
<i>Carex elongata</i> L.	I	II	I	II	–	I	–	Че-Je	Рд	Ге
<i>Carex flava</i> L.	–	I	–	–	–	–	–	Вл-Лу	Рд	Ге
<i>Carex riparia</i> Curt.	III	–	–	I	–	–	–	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	I	II	III	II	–	–	–	Че-Je	Дк	Гр/Ге
<i>Circaea alpina</i> L.	–	I	–	I	–	I	I	Бо-Je	Ст	Ге
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	III	III	IV	IV	I	–	I	Че-Оп	Дк	Ге
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	–	I	I	I	–	–	–	Вл-Лу	Ск	М
<i>Convallaria majalis</i> L.	–	–	–	I	I	I	I	He-Je	Дк	М

Названия растений	Типы микросайтов							ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5	6	7			
<i>Corylus avellana</i> L.	–	–	–	–	–	I	–	He-Ле	К	К/м
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	I	I	III	V	V	I	I	Че-Ле	Кк	М/Ге
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	–	–	–	–	I	–	II	He-Ле	Кк	М
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	I	–	I	–	II	–	I	Че-Оп	Ту	Ге/М
<i>Daphne mezereum</i> L.	–	–	–	–	–	II	I	Бо-Ле	К	М
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	–	–	–	I	–	–	–	Вл-Лу	Пд	К/Ге
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P.	–	I	IV	V	I	III	I	Бо-Ле	Кк	М
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	–	–	–	I	–	–	–	Тр-Бл	Кк	Ге/Гр
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	–	–	–	–	I	II	–	He-Ле	Кк	М
<i>Epilobium palustre</i> L.	–	I	–	I	–	I	–	Тр-Бл	Ст	Ге
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	–	–	–	–	–	I	–	He-Ле	Кк	Гр/М
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	–	I	–	–	–	–	–	Че-Оп	Кк	М/Ге
<i>Festuca qiqantea</i> (L.) Vill.	–	–	–	II	III	–	I	He-Ле	Рд	Гр/М
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	II	I	III	I	III	II	–	Вл-Лу	Дк	М/Ге
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	–	–	–	–	I	Су-Лу	Нп	М
<i>Fragula alnus</i> Mill.	–	–	–	–	II	III	IV	Бо-Ле	К	Гр/М
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	–	–	–	–	–	I	–	He-Ле	Д	М
<i>Galium palustre</i> L.	II	V	III	I	IV	I	–	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Geranium robertianum</i> L.	–	II	III	IV	I	I	II	He-Ле	Мо	Гр
<i>Geum rivale</i> L.	I	I	III	V	V	I	IV	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Humulus lupulus</i> L.	I	–	II	–	–	IV	–	Че-Ле	Ли	М/Ге
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	–	V	I	V	II	–	I	Че-Ле	Мо	Гр
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	–	–	–	I	II	–	–	Тр-Бл	Кк	Гр/Ге
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	–	–	–	–	I	–	I	Вл-Лу	Кк	М
<i>Lycopus europaeus</i> L.	–	II	I	–	I	I	–	Че-Ле	Ст	Гр/Ге
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	–	I	–	–	I	–	–	Вл-Лу	Нп	Гр
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	III	III	II	II	III	II	II	Тр-Бл	Ст	Ге
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W.	–	–	–	I	II	II	V	Бо-Ле	Дк	М
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	–	–	–	–	I	–	–	Бо-Ле	Кл	Ге
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	–	I	I	I	–	–	–	Че-Ле	Кк	М
<i>Mentha arvensis</i> L.	–	I	–	–	I	–	–	Вл-Лу	Дк	Ге/м
<i>Mercurialis perennis</i> L.	–	–	I	–	–	II	I	He-Ле	Дк	Гр
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	–	–	–	–	I	–	I	Бо-Ле	Пд	К/ге
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	–	I	–	I	I	–	–	Тр-Бл	Дк	Ге/Гр
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	–	–	–	–	–	II	–	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	–	–	–	–	–	–	I	He-Ле	Сп	Гр
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	–	–	–	–	–	–	I	Бо-Ле	Пк	К
<i>Padus avium</i> Mill.	–	–	I	–	–	II	–	He-Ле	Д, К	М
<i>Paris quadrifolia</i> L.	–	–	I	III	V	III	II	He-Ле	Дк	Гр/М
<i>Phalacrologoma annuum</i> (L.) Dumort.	–	I	–	–	–	–	–	Су-Лу	Мо	М
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.)	–	I	–	–	–	–	–	Вл-Лу	Дк	Ге
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex	II	I	–	I	–	II	–	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	–	–	–	II	I	I	IV	Бо-Ле	Д	М/Ге
<i>Poa nemoralis</i> L.	–	–	I	–	–	–	–	He-Ле	Рд	М
<i>Poa palustris</i> L.	–	I	II	–	I	–	–	Вл-Лу	Рд	М/Ге
<i>Poa remota</i> Forsell.	I	I	V	II	–	–	–	Че-Ле	Ст	Ге
<i>Poa trivialis</i> L.	–	–	–	III	–	–	–	Вл-Лу	Дк	Гр/М
<i>Polygonum bistorta</i> L.	I	–	I	I	I	–	–	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Prunella vulgaris</i> L.	–	–	–	–	I	–	–	Су-Лу	Кк	М
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	–	I	–	–	I	I	–	He-Ле	Кк	М
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	–	–	–	–	II	–	II	Бо-Ле	Дк	К/М
<i>Quercus robur</i> L.	–	–	–	–	–	–	I	He-Ле	Д	К/М
<i>Ranunculus repens</i> L.	–	II	II	I	–	I	–	Вл-Лу	Дк	Гр/М
<i>Ribes nigrum</i> L.	I	–	–	–	–	–	–	Че-Ле	К, Дк	Гр/Ге
<i>Rubus idaeus</i> L.	–	II	–	I	–	V	–	Бо-Оп	К	М
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	I	III	IV	II	IV	Бо-Ле	Нп	М
<i>Salix cinerea</i> L.	–	–	–	I	–	–	–	Че-Ле	К	Гр/Ге
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	III	–	–	–	–	–	–	Че-Ле	Дк	Гр/М
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	II	I	I	II	II	I	I	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Solanum dulcamara</i> L.	IV	II	II	III	II	–	I	Че-Ле	Ли	М/Ге

Названия растений	Типы микросайтов							ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5	6	7			
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	–	–	I	I	II	–	II	Бо-Ле	Д	М
<i>Stellaria alsine</i> Grimm	–	–	–	–	–	–	I	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Stellaria holostea</i> L.	–	–	–	–	–	I	–	Не-Ле	Дк	К/М
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	III	III	II	I	III	IV	I	Че-Ле	Дк	Гр/Ге
<i>Trientalis europaea</i> L.	–	–	–	–	–	I	–	Бо-Ле	Дк	М/Гр
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	–	–	–	–	I	–	I	Не-Ле	Д	М
<i>Urtica dioica</i> L.	–	III	I	I	–	–	–	Че-Ле	Дк	Гр/М
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	–	I	–	–	–	–	–	Пр-	Кк	Гр
<i>Veronica longifolia</i> L.	–	–	–	–	I	–	–	Че-Оп	Дк	Гр/Ге
<i>Viburnum opulus</i> L.	–	–	–	–	III	–	I	Не-Ле	К	М
<i>Viola mirabilis</i> L.	–	–	–	–	I	II	II	Не-Ле	Кк	Гр/М

Примечание. Типы микросайтов: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы, 3 – осоковые кочки, 4 – валёж, 5 – «настил» из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые «кочки», 7 – приствольные повышения. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – боровая (бореальная опушечная), Вл-Лу – влажно-луговая, Не-Ле – неморальная лесная, Пр-Во – прибрежно-водная, Су-Лу – сухолуговая, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная. Жизненные формы (ЖФ): Ск – стержнекорневые, Д – деревья, Дк – длиннокорневищные, К – кустарники, Кс – кистекорневые, Кк – короткокорневищные, Кр – корнелуковичные, Кл – клубнелуковичные, Ли – травянистые лианы, Мо – монокарпические малолетники, Нп – наземноползучие, Пк – полукустарнички, Пд – плотнодерновинные, Рд – рыхлодерновинные, Сп – сапрофиты, Ст – столонообразующие. Экобиоморфы (ЭБ): Ге – геломорфные, Гр/ге – гигрогеломорфные, М/ге – мезогеломорфные, К/ге – ксерогеломорфные, Гг – гигроморфные, Гг/м – гигромезоморфные, М – мезоморфные, К/м – ксеромезоморфные, К – ксероморфные. Размер пробных площадок для сосудистых растений – 0.25 м²

Betula pubescens, *Picea abies*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Sorbus aucuparia*. Затем по мере взросления подроста и старения материнского дерева ольхи, основа «кочки» (пьедестал) дряхлеет, загнивает и заменяется молодыми корнями подрастающих деревьев. Так формируются приствольные повышения. Большую часть приствольных повышений занимают наиболее мощные части корневой системы деревьев – «лапы», которые отходят непосредственно от ствола (рис. 4.1.9). «Лапы» приподняты над поверхностью мощной торфяной залежи. Сверху «лапы» перекрыты «каркасом» их поверхностных корней деревьев

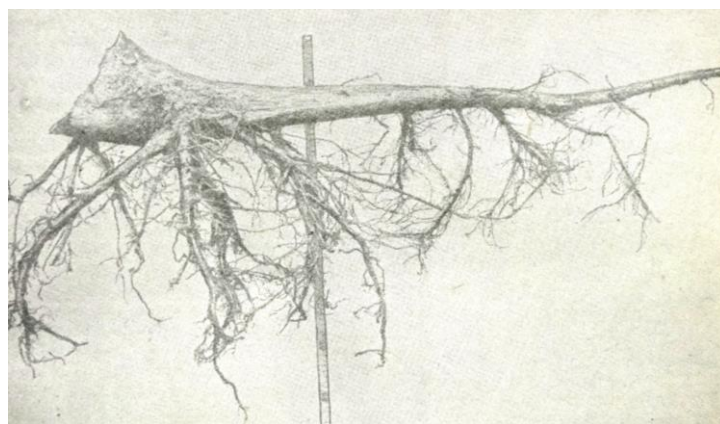


Рисунок 4.1.9 – Еловая «лапа» с горизонтальными и вертикальными корнями (по: Лохов, 1938)

и кустарников. На «каркасе» накапливается опад, который постепенно разлагается и превращается в гумус. По сравнению с другими микросайтами приствольные повышения характеризуются наиболее низким и наиболее устойчивым увлажнением. Для приствольных повышений характерны минимальные значения солевого богатства почв и освещенности. Почвы здесь наиболее кислые. Что касается богатства почв азотом, то его диапазон на

приствольных повышениях наибольший (рис. 4.1.2). Площадь отдельных приствольных повышений – от 3 до 20 м². В черноольшанике доля приствольных повышений незначительна (табл. 4.1.1).

Это связано с тем, что деревья, которые формируют приствольные повышения (*Betula pubescens*, *Picea abies*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*), только недавно начали активно внедряться в черноольшаник. В ельнике на долю приствольных повышений приходится 40% от площади напочвенного покрова. Это определяется тем, что большая часть особей *Betula pubescens* и *Picea abies* стали взрослыми, их корневая система способна сформировать приствольные повышения.

Таблица 4.1.7 – Классы постоянства видов мохообразных и лишайников на разных микросайтах. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012-2013 гг.

Названия растений	Типы микросайтов							ГМС	ЭБ
	1	2	3	4	5	6	7		
Число описаний	11	11	11	11	11	11	11		
D. Ярус мохообразных и лишайников									
Среднее проективное покрытие, %	100	60	100	95	100	95	90		
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.	–	–	–	I	–	IV	II	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Aneura pinquis</i> (L.) Dum. Comm.	–	I	–	–	–	–	–	Эпк, Эпг	Гг/Гд
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.	–	–	–	I	–	–	–	Эпф	М
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	V	V	V	V	V	–	II	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch et al.	–	–	–	–	–	I	–	Эпк, Эпг	М
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr)	–	I	III	II	–	I	–	Эпф, Эпк	М
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	–	IV	–	–	III	I	–	Эпк, Эпг	Гд
<i>Campylidium sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	–	II	–	–	–	–	–	Эпк, Эпг	М
<i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dumort.) Dumort.	–	–	–	–	II	–	–	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Erhr ex Hoffm.) Dumond	–	–	–	–	V	–	–	Эпк, Эпг	Гг
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	IV	IV	I	I	–	–	–	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Cladonia coniocraea</i> (Florke) Spreng.	–	–	I	–	–	–	–	Эпф	К
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	V	I	–	II	V	I	I	Эпк, Эпг	М
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	–	–	I	–	–	–	–	Эпф, Эпк	Гг
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	–	–	–	–	–	–	II	Эпк, Эпг	М
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	–	–	–	–	I	–	II	Эпк, Эпг	М
<i>Eurhynchium anquitiere</i> (Broth.) T.J. Kop	–	II	–	–	–	–	III	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	–	–	–	–	–	I	–	Эпг	Гг/М
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	–	–	III	–	–	–	–	Эпг	Гг/М
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et	–	–	–	–	I	–	I	Эпк, Эпг	М
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	–	–	–	IV	–	–	–	Эпф, Эпк	М
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	–	–	–	–	V	V	–	Эпк, Эпг	М
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson	–	–	III	–	–	–	–	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	II	–	I	–	–	–	–	Эпк, Эпг	Гг
<i>Lophocolea</i> sp.	–	–	–	–	V	V	–	Эпк, Эпг	М
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	II	–	–	I	–	–	–	Эпг	М
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	–	III	–	–	–	–	I	Эпг	М
<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.	–	–	–	–	IV	–	–	Эпг	Гг
<i>Plagiochila porolloides</i> (Torr.ex Nees) Lindenb.	–	–	–	–	V	–	–	Эпк, Эпг	М
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	V	II	III	–	V	I	–	Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	I	V	V	V	–	V	III	Эпф, Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	II	II	III	IV	V	I	I	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	–	–	I	–	–	–	–	Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	I	I	I	II	V	–	–	Эпк, Эпг	Гг
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.	–	–	III	III	–	IV	–	Эпк, Эпг	М
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch et al.	–	–	–	I	–	–	–	Эпф	М
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	–	–	–	–	–	–	III	Эпк, Эпг	М
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	–	–	I	I	–	–	–	Эпк, Эпг	М

Названия растений	Типы микросайтов							ГМС	ЭБ
	1	2	3	4	5	6	7		
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	–	–	–	–	–	V	–	Эпг, Эпк	М
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	–	–	–	–	–	V	I	Эпф, Эпк	К/М
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch et al.	–	–	–	–	–	I	–	Эпф	М
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	–	–	I	I	–	V	–	Эпф, Эпк	К/М
<i>Riccardia pinquis</i> (L.) Gray	II	–	–	–	IV	–	–	Эпк, Эпг	М
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch&Schimp.) T.J.Kop.	I	–	II	–	–	–	–	Эпк, Эпг	Гг
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	II	I	V	V	IV	V	I	Эпк, Эпг	Гг
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.)	–	–	–	–	–	–	I	Эпк, Эпг	М
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	–	–	–	I	–	–	III	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Scapania curta</i> (Mart.) Dumort.	–	–	–	–	–	V	–	Эпк, Эпг	М
<i>Sciurohypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov et Huttunen	–	V	–	–	–	–	I	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Sciurohypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	–	II	–	–	–	–	I	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	–	–	II	–	I	–	–	Эпф	М
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	–	–	–	–	I	–	I	Эпг	Гг
<i>Stereodon pallescens</i> (Hedw.) Mitt.	I	–	–	–	–	–	–	Эпф	М
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A.Jaeger	–	–	–	–	–	–	I	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch et al.	–	–	I	–	–	–	–	Эпг	М

Примечание. Типы микросайтов: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы, 3 – осоковые кочки, 4 – валёж, 5 – «настил» из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые «кочки», 7 – приствольные повышения. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей. Экобиоморфы (ЭБ): Гд – гидроморфные, Гг/Гд – гигрогидроморфные, Гг – гигроморфные, Гг/М – гигромезоморфные, М – мезоморфные, К/М – ксеромезоморфные, К – ксероморфные. Размер пробных площадок для мохообразных – 100 см².

Ординация показала, что приствольные повышения отличаются от других микросайтов, они находятся на противоположном полюсе континуума в крайней левой части диаграммы. К ним примыкают микрогруппировки ольховых «кочек» и «настила». Следует отметить, что микрогруппировки приствольных повышений наиболее контрастны с микрогруппировками переувлажненных почв (рис. 4.1.1).

Микрогруппировки растений на приствольных повышениях существенно отличаются от микрогруппировок других микросайтов. Коэффициент Сьеренсена показывает, что сходство видового состава приствольных повышений с микрогруппировками на переувлажненных торфяных почвах и вывальных ямах составляет лишь 30%, на осоковых кочках только 40%, на ольховых «кочках» – 45%, на валёже – 50%, на «настиле» – 65% (табл. 4.1.8). В отличие от ольховых «кочек», «настила», валёжа, осоковых кочек и западин все показатели видового разнообразия несколько уменьшаются (табл. 4.1.2). На приствольных повышениях доминируют бореальные и неморальные растения. При этом участие черноольховых, травяно-болотных и влажно-луговых видов значительно снижается. Среди бореальных лесных видов здесь впервые отмечена *Orthilia secunda*, среди неморальных лесных – *Neottia nidus-avis*, *Quercus robur*, среди сухолуговых – *Fragaria vesca*. На приствольных повышениях господствуют мезоморфные растения. Появляется ксероморфный представитель (*Orthilia secunda*). Среди сапрофитов впервые отмечена *Neottia nidus-avis*. (табл. 4.1.2, 4.1.6). В спектре жизненных форм по-прежнему доминируют длиннокорневищные виды, но по сравнению с другими микросайтами их доля несколько снижается. В то время как доля деревьев и кустарников увеличивается. В сообществах с избыточным увлажнением почв приствольные повышения, также как ольховые «кочки», «настил», валёж и осоковые кочки, выступают благоприятным местом для возобновления

древесных растений: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus glabra*.

По сравнению с другими микросайтами показатели видовой насыщенности мохообразных минимальны: на одной площадке 100 см² отмечено от 3 до 7 видов, в среднем – 4. Однако видовое богатство и индекс разнообразия Симпсона – на высоком уровне (табл. 4.1.4). На приствольных повышениях содоминируют эпифитные, эпиксильные и эпигейные виды (табл. 4.1.4, 4.1.7). Среди экобиоморф преобладают мезоморфные растения (*Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Eurhynchium angustirete*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphys subpinnatus*, *Thuidium assimile*).

Таблица 4.1.8 – Сходство видового состава сосудистых растений в микрогруппировках в высокотравном ельнике на низинном болоте (%): жирный шрифт – коэффициенты Жаккара без учета обилия, курсив – коэффициенты Сьеренсена

	Переувлажненные торфяные почвы	Вывальные ямы	Осоковые кочки	Валёж	«Настил»	Ольховые «кочки»	Приствольные повышения
Переувлажненные торфяные почвы	–	40	50	40	20	25	20
Вывальные ямы	60	–	50	50	30	35	20
Осоковые кочки	60	70	–	50	35	35	30
Валёж	60	70	70	–	35	40	30
«Настил»	40	45	50	50	–	35	45
Ольховые «кочки»	40	50	50	55	50	–	30
Приствольные повышения	30	30	40	50	65	45	–

* * *

Видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах поддерживается благодаря гетерогенности их пространственной структуры. Микросайты, которые формируют горизонтальную неоднородность сообществ, отличаются между собой по экологическому режиму. По результатам ординации геоботанических описаний видно, что микрогруппировки растений на различных микросайтах формируют континуум (рис. 4.1.1). Микрогруппировки торфяных переувлажненных почв расположены на одном полюсе, а на другом – микрогруппировки на относительно сухих приствольных повышениях. К микрогруппировкам переувлажненных почв примыкают микрогруппировки вывальных ям и осоковых кочек. Микрогруппировки на валёже расположены рядом с микрогруппировками на осоковых кочках и «настиле». К приствольным повышениям примыкают микрогруппировки ольховых «кочек» и «настила».

В результате анализа микросайтов по экологическим шкалам можно отметить некоторые различия по ряду экологических факторов. Так, наибольшие значения увлажнения отмечены для переувлажненных торфяных почв и вывальных ям, наименьшие – для приствольных повышений. При этом менее устойчивое увлажнение характерно для переувлажненных торфяных почв, западин и ольховых «кочек», в то время как наиболее устойчивое увлажнение наблюдается на приствольных повышениях. Степень освещенности снижается в ряду – переувлажненные торфяные почвы – западины – осоковые кочки –

валёж – «настил» – ольховые «кочки» –приствольные повышения. Для валёжа отмечен наибольший диапазон освещенности. Наиболее кислые почвы характерны для приствольных повышений, в то время как переувлажненные почвы характеризуются самым широким диапазоном кислотности. На приствольных повышениях отмечен наибольший диапазон богатства почв азотом, наименьший – на валёже. Переувлажненные торфяные почвы отличаются наибольшими значениями солевого богатства, но его диапазон довольно широкий, наиболее низкие значения наблюдаются на приствольных повышениях (рис. 4.1.2).

Наличие разнообразных микросайтов, которые отличаются между собой по экологическому режиму, обуславливает возможность сосуществования в одном сообществе видов различных эколого-ценотических групп, жизненных форм и экобиоморф. На переувлажненных почвах, западинах, осоковых кочках и валёже преобладают представители черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой эколого-ценотических групп. При этом на осоковых кочках и валёже больше участие неморальных и бореальных растений. На «настиле» преобладают представители неморальной лесной, бореальной лесной и черноольховой групп. На ольховых «кочках» доминируют неморальные лесные, травяно-болотные, бореальные лесные и черноольховые виды. Приствольные повышения наиболее сильно отличаются от других микросайтов: здесь доминируют бореальные и неморальные виды, доля травяно-болотных и влажно-луговых видов резко снижается. Среди жизненных форм на всех микросайтах преобладают длиннокорневищные растения. Однако на приствольных повышениях доля этих растений ниже, чем на других микросайтах. При этом на приствольных повышениях и ольховых «кочках» значительно выше участие видов деревьев и кустарников. В спектре экобиоморф на переувлажненных участках и западинах доминируют различные варианты геломорфных растений. На осоковых кочках и валёже возрастает участие мезоморфных видов. Эта группа видов доминирует на «настиле», ольховых «кочках» и приствольных повышениях. Развитая микросайтная структура поддерживает в сообществе виды мохообразных разной субстратной приуроченности.

Благодаря некоторым микросайтам в сообществе осуществляется устойчивый оборот поколений древесных растений. Так, перегнивающий валёж, осоковые кочки, «настил», ольховые «кочки» и приствольные повышения служат субстратом для приживания проростков и развития молодого поколения деревьев. Выпадающие стволы старых деревьев представляют собой следующую генерацию валёжа. Кроме того микросайты образуют вложенные мозаики. Например, разлагающиеся колоды могут находиться как на переувлажненных торфяных почвах, так и на «настиле», приствольных повышениях. Осоковые кочки могут развиваться на переувлажненном субстрате, перегнивающем валёже, «настиле», а также на приствольных повышениях.

4.2. Микросукцессии на микросайтах

Микрогруппировки, развивающиеся на микросайтах, подвержены динамике: с течением временем одни микрогруппировки сменяются другими, так происходят микросукцессии (Работнов, 1992). Микросукцессии (от греч. *micros* – маленький, малый и лат. *сукцессия*) – сукцессии микрогруппировок внутри фитоценоза, связанные с самовосстановительным процессом фитоценоза и прочими формами динамики микрогруппировок (Миркин и др., 1989). Благодаря микросукцессиям в сообществах создаются возможности для совместного существования большого числа видов растений, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности (Уланова, 1981; Горнов, 2010). В работе удалось проследить микросукцессии на валёже и на осоковых кочках (Евстигнеев и др., 2012, 2013). Ниже приводится описание этих микросукцессионных смен и оценивается их роль в поддержании биологического разнообразия сообществ.

4.2.1. Микросукцессии на валёже

Для растительных микрогруппировок, формирующихся на валёже, свойственны микросукцессии (McCullough, 1948; Zielonka, Piatek, 2004; Кушневская, 2012). В развитии микрогруппировок растений на валёже выделено пять стадий. Ординация геоботанических описаний микрогруппировок растений показала, что микрогруппировки на валёже разных стадий разложения образуют континуум. Первая и последняя стадии расположены на противоположных частях диаграммы, в центре находятся промежуточные стадии развития микрогруппировок (рис. 4.2.1).

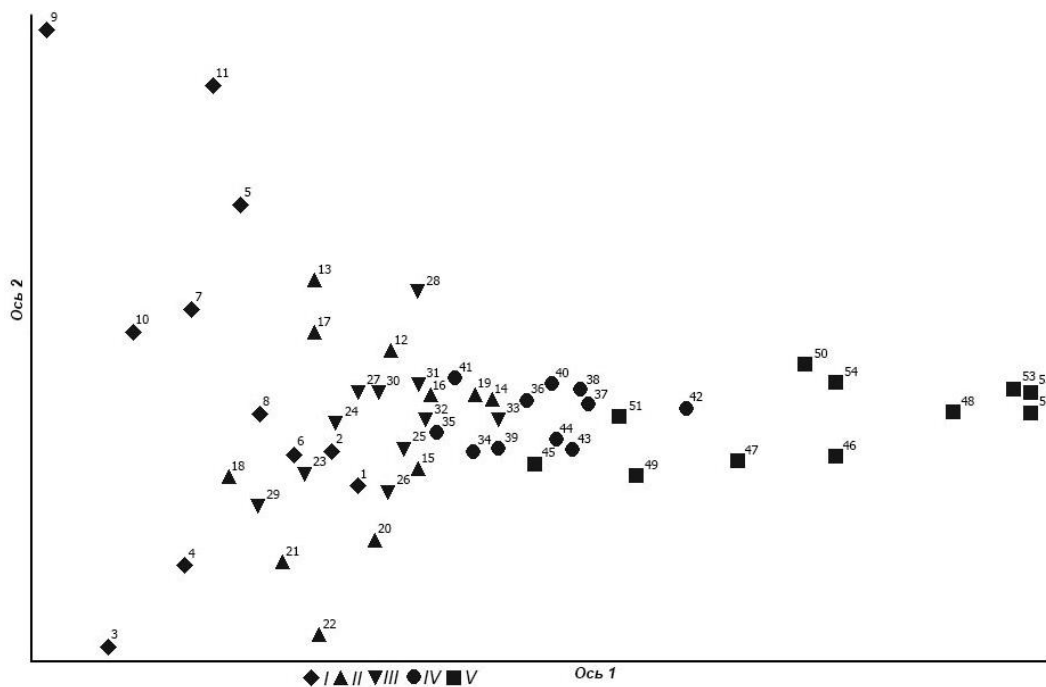


Рисунок 4.2.1 – Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на валёже разных стадий разложения в осях наибольшего варьирования флористического состава

Стадии развития микрогруппировок: I – первая стадия, II – вторая стадия, III – третья стадия, IV – четвертая стадия, V – пятая стадия

Первая стадия. К этой стадии относится валёж, у которого началась деструкция: древесина на нижней стороне колоды становится рыхлой, поскольку здесь поселяются пионерные грибы-ксилотрофы; кора частично отслаивается; ветви, поддерживающие упавшую колоду, подгнивают и ломаются. Продолжительность стадии от 3 до 5 лет. На одном гектаре изучаемого ельника встречено 40 валёжин первой стадии разложения с общей площадью 91 м² (табл. 4.2.1). Согласно ординации геоботанических описаний микрогруппировки первой стадии расположены в крайней левой части диаграммы (рис. 4.2.1).

На этой стадии в микрогруппировках растений доминируют мохообразные. Они благодаря обильному спороношению и активному вегетативному разрастанию первыми осваивают субстрат валёжины. Среди мохообразных чаще встречаются эпифиты, которые предпочитают селиться на коре живых деревьев и кустарников (*Orthotrichum obtusifolium*, *Ptilidium pulcherrimum*, а также виды, которые могут развиваться и на свежееупавшем валёже (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Hypnum cupressiforme* и *Radula complanata*. (табл. 4.2.2, 4.2.4).

Таблица 4.2.1 – Характеристика валёжа в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. 2012 г.

Характеристики валёжа	Стадии разложения валёжа и развития микрогруппировок				Всего
	1	2	3	4	
Число валёжин на га	40	39	47	46	172
Площадь валёжин, м ² /га	91	70	78	64	303
Доля площади валёжин, %	0.91	0.70	0.78	0.64	3.03

Примечание. Учитывали валёж не менее 15 см диаметра в его основании. Долю площади валёжин рассчитывали от площади почвенного покрова (1 га)

Участие сосудистых растений минимально. Их покрытие около 1%. На учетных площадках отмечено от 1 до 5 видов. Все сосудистые растения представлены, как правило, проростками и ювенильными особями. Среди деревьев чаще встречаются мезогеломорфные виды: *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*. Травы относятся к разным вариантам геломорфных (*Cirsium oleraceum*, *Epilobium palustre*, *Galium palustre*, *Geum rivale*), гигроморфных (*Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*) и мезоморфных (*Angelica sylvestris*, *Dryopteris carthusiana*, *Festuca gigantea*, *Urtica dioica*) растений. Начиная с первой стадии, сосудистые растения представляют практически все варианты жизненных форм и эколого-ценотических групп, которые встречаются на валёже (табл. 4.2.3, 4.2.4).

Вторая стадия (прил. IV.5). Ствол полностью опускается на землю и начинается интенсивная деструкция валёжа: кора сохраняется только частично, древесина упавшего ствола легко расслаивается и становится рыхлой, на верхней стороне колоды начинается гумификация. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре изучаемого сообщества встречено 39 валёжин второй стадии разложения с общей площадью 70 м² (табл. 4.2.1). Ординация описаний показала, что микрогруппировки растений второй стадии разложения примыкают справа к микрогруппировкам первой стадии (рис. 4.2.1).

На этой стадии в микрогруппировках растений наибольшее участие характерно также для мохообразных. Они благодаря разнообразным способам вегетативного размножения и разрастания покрывают плотным «чехлом» практически весь валёж. Среди мохообразных господствуют эпиксилы, которые чаще селятся на перегнивающей древесине: *Brachythecium rivulare*, *B. salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Platygyrium repens*, *Rhizomnium punctatum* и др. Разнообразие мохообразных достигает максимальных значений, что проявляется в высоких показателях видового богатства и индекса Симпсона (табл. 4.2.2). Это связано с тем, что покрытие сосудистых растений небольшое, их затенение и опад не препятствуют развитию мохообразных. Кроме того, мохообразные на первых этапах развития микрогруппировок избавлены от конкуренции с видами яруса трав за элементы минерального питания.

Таблица 4.2.2 – Характеристика разнообразия видов мохообразных на разных стадиях развития микрогруппировок на валёже. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012 г.

Показатели	Стадии развития микрогруппировок				
	1	2	3	4	5
Число площадок	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия					
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	3.8±0.26	5.0±0.33	5.6±0.43	5.7±0.36	4.3±0.47
Диапазон числа видов на площадках	2-5	4-7	3-8	4-8	2-7
Число видов на 11 площадках	11	15	13	11	9
Индекс разнообразия Симпсона	8.0	11.5	9.0	8.4	7.0
Число видов (и доля в %) разных групп по субстрату на 11 площадках по 100 см²					
Эпифиты	3 (27.3)	1 (6.7)	1 (7.7)	-	-
Эпифиты, эпиксилы	4 (36.3)	5 (33.3)	3 (23.1)	1 (9.1)	-
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	2 (18.2)	2 (13.3)	1 (7.7)	2 (18.2)	2 (22.2)
Эпиксилы, эпигеи	2 (18.2)	7 (46.7)	8 (61.5)	7 (63.5)	5 (55.6)
Эпигеи	-	-	-	1 (9.1)	2 (22.2)
Число видов (и доля в %) разных экобиотипов на 11 площадках по 100 см²					
Ксероморфные	2 (18.2)	-	-	-	-
Ксеромезоморфные	2 (18.2)	1 (6.7)	1 (7.7)	-	-
Мезоморфные	4 (36.3)	9 (60.0)	6 (46.1)	5 (45.4)	2 (22.2)
Гигромезоморфные	2 (18.2)	3 (20.0)	4 (30.8)	4 (36.4)	5 (55.6)
Гигроморфные	1 (9.1)	2 (13.3)	2 (15.4)	2 (18.2)	2 (22.2)
<i>Примечание.</i> Размер пробных площадок – 100 см ² . M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней					

По сравнению с предыдущей стадией показатели видового разнообразия сосудистых растений возрастают в два раза: на площадке встречается в среднем восемь видов (табл. 4.2.3). Среди бореальных и боровых растений обнаружены *Betula pubescens*, *Circaea alpina*, *Dryopteris carthusiana*, *Picea abies*, *Rubus idaeus* и *R. saxatilis*, среди неморальных – *Corylus avellana*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum* и *Viola mirabilis*, а среди влажно-луговых – *Filipendula ulmaria*, *Galium rivale* и *Poa trivialis*. При этом доминирующие позиции в микрогруппировках занимают виды черноольховой группы: *Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Poa remota*, *Salix cinerea* и *Solanum dulcamara*. Начинают преобладать длиннокорневищные и столонообразую-

щие растения: *Cardamine amara*, *Carex acuta*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Filipendula ulmaria*, *Poa remota*, *Rubus saxatilis* и *Scutellaria galericulata* (табл. 4.2.4).

Третья стадия (прил. IV.5). Древесина полностью деструктирована: легко крошится и окрашена в бурый цвет. Гумификация охватывает значительную часть колоды. Длительность стадии от 4 до 8 лет. На одном гектаре рассматриваемого ельника встречено 47 валёжин третьей стадии разложения с общей площадью 78 м² (табл. 4.2.1). Благодаря ординации видно, что растительные микрогруппировки третьей стадии смещаются к центру диаграммы, при этом они расположены справа от микрогруппировок второй стадии (рис. 4.2.1).

Таблица 4.2.3 – Характеристика разнообразия видов сосудистых растений на разных стадиях развития микрогруппировок на валёже. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012 г.

Показатели	Стадии развития микрогруппировок				
	1	2	3	4	5
Число площадок	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия					
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	3.4±0.41	8.0±0.73	15.5±0.34	12.5±0.56	6.6±0.47
Диапазон числа видов на площадках	1-5	5-13	14-17	10-15	4-9
Число видов на 11 площадках	14	29	42	42	20
Индекс разнообразия Симпсона	9.6	21.1	28.7	32.0	14.5
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 11 площадках по 0,25 м²					
Бореальная лесная	2 (14.3)	5 (17.2)	6 (14.3)	4 (9.5)	-
Боровая (бореальная опушечная)	-	1 (3.5)	1 (2.4)	1 (2.4)	-
Неморальная лесная	4 (28.6)	4 (13.8)	4 (9.5)	5 (11.9)	-
Влажно-луговая	1 (7.1)	3 (10.3)	7 (16.7)	6 (14.3)	1 (5.0)
Травяно-болотная	2 (14.3)	4 (13.8)	9 (21.4)	10 (23.8)	10 (50.0)
Черноольховая лесная и опушечная	5 (35.7)	12 (41.4)	15 (35.7)	16 (38.1)	9 (45.0)
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 11 площадках по 0,25 м²					
Стержнекорневые	1 (7.1)	1 (3.4)	2 (4.8)	2 (4.8)	-
Плотнoderновинные	1 (7.1)	-	1 (2.4)	1 (2.3)	1 (5.0)
Монокarpические малолетники	2 (14.3)	2 (6.9)	2 (4.8)	2 (4.8)	-
Лианы полукустарничковые и травянистые	-	2 (6.9)	1 (2.4)	2 (4.8)	2 (10.0)
Деревья, кустарники	3 (21.5)	6 (20.7)	5 (11.9)	5 (11.9)	1 (5.0)
Короткокорневищные	2 (14.3)	5 (17.3)	6 (14.3)	10 (23.8)	1 (5.0)
Рыхлодерновинные	1 (7.1)	2 (6.9)	3 (7.1)	1 (2.3)	2 (10.0)
Длиннокорневищные и столонообразующие	4 (28.6)	11 (37.9)	22 (52.3)	19 (45.3)	13 (65.0)
Число видов (и доля в %) разных экоморф на 11 площадках по 0,25 м²					
Ксеромезоморфные	-	1 (3.5)	-	-	-
Мезоморфные	3 (21.4)	4 (13.8)	8 (19.1)	9 (21.4)	-
Гигромезоморфные	2 (14.3)	3 (10.3)	5 (11.9)	4 (9.5)	1 (5.0)
Гигроморфные	2 (14.3)	3 (10.3)	3 (7.1)	3 (7.1)	-
Ксерогеломорфные	1 (7.2)	1 (3.5)	3 (7.1)	2 (4.8)	2 (10.0)
Мезогеломорфные	3 (21.4)	8 (27.6)	10 (23.8)	10 (23.8)	4 (20.0)
Гигрогеломорфные	1 (7.1)	4 (13.8)	5 (11.9)	8 (19.1)	7 (35.0)
Геломорфные	2 (14.3)	5 (17.2)	8 (19.1)	6 (14.3)	6 (30.0)

Примечание. Размер пробных площадок – 0.25 м². M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

По сравнению с предыдущей стадией в микрогруппировках растений покрытие мохообразных снижается до 70%. Значения некоторых показателей видового разнообразия (видовое богатство, индекс Симпсона) уменьшаются. На этой стадии одна группа мохообразных исчезает (*Amblystegium serpens*, *Platygyrium repens*), а другая – уменьшает встречаемость и покрытие (*Brachythecium salebrosum* и *Radula complanata*). Это преимущественно мохообразные, относящиеся к ксеромезофитам и ксерофитам, большая часть из которых

относится к эпифитам. К третьей группе относятся мохообразные, увеличивающие свое участие в микрогруппировках (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium laetum* и *Rhizomnium punctatum*), а также виды, которые появляются впервые (*Sanionia uncinata*, *Plagiomnium undulatum*). Подавляющее большинство растений третьей группы – эпиксилы, которые относятся к гигромезофитам и гигрофитам (табл. 4.2.2, 4.2.4).

Сосудистые растения покрывают половину колоды. Их видовое богатство и видовая насыщенность достигают максимальных значений: в микрогруппировках встречено 42 вида, а на площадках насчитывается в среднем 16 видов. Пополняется видовой состав всех эколого-ценотических групп. Так, среди травяно-болотных видов появляются сеянцы *Agrostis stolonifera* и *Carex riparia*, *Thelypteris palustris*, среди влажно-луговых видов – *Coccyganthe flos-cuculi*, *Deschampsia cespitosa*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus repens*, среди неморальных – *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, черноольховых – *Eupatorium cannabinum*, *Lysimachia vulgaris*, *Melandrium dioicum*, *Myosotis palustris*, среди бореальных – *Maianthemum bifolium*. Существенно расширяется видовой состав длиннокорневищных и столонообразующих видов за счет *Carex riparia*, *Lysimachia vulgaris*, *Thelypteris palustris* и др. (табл. 4.2.3, 4.2.4).

Четвертая стадия. От упавшего ствола остался только земляной вал. Большая часть разложившейся колоды слабо отличима от гумусового горизонта, только верхний слой иногда имеет консистенцию слежавшейся подстилки. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре сообщества встречено 46 валёжин четвертой стадии разложения с общей площадью 64 м² (табл. 4.2.1). Согласно ординации геоботанических описаний видно, что микрогруппировки этой стадии расположены в центральной части диаграммы, при этом слева от них находятся микрогруппировки третьей стадии (рис. 4.2.1).

Синузия мохообразных деградирует: проективное покрытие снижается до 30%, уменьшаются показатели видового богатства и индекса Симпсона. Это связано с тем, что ярус мохообразных не выдерживает угнетающего влияния сосудистых растениями. Исчезает часть эпифитов: *Anomodon longifolius*, *Brachythecium salebrosum* и *Radula complanata*. Большая часть мохообразных представлена видами, которые могут жить и на валёже, и на переувлажненном торфяно-перегнойном субстрате: *Brachythecium rivulare*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiothecium laetum*, *Rhizomnium punctatum* и др. Эти виды – исключительно гигрофиты и мезофиты (табл. 4.2.2, 4.2.4).

Участие синузии трав в микрогруппировках максимально: проективное покрытие достигает 80%. При этом показатели видового разнообразия сохраняются на высоком уровне. Насыщенность эколого-ценотических групп видами максимальна. По числу видов преобладают черноольховые растения. Из них на валёже появляются сеянцы *Ribes nigrum* и *Thyselium palustre*, из группы травяно-болотных видов – *Caltha palustris*, *Carex cespitosa*, *Dryopteris cristata* и *Ligularia sibirica*, из неморальных – *Asarum europaeum* и *Mercurialis*

perennis, а из бореальных – *Sorbus aucuparia*. Также как и на предыдущих стадиях в спектре жизненных форм господствуют длиннокорневищные растения, а в спектре экобиоморф более половины принадлежит разным вариантам геломорфных растений (табл. 4.2.3, 4.2.4).

Пятая стадия. На заключительной стадии земляной вал полностью сглаживается. Это обычно случается на 15-25 год после появления валёжины. Экологический режим не отличим от торфяно-перегнойных почв. Переувлажненность субстрата затрудняет доступ кислорода в почву. Известно, что это нарушает дыхание и синтезирующую деятельность корней, препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв (Скворцова и др., 1983). Длительность стадии – до появления на этом месте свежего валёжа. Ординация показала, что микрогруппировки заключительной стадии находятся на противоположном полюсе континуума – в центральной и правой частях диаграммы. Слева от них сосредоточены микрогруппировки предыдущей четвертой стадии (рис. 4.2.1).

На торфяно-перегнойном субстрате под затеняющим ярусом трав покрытие мохообразных минимально – не более 20%. Показатели видового разнообразия на низком уровне. Большая часть видов исчезает из микрогруппировок (*Hypnum cupressiforme*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiothecium laetum*, *Sanionia uncinata*), у некоторых – уменьшается встречаемость и покрытие (*Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Rhizomnium punctatum*). Только два новых вида появляется в группировках: *Plagiomnium affine* и *P. medium*. Также как и на предыдущем этапе преобладают эпиксильные и эпигейные бриофиты, большая часть которых относится к гигрофитам (табл. 4.2.2, 4.2.4).

Из-за напряженных экологических условий показатели видового разнообразия сосудистых растений уменьшаются более чем в два раза. Преобладание в синузии трав переходит от черноольховых к травяно-болотным видам. Характерные виды переувлажненных торфяно-перегнойных почв – длиннокорневищные (*Cardamine amara*, *Carex acuta*, *C. riparia*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus*, *Thelypteris palustris*) и столонообразующие растения (*Chrysosplenium alternifolium*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*), большая часть которых относится к гелофитам (табл. 4.2.3, 4.2.4). Длинные корневища и столоны помогают растениям «убегать» от воды на повышения микрорельефа, где выше аэрация. К таким микроповышениям относятся валёж разной степени разложения, «тела» кочкообразующих осок, вывороты корневой системы и прикомлевые возвышения деревьев. У многих видов переувлажненного субстрата в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани (*Carex acuta*, *C. riparia*, *Phragmites australis* и *Cardamine amara*). У *Carex cespitosa* формируются кочки с тонкими «воздушными» корнями. Известно, что «воздушные» корни в отличие от почвенных не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию (Алексеев, 1996). Следует отметить, что на этой стадии развития из-за переувлажненности субстрата отсут-

ствуется семенное пополнение микрогруппировок. Большая часть растений размножается вегетативно. У растений, которые не способны к активному вегетативному разрастанию (например, *Carex cespitosa* и *C. elongata*), проростки появляются обычно на валёже. Затем повзрослевшие особи, после перегнивания колоды, оказываются на переувлажненном субстрате.

Таблица 4.2.4 – Классы постоянства видов на разных стадиях развития микрогруппировок растений на валёже. Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012 г.

Названия растений	Стадии развития микрогруппировок					ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5			
Число описаний	11	11	11	11	11			
С. Ярус трав и кустарничков								
Среднее проективное покрытие, %	1	10	50	80	80			
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	-	-	III	-	I	Тр-Бл	Рд, Нп	М/Ге
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	V	V	V	IV	-	Че-Ле	Д	М/Ге
<i>Angelica sylvestris</i> L.	I	I	IV	III	-	Че-Оп	Ск	М
<i>Asarum europaeum</i> L.	-	-	-	I	-	Не-Ле	Дк	М
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	-	I	I	-	-	Че-Ле	Кк	Гр
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	III	II	IV	-	-	Бо-Ле	Д	М/Ге
<i>Caltha palustris</i> L.	-	-	-	I	III	Тр-Бл	Кс	Гр/Ге
<i>Cardamine amara</i> L.	-	III	V	IV	II	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Carex acuta</i> L.	-	I	I	III	II	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Carex cespitosa</i> L.	-	-	-	I	I	Тр-Бл	Пд	Ге
<i>Carex digitata</i> L.	I	-	-	-	-	Не-Ле	Пд	К/Ге
<i>Carex elongata</i> L.	-	I	I	III	I	Че-Ле	Рд	Ге
<i>Carex riparia</i> Curt.	-	-	I	-	II	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	-	III	II	III	I	Че-Ле	Дк	Гр/Ге
<i>Circaea alpina</i> L.	-	I	I	-	-	Бо-Ле	Ст	Ге
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	I	II	III	IV	I	Че-Оп	Дк	Ге
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Ск	М
<i>Convallaria majalis</i> L.	-	-	I	-	-	Не-Ле	Дк	М
<i>Corylus avellana</i> L.	-	I	-	-	-	Не-Ле	К	К/М
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	-	II	V	III	-	Че-Ле	Кк	М/Ге
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	-	-	I	-	-	Вл-Лу	Пд	К/Ге
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	II	IV	V	III	-	Бо-Ле	Кк	М
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	-	-	-	I	-	Тр-Бл	Кк	Гр/Ге
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	-	-	-	I	-	Не-Ле	Кк	М
<i>Epilobium palustre</i> L.	I	-	I	-	-	Тр-Бл	Ст	Ге
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	-	-	I	I	-	Че-Оп	Дк	М/Ге
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	I	I	II	-	-	Не-Ле	Рд	Гр/М
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	I	I	III	II	Вл-Лу	Дк	М/Ге
<i>Galium palustre</i> L.	I	I	-	III	III	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Geranium robertianum</i> L.	II	IV	V	III	-	Не-Ле	Мо	Гр
<i>Geum rivale</i> L.	I	III	V	IV	-	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Humulus lupulus</i> L.	-	I	-	I	I	Че-Ле	Ли	М/Ге
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	II	III	V	II	-	Че-Ле	Мо	Гр
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	-	-	-	I	-	Тр-Бл	Кк	Гр/Ге
<i>Lycopus europaeus</i> L.	-	-	-	-	I	Че-Ле	Ст	Гр/Ге
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	-	-	I	III	II	Тр-Бл	Ст	Ге
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	I	-	-	Бо-Ле	Дк	М
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	-	-	I	I	-	Че-Ле	Кк	М
<i>Mercurialis perennis</i> L.	-	-	-	I	-	Не-Ле	Дк	Гр
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	-	-	II	-	-	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге

Названия растений	Стадии развития микрогруппировок					ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5			
<i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	III	II	-	He-Ле	Дк	Гр/М
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	-	-	I	II	III	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	-	I	II	I	-	Бо-Ле	Д	М/Ге
<i>Poa remota</i> Forsell.	-	I	II	I	-	Че-Ле	Ст	Ге
<i>Poa trivialis</i> L.	-	II	IV	I	-	Вл-Лу	Дк	Гр/М
<i>Polygonum bistorta</i> L.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Populus tremula</i> L.	I	-	-	-	-	He-Ле	Д	М
<i>Ranunculus repens</i> L.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Дк	Гр/М
<i>Ribes nigrum</i> L.	-	-	-	I	I	Че-Ле	К, Дк	Гр/Ге
<i>Rubus idaeus</i> L.	-	I	I	I	-	Бо-Оп	К	М
<i>Rubus saxatilis</i> L.	-	II	IV	II	-	Бо-Ле	Ст	М
<i>Salix cinerea</i> L.	-	I	I	-	-	Че-Ле	К	Гр/Ге
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	-	-	-	-	V	Че-Ле	Дк	Гр/М
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	-	I	I	I	I	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Solanum dulcamara</i> L.	-	II	IV	II	IV	Че-Ле	Пк, Ли	М/Ге
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	-	-	I	-	Бо-Ле	Д	М
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	-	-	I	II	V	Че-Ле	Дк	Гр/Ге
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	-	-	-	I	-	Че-Ле	Кк	М/Ге
<i>Urtica dioica</i> L.	I	-	II	I	-	Че-Ле	Дк	Гр/М
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	I	-	-	-	He-Ле	Кк	Гр/М

Д. Ярус мохообразных и лишайников

Среднее проективное покрытие, %	20	95	70	30	20	ГМС	ЭБ
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G.	V	III				Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.		I	I			Эпф	М
<i>Brachythecium rivulare</i> B.S.G.		III	V	V	V	Эпк, Эпг	Гр/М
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) B.S.G.	IV	IV	I			Эпф, Эпк	М
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout				I	III	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Cladonia coniocraea</i> (Florke) Spreng.	I					Эпф	К
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr		I	I	I	II	Эпк, Эпг	М
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.		I				Эпф, Эпк	Гр
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.		I				Эпк, Эпг	М
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	III	II	II	IV		Эпф, Эпк	М
<i>Marchantia polymorpha</i> L.				III		Эпг	М
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	II					Эпф	К
<i>Plagiomnium affine</i> (Bland.) T. Kop.					V	Эпг	Гр/М
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.	II	V	V	V	II	Эпф, Эпк, Эпг	Гр/М
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T. Kop.	I	I	III	I	II	Эпк, Эпг	Гр/М
<i>Plagiomnium medium</i> (B.S.G.) T. Kop.					III	Эпг	Гр/М
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.			I	III	I	Эпк, Эпг	Гр
<i>Plagiothecium laetum</i> B.S.G.		II	IV	III		Эпк, Эпг	М
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) B.S.G.	I	III				Эпф, Эпк	М
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		I	I			Эпк, Эпг	М
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G. Web) Vain.	I					Эпф	К/М
<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.	III	II	I			Эпф, Эпк	К/М
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T. Kop.	I	III	V	V	I	Эпк, Эпг	Гр
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske			II	I		Эпк, Эпг	Гр/М

Примечание. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – боровая (бореальная опушечная), Вл-Лу – влажно-луговая, He-Ле – неморальная лесная, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная. Жизненные формы (ЖФ): Ск – стержнекорневые, Д – деревья, Дк – длиннокорневищные, К – кустарники, Кс – кистекорневые, Кк – короткокорневищные, Ли – травянистые лианы, Мо – монокарпические малолетники, Нп – наземноползучие, Пд – плотнодерновинные, Пк – полукустарнички, Рд – рыхлодерновинные, Ст – столонообразующие. Экобиоморфы (ЭБ): Ге – геломорфные, Гр/Ге – гигрогеломорфные, М/Ге – мезогеломорфные, К/Ге – ксерогеломорфные, Гр – гигроморфные, Гр/М – гигромезоморфные, М – мезоморфные, К/М – ксеромезоморфные. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей. Размер пробных площадок для сосудистых растений – 0.25 м², для мохообразных – 100 см²

Валёж различной степени разложения и микрогруппировки растений, развивающиеся на нем, можно расценивать как последовательные стадии микросукцессии. В высоко-травных ельниках на низинных болотах благодаря этим микросукцессиям складываются условия для совместного произрастания большого числа видов сосудистых растений и мохообразных, различающихся между собой по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

Виды синузии мохообразных благодаря различным способам вегетативного размножения, включая спороношение, а также вследствие активного разрастания, господствуют на первых стадиях развития микрогруппировок. Другими словами, мохообразные – это пионеры в освоении валёжа. По мере поселения и разрастания на валёже сосудистых растений участие мохообразных в микрогруппировках уменьшается, а также меняется соотношение их экологических групп по числу видов. Так, валёж на первых стадиях разложения поддерживает в составе синузии мохообразных эпифитные виды, которые относятся к разным группам ксерофитов, на промежуточных – эпиксильные виды, представленные разными группами мезофитов, а на конечных – эпигейные виды, относящиеся к разным группам гигрофитов.

В отличие от мохообразных сосудистые растения господствующее положение в микрогруппировках на валёже достигают на промежуточных и конечных стадиях микросукцессий. Это определяется тем, что они не столь быстро заселяют валёж и развиваются медленнее мохообразных. Сосудистые растения активно внедряются в микрогруппировки после того как мохообразные плотным чехлом покроют весь валёж и обеспечат его интенсивное разложение. Видимо, моховой покров создает благоприятные условия для прорастания сосудистых растений и способствует закреплению их семян на валёже. По мере разложения валёжа и развития микрогруппировок участие мезофитов уменьшается, а гелофитов возрастает. На валёже начальных и промежуточных стадий представлены растения разных эколого-ценотических групп: здесь встречаются неморальные, бореальные, боровые и влажно-луговые виды растений, которые не свойственны лесным сообществам на болотах. Тогда как на конечных стадиях развития микрогруппировок абсолютное доминирование принадлежит черноольховым и травяно-болотным растениям. Следует отметить, что длиннокорневищные и столонообразующие растения преобладают на всех стадиях развития микрогруппировок. Однако на первых и промежуточных этапах создаются благоприятные условия для развития видов растений и других жизненных форм. Кроме того, валёж – благоприятный субстрат для приживания семенного поколения всех без исключения видов растений, характерных для низинных болот.

Стареющие и выпадающие стволы *Picea abies*, *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*, а также других видов деревьев, непрерывно создают новые микросайты в виде валёжа, на

которых формируются очередные микрогруппировки. Таким образом, устойчивый оборот поколений в популяциях деревьев – одно из необходимых условий для поддержания видового разнообразия высокотравных ельников на низинных болотах.

4.2.2. Микросукцессии на осоковых кочках

Для растительных микрогруппировок (микроценозов), формирующихся на осоковых кочках, свойственны микросукцессии. Развитие микрогруппировок рассмотрим на примере осоки дернистой (*C. cespitosa*). Она доминирует в ельнике, поскольку обладает большей теневыносливостью, чем другие виды кочкообразующих осок (Цыганов, 1983). В развитии микрогруппировок растений на кочках выделено четыре этапа: 1) микрогруппировки молодых кочек, 2) микрогруппировки зрелых кочек, 3) микрогруппировки старых кочек, 4) микрогруппировки участков болота между кочками (фоновые). По биологическому возрасту молодые кочки соответствуют g_1 -растениям, зрелые – g_2 , а старые – g_3 . Экологические различия между осоковыми кочками и участками болота между ними настолько существенны, что ординация описаний микрогруппировок растений четко отделила кочки от заболоченных участков. Геоботанические описания кочек всех стадий развития расположены преимущественно в центральной части рисунка, а участки между кочками – в правой средней части (рис. 4.2.2).

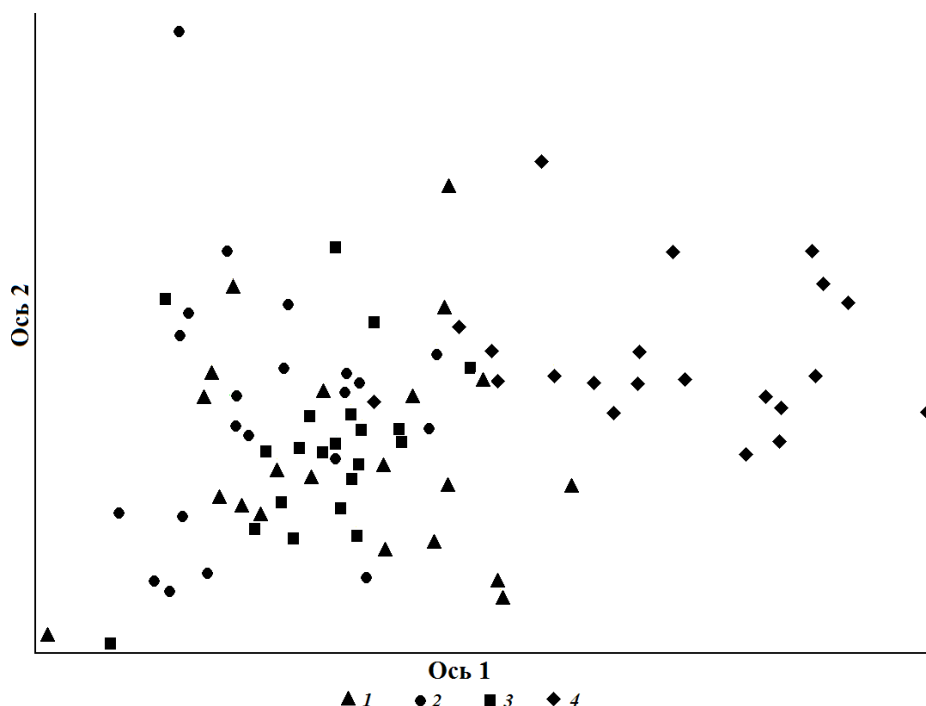


Рисунок 4.2.2 – Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на кочках *Carex cespitosa* разных стадий развития в осях наибольшего варьирования флористического состава

Стадии развития микрогруппировок: 1 – молодые кочки, 2 – зрелые кочки, 3 – старые кочки, 4 – участки между кочками

Первый этап – микрогруппировки на молодых кочках. У *Carex cespitosa* молодые кочки характеризуются плотным «телом» цилиндрической формы. Они быстро растут по высоте благодаря раздвинутым (по вертикали) друг от друга узлам кушения смежных

лет (рис. 4.2.3, 1). Длина годовых приростов корневищ 3-5 см (Куркин, 1954). Размеры кочек небольшие: высота около 10 см, а площадь чуть больше 300 см² (табл. 4.2.6). Отмершие корни и корневища в «теле» молодой кочки практически отсутствуют. На 120 м² рассматриваемого сообщества насчитывается 14 молодых генеративных кочек. Они занимают 0.2% от площади болота (табл. 4.2.5).

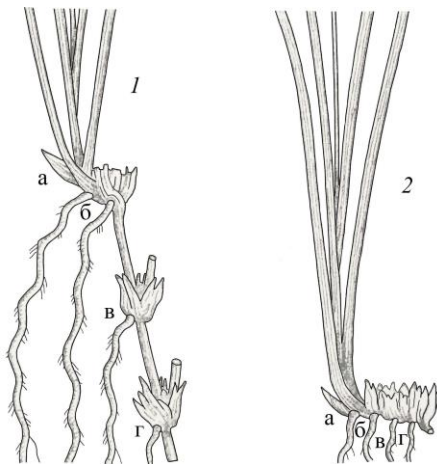


Рисунок 4.2.3 – Вертикальные корневища, извлеченные из молодой (1) и зрелой (2) кочек *Carex cespitosa*
а – узлы кушения 1948 г.; б – 1947 г.; в – 1946 г.; г – 1945 г. (по: Куркин, 1954)

Для молодой кочки характерна высокая плотность её генеративных и вегетативных побегов, которые формируют сомкнутую «крону». Среди густых побегов кочки селится ограниченное число видов сосудистых растений. Их покрытие не бывает больше 10%. Показатели видового богатства и видовой насыщенности отличаются минимальными значениями (табл. 4.2.7). Однако относительно благоприятный экологический режим (отсутствие переувлажненности и меньшая переменность увлажнения) позволяют селиться на кочках видам, которые не свойственны низинным болотам: из бореальных видов здесь отмечен *Dryopteris carthusiana*, а из неморальных встречены *Asarum europaeum*, *Elymus caninus* и *Geranium robertianum*. Из влажно-луговых видов найдены *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Poa palustris* и *Polygonum bistorta*, а из травяно-болотных – *Cardamine amara*, *Carex acuta* и *Galium palustre*. Наибольшим числом видов отличается болотная черноольховая группа, которую представляют *Angelica sylvestris*, *Carex elongata*, *Cirsium oleraceum*,

Таблица 4.2.5 – Численность и площадь осоковых кочек (*Carex cespitosa*) разных онтогенетических состояний в высокотравном ельнике

Характеристики осоковых кочек	Онтогенетические состояния осоковых кочек			Всего
	g_1	g_2	g_3	
Число осоковых кочек на 120 м ²	14	6	56	76
Площадь осоковых кочек на 120 м ² , м ²	0.18	0.23	6.45	6.87
Доля площади осоковых кочек от 120 м ² , %	0.2	0.2	5.4	5.8
<i>Примечание.</i> g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки				

Таблица 4.2.6 – Некоторые характеристики кочек *Carex cespitosa*, которые находятся на разных онтогенетических состояниях

Характеристики		Онтогенетические состояния осоковых кочек		
		g_1	g_2	g_3
Число измерений	N	21	21	21
Высота кочек, см	$M \pm m_M$	13 $\pm$ 0.9	22 $\pm$ 0.5	22 $\pm$ 1.0
	σ	4.2	2.4	4.8
	min	6	18	12
	max	21	27	28
Площадь поверхности «тела» кочек, см ²	$M \pm m_M$	134 $\pm$ 18.4	390 $\pm$ 27.9	1151 $\pm$ 194.8
	σ	84.3	128.0	892.8
	min	38	201	208
	max	314	707	3441

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, N – объем выборки, M – среднее значение, m_M – ошибка среднего, σ – среднее квадратичное отклонение, min – минимальное значение, max – максимальное значение

Crepis paludosa, *Poa remota* и др. (табл. 4.2.9). Все растения, поселившиеся на молодых кочках, единичны и представлены семенными особями прегенеративного периода. По сравнению с заболоченными микросайтами на молодых кочках меньше участие геломорфных растений и больше участие гигро- и мезоморфных растений (табл. 4.2.7).

Виды синузии мохообразных, наоборот, с первых этапов микросукцессии активно осваивает молодые кочки. Покрытие мохообразных благодаря обильному спороношению и быстрому вегетативному разрастанию достигает 50%. При этом мохообразные преимущественно заселяют нижнюю наиболее влажную часть кочки, которая лишена вегетативных и генеративных побегов. Недаром здесь преобладают разные варианты гидро- и гигроморфных эпигеев и эпиксиллов (*Brachythecium rivulare*, *Leptodictyum riparium*, *Rhizomnium punctatum*). Однако на кочках встречаются виды, которые с равным успехом заселяют как живую кору деревьев, так и мертвую древесину (в основном на последних этапах ее разложения): *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum* и *Serpoleskea subtilis*. Они относятся к разным вариантам мезоморфных растений (табл. 4.2.8, 4.2.10).

Второй этап – микрогруппировки на зрелых (средневозрастных) кочках (прил. IV.4). В средневозрастном генеративном состоянии кочки перестают нарастать в высоту и растут только вширь. Это связано с тем, что узлы кушения смежных лет сближены (рис. 4.2.3, 2). Длина годовых приростов корневищ минимальна – 0.1-0.2 см (Куркин, 1954). Поэтому высота «тела» кочек достигает предельных значений – чуть более 20 см. Внешний облик кочки становится другим. Ее «тело» имеет форму усеченного конуса, обращенного основанием вверх. Благодаря постоянному росту в ширину поверхность кочки достигает 400 см² и более (табл. 4.2.6). Отличительная черта средневозрастных осок – отмерший участок корневищ в центре кочки. Он облегчает заселение кочки муравьями и мелкими мышевидными грызунами. Они создают внутри кочки гнездовые норы, камеры для запасания кормов, а также выносят на поверхность кочки частицы почвы. На 120 м² ценоза встречено шесть средневозрастных генеративных кочек. Они занимают 0.2% от площади болота (табл. 4.2.5).

Таблица 4.2.7 – Характеристика видового разнообразия сосудистых растений на разных стадиях развития микрогруппировок на кочках *Carex cespitosa*

Показатели	Стадии развития осоковых кочек			умк
	g_1	g_2	g_3	
Число площадок	21	21	21	21
Показатели разнообразия				
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	3.5±0.41	6.8±0.30	10.6±0.49	7.1±0.44
Диапазон числа видов на площадках	1-6	5-10	8-17	4-12
Число видов на 21 площадке	21	34	43	33
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 21 площадке				
Бореальная лесная и боровая	1 (4.8)	3 (8.8)	4 (9.3)	–
Неморальная лесная	3 (14.3)	6 (17.7)	6 (14.0)	1 (3.0)
Влажно-луговая	4 (19.0)	7 (20.6)	9 (20.9)	4 (12.1)
Травяно-болотная	3 (14.3)	5 (14.7)	9 (20.9)	11(33.4)
Черноольховая лесная и опушечная	10 (47.6)	13 (38.2)	15 (34.9)	17(51.5)
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 21 площадке				
Стержнекорневые	1 (4.8)	2 (5.9)	3 (6.9)	1 (3.0)
Плотно- и рыхлодерновинные	2 (9.5)	3 (8.8)	5 (11.6)	2 (6.1)
Монокарпические малолетники	1 (4.8)	3 (8.8)	2 (4.7)	1 (3.0)
Лианы полукустарничковые и травянистые	1 (4.8)	2 (5.9)	2 (4.7)	2 (6.1)
Деревья, кустарники	1 (4.7)	2 (5.9)	4 (9.3)	3 (9.1)
Короткокорневищные, тубероидные	5 (23.8)	6 (17.6)	8 (18.6)	6 (18.2)
Длиннокорневищные, столонообразующие	10 (47.6)	16 (47.1)	19 (44.2)	18(54.5)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 21 площадке				
Мезоморфные	4 (19.0)	8 (23.5)	10 (23.2)	2 (6.1)
Гигромезоморфные	1 (4.8)	4 (11.8)	4 (9.3)	4 (12.1)
Гигроморфные	1 (4.8)	3 (8.8)	3 (7.0)	1 (3.0)
Ксерогеломорфные	1 (4.8)	1 (3.0)	2 (4.7)	2 (6.1)
Мезогеломорфные	7 (33.3)	10 (29.4)	14 (32.5)	10(30.3)
Гигрогеломорфные	5 (23.8)	5 (14.7)	6 (14.0)	9 (27.3)
Геломорфные	2 (9.5)	3 (8.8)	4 (9.3)	5 (15.1)

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, умк – участки между кочками. Размер пробных площадок – вся верхняя поверхность кочки. M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

Увеличение поверхности зрелой кочки в три раза, появление отмершего (свободно-го) участка в её центральной части, а также активизация разрушительной деятельности животных, способствуют заселению кочки новыми видами сосудистых растений, проективное покрытие которых увеличивается до 20%. Показатели видового богатства возрастают в полтора раза, а видовой насыщенности – в два (табл. 4.2.7). Бореальную и боровую группы растений обогащают *Maianthemum bifolium* и *Rubus idaeus*, неморальную группу – *Mercurialis perennis*, *Moehringia trinervia* и *Paris quadrifolia*. Среди влажно-луговых растений появляются *Coccyanthe flos-cuculi*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa trivialis* и *Ranunculus repens*, а среди травяно-болотных – *Agrostis stolonifera*, *Lysimachia vulgaris* и *Scutellaria galericulata*. В составе черноольховых растений найдены новые виды: *Dactylorhiza fuchsii*, *Impatiens noli-tangere*, *Melandrium dioicum* и *Solanum dulcamara* (табл. 4.2.9). При существенном увеличении видового богатства микрогруппировок соотношение численности эколого-ценотических групп остается прежним. По сравнению с молодыми кочками в микрогруппировках зрелых кочек возрастает участие мезоморфных растений и уменьшается доля геломорфных (табл. 4.2.7).

Таблица 4.2.8 – Характеристика видового разнообразия мохообразных на разных стадиях развития микрогруппировок на кочках *Carex cespitosa*

Показатели	Стадии развития осоковых кочек			умк
	g_1	g_2	g_3	
Число площадок	11	11	11	11
Среднее проективное покрытие мохообразных, %	50	60	90	20
Показатели разнообразия				
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	4.9 ± 0.55	5.6 ± 0.4	6.5 ± 0.41	4.3 ± 0.47
Диапазон числа видов на площадках	2-7	4-7	4-9	2-7
Число видов на 11 площадках	12	13	15	9
Число видов (и доля в %) разных групп по субстрату на 11 площадках по 100 см ²				
Эпифиты	1 (8.3)	–	1 (6.7)	–
Эпифиты, эпиксилы	1 (8.3)	2 (15.4)	2 (13.3)	–
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	1 (8.3)	1 (7.7)	2 (13.3)	2
Эпиксилы, эпигеи	7 (58.3)	7 (53.8)	7 (46.7)	5
Эпигеи	2 (16.8)	3 (23.1)	3 (20.0)	2
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 11 площадках по 100 см ²				
Ксеромезоморфные	–	1 (7.7)	–	–
Мезоморфные	3 (25.0)	1 (7.7)	6 (40.0)	2
Гигромезоморфные	6 (50.0)	7 (53.8)	5 (33.3)	5
Гигроморфные	2 (16.7)	3 (23.1)	3 (20.0)	2
Гидроморфные	1 (8.3)	1 (7.7)	1 (6.7)	–

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, умк – участки между кочками. Размер пробных площадок – 100 см². M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

Густые вегетативные и генеративные побеги средневозрастной *Carex cespitosa* не позволяют мохообразным осваивать верхнюю часть кочки. Мохообразные по-прежнему приживаются на боковых стенках «тела» кочки. Среднее проективное покрытие мохообразных незначительно возрастает. Увеличение размеров кочки определяет некоторое повышение всех показателей разнообразия группировки мохообразных (табл. 4.2.8). Здесь появляются ксеромезофит – *Radula complanata* и гигрофит – *Rhizomnium pseudopunctatum*. В микрогруппировках возрастает участие *Brachythecium salebrosum*, *Fissidens taxifolius* и *Plagiomnium cuspidatum* (табл. 4.2.10). Соотношение числа видов по группам субстратной приуроченности остается на том же уровне.

Третий этап – микрогруппировки на старых кочках (прил. IV.4). В старом генеративном состоянии кочки продолжают нарастать вширь. Площадь некоторых кочек достигает более 3000 см² (табл. 4.2.6). Однако у старых кочек процессы отмирания в побеговой и корневой системах преобладают над новообразованием: доля живых корневищ становится все меньше. Кочка слабеет, начинает распадаться на части. Старческое разрушение усугубляется двумя обстоятельствами. Во-первых, роющей и строительной деятельностью муравьев и мелких мышевидных грызунов внутри кочки. Во-вторых, затеняющим влиянием сосудистых растений, которые поселились на кочке: их проективное покрытие более 50%. Пластических веществ, которые образуются во время фотосинтеза осоки дернистой, становится недостаточно для поддержания структуры кочки. На 120 м² изучаемого ельника насчитывается 56 старых генеративных кочек. Они занимают 5.4% от площади

болота (табл. 4.2.5). Рыхлый торфянисто-гумусный субстрат, который слабо пронизан корнями дряхлеющей кочки, благоприятствует появлению новых «поселенцев». В результате видовое богатство и видовая насыщенность сосудистых растений в микрогруппировках старых кочек характеризуются максимальными значениями (табл. 4.2.7). Бореальную группы обогащают *Betula pubescens*, *Rubus saxatilis* и *Sorbus aucuparia*, а неморальную – *Padus avium*. В группе влажно-луговых растений появляются *Agrostis gigantea* и *Anthriscus sylvestris*, а в группе травяно-болотных – *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris* и *Galium uliginosum*. В составе черноольховых растений обнаружена *Urtica dioica* (табл. 4.2.9). С этой стадии микросукцессии намечается тенденция уменьшения участия в микрогруппировках мезоморфных растений и увеличение доли геломорфных (табл. 4.2.7). Следует отметить, что осоковые кочки – относительно благоприятный субстрат для приживания семян деревьев. В описаниях микрогруппировок этой стадии отмечено четыре вида деревьев: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. У семян ольхи с первого этапа до третьего увеличивается встречаемость. Маршрутные наблюдения показали, что *Picea abies* также предпочитает селиться на кочках.

Таблица 4.2.9 – Классы постоянства видов сосудистых растений на разных стадиях развития микрогруппировок на кочках *Carex cespitosa*

Названия растений	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	умк	ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
Число описаний	21	21	21	21			
С. Ярус трав и кустарничков							
Среднее проективное покрытие, %	10	20	50	80			
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	—	—	I	—	Вл-Лу	Рд	М
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	—	I	I	I	Тр-Бл	Рд, Нп	М/Ге
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	III	III	V	I	Че-Ле	Д	М/Ге
<i>Angelica sylvestris</i> L.	II	IV	IV	I	Че-Оп	Ск	М
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	—	—	I	—	Вл-Лу	Ск	М/Ге
<i>Asarum europaeum</i> L.	I	I	I	—	Не-Ле	Дк	М
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	—	—	I	—	Бо-Ле	Д	М/Ге
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	—	—	I	—	Тр-Бл	Дк	М/Ге
<i>Caltha palustris</i> L.	—	—	I	I	Тр-Бл	Кк	Гр/Ге
<i>Cardamine amara</i> L.	II	III	III	II	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Carex acuta</i> L.	I	—	II	III	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Carex elongata</i> L.	I	—	I	I	Че-Ле	Рд	Ге
<i>Carex riparia</i> Curt.	—	—	—	II	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	I	II	III	I	Че-Ле	Дк	Гр/Ге
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	II	IV	IV	III	Че-Оп	Дк	Ге
<i>Coccyzanthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	—	I	I	—	Вл-Лу	Ск	М
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	I	II	III	I	Че-Ле	Кк	М/Ге
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	—	I	I	I	Че-Оп	Ту	М/Ге
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	—	I	I	—	Вл-Лу	Пд	К/Ге
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	I	III	IV	—	Бо-Ле	Кк	М
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	I	I	I	—	Не-Ле	Кк	М
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	—	—	—	I	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	II	II	III	III	Вл-Лу	Дк	М/Ге
<i>Galium palustre</i> L.	II	I	II	II	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Galium uliginosum</i> L.	—	—	I	—	Тр-Бл	Дк	М/Ге
<i>Geranium robertianum</i> L.	I	I	III	—	Не-Ле	Мо	Гр
<i>Geum rivale</i> L.	I	III	III	I	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Humulus lupulus</i> L.	I	I	I	I	Че-Ле	Ли	М/Ге
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	-	I	I	I	Че-Ле	Мо	Гр
<i>Lycopus europaeus</i> L.	I	I	I	I	Че-Ле	Ст	Гр/Ге

Названия растений	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>умк</i>	ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
Число описаний	21	21	21	21			
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	–	I	I	I	Тр-Бл	Ст	Ге
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	–	I	–	–	Бо-Ле	Дк	М
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	–	I	I	–	Че-Ле	Кк	М
<i>Mercurialis perennis</i> L.	–	II	I	–	Не-Ле	Дк	Гр
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	–	I	–	–	Не-Ле	Мо	Гр/М
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	–	–	–	I	Тр-Бл	Дк	Гр/Ге
<i>Padus avium</i> Mill.	–	–	I	I	Не-Ле	Д, К	М
<i>Paris quadrifolia</i> L.	–	I	I	–	Не-Ле	Дк	Гр/М
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. Ex Steud.	–	–	–	III	Тр-Бл	Дк	К/Ге
<i>Poa palustris</i> L.	I	I	II	–	Вл-Лу	Рд	М/Ге
<i>Poa remota</i> Forsell.	I	II	III	I	Че-Ле	Ст	Гр/М
<i>Poa trivialis</i> L.	–	I	–	–	Вл-Лу	Дк	М/Ге
<i>Polygonum bistorta</i> L.	I	–	I	I	Вл-Лу	Кк	М/Ге
<i>Ranunculus repens</i> L.	–	I	I	I	Вл-Лу	Дк	Гр/М
<i>Ribes nigrum</i> L.	–	–	–	I	Че-Ле	К, Дк	Гр/Ге
<i>Rubus idaeus</i> L.	–	I	–	–	Бо-Оп	К, Дк	М
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	I	–	Бо-Ле	Ст	М
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	–	–	–	III	Че-Ле	Дк	Гр/М
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	–	I	I	II	Тр-Бл	Дк	Ге
<i>Solanum dulcamara</i> L.	–	I	II	III	Че-Ле	Пк, Ли	М/Ге
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	–	–	I	–	Бо-Ле	Д	М
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	I	I	III	IV	Че-Ле	Дк	Гр/Ге
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	–	–	–	I	Че-Ле	Кк	М/Ге
<i>Urtica dioica</i> L.	–	–	I	I	Че-Ле	Дк	Гр/М

Примечание. *g₁* – молодые генеративные кочки, *g₂* – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, *g₃* – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – боровая (бореальная опушечная), Вл-Лу – влажно-луговая, Не-Ле – неморальная лесная, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная. Жизненные формы (ЖФ): Ск – стержнекорневые, Д – деревья, Дк – длиннокорневищные, К – кустарники, Кк – короткокорневищные, Ту – тубероидные, Ли – лианы, Мо – монокарпические малолетники, Нп – наземноползучие, Ст – столонообразующие, Пд – плотнодерновинные, Рд – рыхлодерновинные. Экобиоморфы (ЭБ): Ге – геломорфные, Гр/Ге – гигрогеломорфные, М/Ге – мезогеломорфные, К/Ге – ксерогеломорфные, Гг – гигроморфные, Гг/М – гигромезоморфные, М – мезоморфные

На этом этапе мохообразные благодаря разнообразным способам вегетативного размножения и разрастания покрывают практически сплошь всю поверхность кочки. Их среднее проективное покрытие 90%. Это стало возможным после старческого разрушения кочки, когда в ее структуре стали преобладать мертвые корневища. Показатели разнообразия мохообразных в микрогруппировках максимально возможные: на одной учетной площадке насчитывается 7 видов, а на всех – 15 (табл. 4.2.8). Среди мезофитов появляются *Cirriphyllum piliferum*, *Pohlia nutans* и *Thuidium delicatulum*, а среди гигрофитов – *Dicranum montanum*. По сравнению с предыдущими этапами здесь возрастает встречаемость *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium laetum*, *Rhizomnium pseudopunctatum* и *R. punctatum* (табл. 4.2.10). Соотношение числа видов по группам субстратной приуроченности становится более равномерным и разнообразным.

Четвертый этап – микрогруппировки на участках между кочками. Потенциальная длительность жизни кочкообразующих осок может превышать сто лет (Алексеев, 1996). Однако на светлых участках (в «окнах») изучаемого ельника продолжительность существования кочек ограничена временем, которое необходимо *Alnus glutinosa* для формирования сомкнутого полога. На это уходит от 20 до 30 лет. После затягивания окна все

корневища «тела» осоковой кочки замещаются мертвыми оторфованными остатками, а сама кочка оседает, уменьшается в размерах, и в конце концов от нее практически ничего не остается. Иногда о кочке напоминает слежавшаяся подстилка. Экологический режим не отличим от торфяно-перегнойных почв: постоянное переувлажнение, периодические заливания водой во время таяния снега и длительных дождей, затрудненный доступ кислорода в почву. Все это нарушает дыхание и синтезирующую деятельность корней, препятствует развитию их всасывающих частей, а также снижает биологическую активность почв (Скворцова и др., 1983).

Таблица 4.2.10 – Классы постоянства видов мохообразных и лишайников на разных стадиях развития микрогруппировок на кочках *Carex cespitosa*

Названия растений	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>умк</i>	ГМС	ЭБ
Число описаний	11	11	11	11		
D. Ярус мохообразных и лишайников						
Среднее проективное покрытие, %	50	60	90	20		
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	V	V	IV	V	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.	I	III	II	—	Эпф, Эпк	М
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	—	—	I	III	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Cladonia coniocraea</i> (Florke) Spreng.	—	—	I	—	Эпф	К
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr	—	—	—	II	Эпк, Эпг	М
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	—	—	I	—	Эпф, Эпк	Гг
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	I	III	II	—	Эпг	Гг/М
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson	V	V	—	—	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	I	I	I	—	Эпк, Эпг	Гд
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	IV	II	III	V	Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	II	III	V	II	Эпф, Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	I	II	IV	II	Эпк, Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	—	II	—	III	Эпг	Гг/М
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	I	I	—	I	Эпк, Эпг	Гг
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.	I	—	IV	—	Эпк, Эпг	М
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	—	—	I	—	Эпк, Эпг	М
<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.	—	I	—	—	Эпф, Эпк	К/М
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	—	I	II	—	Эпк, Эпг	Гг
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	IV	IV	V	I	Эпк, Эпг	Гг
<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	III	—	I	—	Эпф	М
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch et al.	—	—	I	—	Эпг	М

Примечание. *g₁* – молодые генеративные кочки, *g₂* – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, *g₃* – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками. Экобиоморфы (ЭБ): Гг – гигроморфные, Гг/М – гигромезоморфные, Гд – гидроморфные, М – мезоморфные, К/М – ксеромезоморфные. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Из-за напряженных экологических условий показатели видового разнообразия сосудистых растений в сравнении с микрогруппировками на старых кочках уменьшаются в полтора раза (табл. 4.2.7). Исчезают бореальные растения, а из неморальных сохраняется только *Padus avium*. Влажно-луговую группу представляют только четыре вида: *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Polygonum bistorta* и *Ranunculus repens*. В микрогруппировках возрастает участие черноольховых и травяно-болотных видов. Характерные виды переувлажненных торфяно-перегнойных почв – длиннокорневищные (*Carex acuta*, *C. riparia*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Phragmites australis*, *Ranunculus repens*, *Thelypteris palustris* и др.) и столонообразующие растения (*Chrysosplenium alternifolium*,

Lycopus europaeus, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*), большая часть которых относится к гелофитам (табл. 4.2.9). Длинные корневища и столоны помогают растениям «убегать» от воды на повышения микрорельефа, где лучше аэрация. К таким микроповышениям относятся валёж разной степени разложения, вывороты корневой системы и прикомлевые возвышения деревьев. У многих видов переувлажненного субстрата в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани (*Carex acuta*, *C. riparia*, *Phragmites australis* и *Cardamine amara*). Следует отметить, что на этой стадии микросукцессии из-за переувлажненности субстрата отсутствует семенное пополнение микрогруппировок. Растения размножаются, как правило, вегетативно. У растений, которые не способны формировать длинные корневища и столоны (например, *Angelica sylvestris*, *Carex elongata*, *Crepis paludosa*), проростки, как наиболее уязвимая фракция подроста, приживаются обычно на осоковых кочках. Затем повзрослевшие особи, которые обладают более широким диапазоном толерантности, после перегнивания осоковых кочек, оказываются на переувлажненном субстрате и спокойно переживают неблагоприятные экологические условия.

На торфяно-перегнойном субстрате под затеняющим ярусом трав покрытие мохообразных минимально – не более 20%. Показатели видового разнообразия на низком уровне (табл. 4.2.8). Большая часть видов исчезает из микрогруппировок (*Brachythecium salebrosum*, *Fissidens taxifolius*, *Plagiothecium laetum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Lepidodictyum riparium* и др.), а у некоторых – уменьшается встречаемость и покрытие (*Plagiothecium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Rhizomnium punctatum*). Только один новый вид *Climacium dendroides* появляется в группировках. Также как и на предыдущем этапе преобладают эпиксильные и эпигейные мохообразные, большая часть которых относится к гигрофитам (табл. 4.2.10).

* * *

Осоковые кочки разного биологического возраста и формирующиеся на них микрогруппировки растений можно рассматривать как последовательные стадии микросукцессии. Благодаря этим микросукцессиям в высокотравных ельниках на низинных болотах создаются возможности для совместного существования большого числа видов растений, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

Сосудистые растения в микрогруппировках на осоковых кочках формируют максимальное участие на промежуточных и конечных стадиях микросукцессий. Наибольшие значения показателей видового разнообразия сосудистых растений характерны для микрогруппировок на старых осоковых кочках. Осоковые кочки – это благоприятный субстрат для поселения неморальных, бореальных, борových и луговых видов, которые не свойственны лесным сообществам на низинных болотах. В связи с этим на осоковых кочках выше участие мезоморфных видов, чем в пространстве между ними. Следует отме-

тять, что осоковые кочки, также как и валёж – подходящий микросайт для приживания семенных особей всех видов растений, произрастающих на низинных болотах.

Мохообразные в отличие от сосудистых растений вследствие разнообразных способов вегетативного размножения, в том числе спороношения, а также из-за активного разрастания, начинают преобладать в микрогруппировках растений с первых стадий микросукцессии. По степени взросления, а затем старения осоковых кочек это преобладание возрастает. Максимальные показатели видового разнообразия мохообразных характерны для старых кочек. Осоковые кочки поддерживают в составе синузии мохообразных эпифитные и эпиксильные виды, которые относятся к разным группам ксерофитов и мезофитов.

Заключение. Высокие показатели видового и эколого-ценотического разнообразия высокотравных ельников на низинных болотах поддерживается благодаря гетерогенности их пространственной структуры. Микросайты, которые формируют микро мозаичность сообществ, различаются между собой по экологическому режиму. Благодаря разным экологическим характеристикам микро местообитаний (степени увлажнения почв, кислотности и богатства почв азотом, освещенности и др.) в сообществе увеличивается число экологических ниш, и соответственно видовое разнообразие ценоза также возрастает.

В высокотравном ельнике благодаря некоторым микросайтам происходит устойчивый оборот поколений древесных растений. Перегнивающий валёж, осоковые кочки, «настил», ольховые «кочки» и приствольные повышения выступают в роли подходящего субстрата для приживания проростков и развития молодого поколения деревьев. Выпадающие стволы старых деревьев представляют собой следующую генерацию валёжа. Помимо этого микросайты образуют вложенные мозаики. К примеру, разлагающиеся валежины могут находиться как на переувлажненных торфяных почвах, так и на «настиле», приствольных повышениях. Осоковые кочки могут развиваться на переувлажненном субстрате, перегнивающем валёже, «настиле», а также на приствольных повышениях.

Кроме того, на некоторых микросайтах происходят микросукцессии. Так, валёж разной степени разложения, осоковые кочки разного биологического возраста и формирующиеся на них микрогруппировки растений можно рассматривать как последовательные стадии микросукцессии. Благодаря этим микросукцессиям в высокотравных ельниках на низинных болотах отмечается высокое видовое разнообразие. В этих сообществах одновременно произрастают виды, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

ГЛАВА 5

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВЫСОКОТРАВНЫХ ЕЛЬНИКОВ НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ

В этой главе дается подробная геоботаническая характеристика высокотравного ельника на низинном болоте, а также рассматриваются некоторые особенности его формирования. При этом анализируется два возможных варианта образования высокотравного ельника: 1) на месте открытых травяных болот, которые долгое время подвергались сенокосу; 2) на месте черноольшаников, которые сформировались после сплошной рубки высокотравного ельника (рис. 5.1). Все проанализированные сообщества относятся к одному типу экотопа: низинное болото, тип лесорастительных условий – Д₄ (Д₅) (по: Погребняку, 1955, 1968). Эти ценозы отличаются характером природопользования в прошлом (см. гл. 2, табл. 2.1).

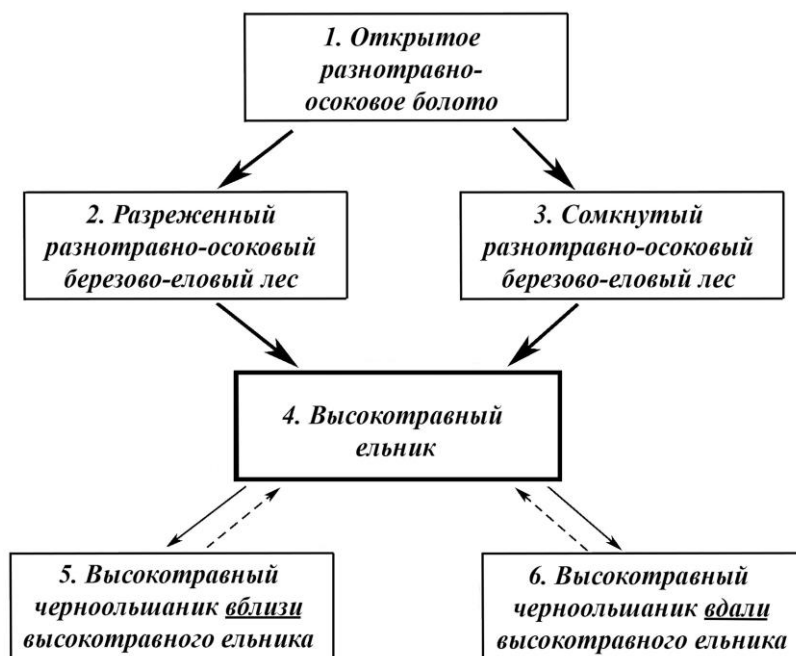


Рисунок 5.1 – Направления развития сообществ на низинном болоте.
Памятник природы «Болото Рыжуха»

Толстые сплошные стрелки – направление развития сообществ при автогенной сукцессии.

Тонкие сплошные стрелки – направление развития сообществ при сплошных рубках.

Тонкие пунктирные стрелки – направление развития сообществ при демутациях.

Жирная рамка – финальная стадия в развитии сообществ, тонкая – сукцессионная

Открытое разнотравно-осоковое болото (рис. 5.1; прил. V.3). До начала экономического упадка, 90-х годов XX века, на территории Неруссо-Деснянского полесья не хватало сенокосов и пастбищ. Это определялось тремя обстоятельствами: 1) значительной лесистостью территории; 2) большой численностью скота; 3) принадлежностью всех пойменных и суходольных лугов колхозам. Населению отводили неудобья. Например, жители пгт Алтухово в качестве сенокосных и пастбищных угодий использовали болото Рыжуха, которое примыкает к поселению. Крестьяне вырубали кустарник и подрост деревьев, уби-

рали сухостой и валеж, постепенно сводили дерево за деревом, превращая лесное болото в травяное. Если болота зарастали, их вновь освобождали от подроста древесных растений.

Сенокосение и пастьба по болоту – обычная практика для лесной зоны (Сенокосы ..., 1976), в т.ч. для Брянской области. Об этом писал З.М. Кашин (1914), путешествуя по Брянскому уезду в начале XX века. Косили вручную, механическая уборка была затруднена в силу высокой обводненности и кочковатости. Затем в 20-х годах В.Н. Хитрово во время геоботанического обследования долины реки Нерусса отмечал, что окрестные жители в заболоченной пойме нарезали траву серпом и на корытах по топям стягивали ее к берегам, где потом сушили (Данилов, 1985). Позже А.Я. Антыков (1956) писал, что на Брянщине низинные торфяники, покрытые влаголюбивой растительностью, используются под сенокосы и пастбища. Таким образом, благодаря окультуриванию болот создавались сенокосы, которые отличались высокой продуктивностью. Н.А. Обозов (1956) утверждал, что с одного гектара получали более 90 центнеров травы.

Таблица 5.1 – Глубина торфяной залежи (м) в разных сообществах на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2013 г.

Показатели	Стадии развития сообществ						
	1	2	3	4а	4б	5	6
<i>N</i>	16	15	16	16	16	16	16
<i>M±m_M</i>	0.93±0.02	0.90±0.03	0.97±0.02	1.03±0.02	1.15±0.04	1.02±0.02	1.03±0.01
<i>σ</i>	0.09	0.10	0.08	0.08	0.15	0.06	0.05
<i>min</i>	0.81	0.79	0.80	0.86	0.84	0.91	0.95
<i>max</i>	1.13	1.10	1.09	1.15	1.37	1.13	1.12

Примечание. *N* – объем выборки, *M* – среднее значение, *m_M* – ошибка среднего, *σ* – среднее квадратичное отклонение, *min* – минимальное значение, *max* – максимальное значение. Стадии развития сообществ: 1 – открытое разнотравно-осоковое болото; 2 – разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 3 – сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 4а – темные парцеллы в высокотравном ельнике, 4б – светлые парцеллы («окна») высокотравного ельника; 5 – высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника; 6 – высокотравный черноольшаник вдали от высокотравного ельника

Постоянное сенокосение по болоту поддерживало сообщества открытого типа – травяные болота. В местах изучения средняя глубина торфяной залежи составляла 0.9 м (табл. 5.1). На травяных болотах древостой представлен лишь отдельными генеративными деревьями: на одном гектаре насчитывается не более 40 особей. Благодаря этому освещенность на уровне травяного покрова составляет, как правило, 100% от полной. Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) выявила, что среди рассматриваемых сообществ открытое травяное болото характеризуется максимальными значениями освещенности, увлажненности и кислотности почв, а также минимальными баллами богатства почвы азотом (рис. 5.2). Обводненность торфяного субстрата меняется в течение сезонов: весной, в начале лета и осенью – она максимальная, в середине и в конце лета – минимальная. Ординация геоботанических описаний показала, что открытое разнотравно-осоковое болото образует самостоятельное скопление в правой части диаграммы, которое не перекрывается с другими сообществами (рис. 5.3, I).

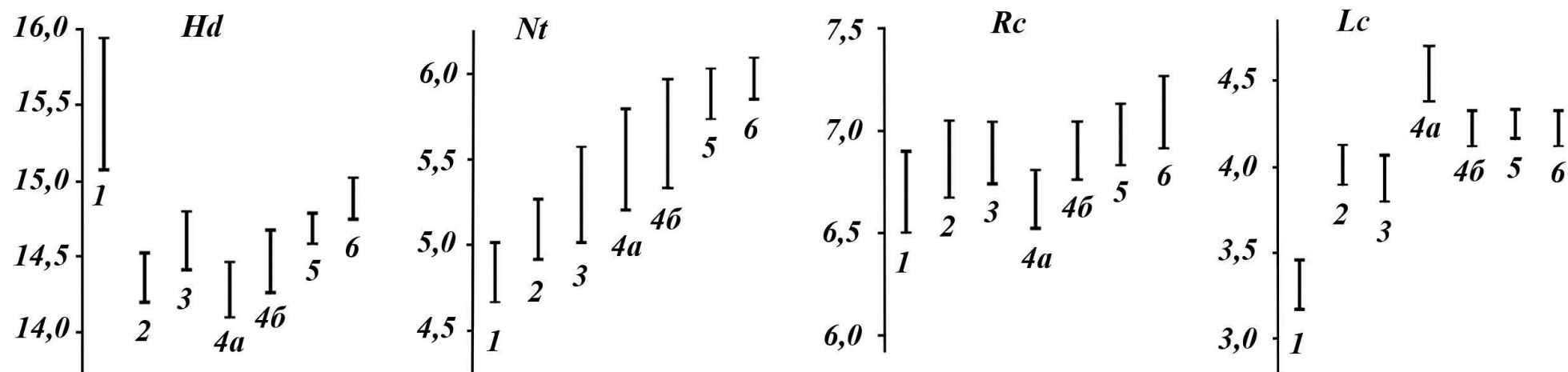


Рисунок 5.2 – Диапазоны экологических факторов в разных сообществах на низинном болоте.
Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По осям ординат – экологические факторы (в баллах, по: Цыганов, 1983): *Hd* – увлажнение почв, *Nt* – богатство почв азотом, *Rd* – кислотность почвы, *Lc* – освещенность. Стадии развития сообществ: 1 – открытое разнотравно-осоковое болото; 2 – разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 3 – сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 4a – темные парцеллы в высокотравном ельнике; 4b – светлые парцеллы («окна») в высокотравном ельнике; 5 – высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника; 6 – высокотравный ольшаник вдали от высокотравного ельника

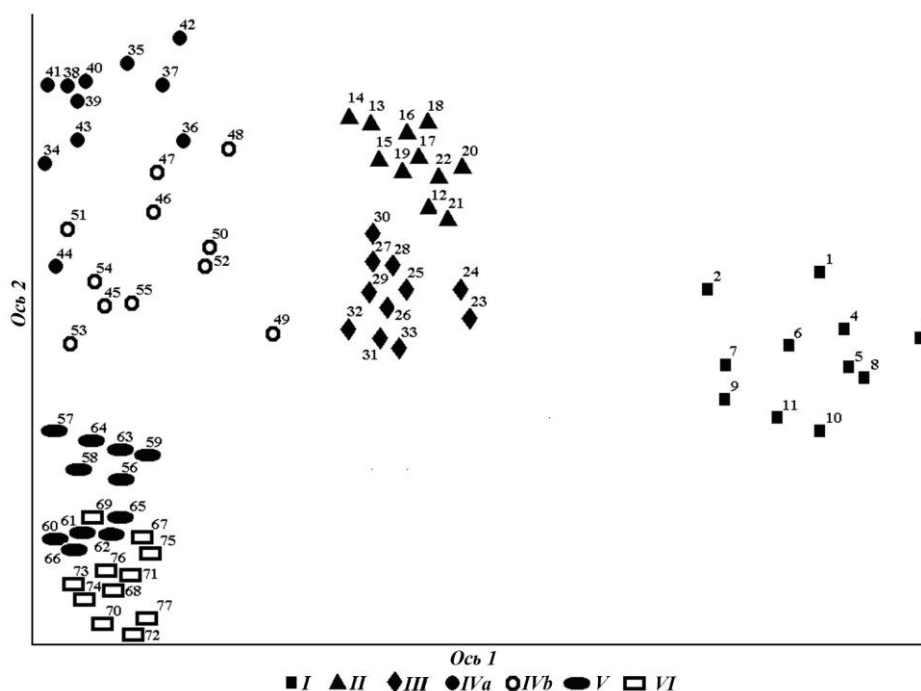


Рисунок 5.3 – Результаты DCA-ординации геоботанических описаний, которые сделаны в разных сообществах на низинном болоте, в осях наибольшего варьирования флористического состава

Сообщества: *I* – открытое разнотравно-осоковое болото, *II* – разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес, *III* – сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес, *IVa* – темные парцеллы в высокотравном ельнике, *IVb* – светлые парцеллы («окна») в высокотравном ельнике, *V* – высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника, *VI* – высокотравный черноольшаник вдали от высокотравного ельника. Арабские цифры рядом со значками – номера геоботанических описаний

Древесная синузия на открытом травяном болоте практически отсутствует, ее формируют единичные особи *Alnus glutinosa*³, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* и *Salix pentandra*, а кустарниковую – *Frangula alnus*, *Salix acutifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. cinerea*, *S. viminalis* и *Viburnum opulus*. Большая часть видов относится к реактивным растениям, и только *F. alnus* и *V. opulus* – к толерантным (Истомина, 1994; Евстигнеев, Диденко, 2004). Реактивные растения благодаря мелким семенам могут разноситься на далекие расстояния и первыми осваивать незалесенные участки. Известно, что эти виды – слаботеневыносливые растения, которые не выдерживают затенение (Погребняк, 1968; Цыганов, 1983; Евстигнеев, 1996, 2012а,б). Структура их ценопопуляций фрагментарна, поскольку представлена единичными особями одного или двух онтогенетических состояний (рис. 5.4; прил. V.2.1). Это связано с тем, что сенокосение не позволяет популяциям деревьев и кустарников нормально развиваться.

По причине высокой освещенности покрытие травяного яруса сплошное, его высота достигает полутора метров и более. На 100 м² насчитывается от 31 до 47 видов сосудистых. Сообщество полидоминантно, в травяном покрове сосуществовают несколько высокотра-

³ Полные латинские названия растений с авторами даны в приложениях V.1.1-V.1.6

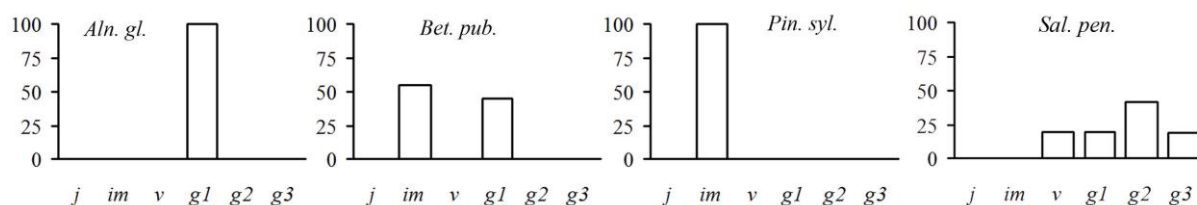


Рисунок 5.4 – Онтогенетический спектр популяций древесных видов на открытом разнотравно-осоковом болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*, *Bet. pub.* – *Betula pubescens*, *Pin. syl.* – *Pinus sylvestris*, *Sal. pen.* – *Salix pentandra*

вных видов *Calamagrostis neglecta*, *Carex diandra*, *Equisetum fluviatile*, *Lysimachia vulgaris* и др. Кроме этих высокотравных видов, отмечены *Angelica archangelica*, *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *Eupatorium cannabinum*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Polygonum bistorta*, *Selinum carvifolia*, *Thyselium palustre*, *Valeriana officinalis*, *Veronica longifolia* и др. (прил. V.1.1). В эколого-ценотической структуре сообщества господствуют виды травяно-болотной и влажно-луговой групп (рис. 5.8). Среди травяно-болотных видов следует отметить кочкообразующие осоки: *Carex appropinquata*, *C. juncella* и *C. omskiana*. На этих кочках, субстрат которых меньше обводнен, чем соседние участки, поселяются влажно-луговые виды: *Briza media*, *Carex panicea*, *Coccyanthe flos-cuculi*, *Polemonium caeruleum*, *Potentilla erecta*, *Ranunculus acris* и др. На кочках также приживаются единичные особи бореальных, боровых и даже сухолуговых видов: например, *Chamaenerion angustifolium*, *Festuca rubra*, *Rubus saxatilis*, *Pyrola rotundifolia*. На открытых травяных болотах Рыжухи встречаются редкие растения Брянской области: *Dactylorhiza incarnata*, *D. longifolia*, *Epipactis palustris* и *Parnassia palustris*. Большая часть этих видов занесена в региональную Красную книгу (2004).

Ярус мохообразных развит слабо, его среднее покрытие 15%. Относительно небольшое участие мохообразных на травяном болоте объясняется тем, что они не выдерживают конкурентного влияния травянистых растений, покрытие которых достигает максимальных значений. Под затеняющим ярусом трав показатели разнообразия мохообразных минимальны: на 100 м² насчитывается от 8 до 22 видов, в среднем – 11. Всего на одиннадцати площадках встречено 25 видов (табл. 5.3). Большая часть мохообразных представлена растениями, которые живут на переувлажненном торфянистом субстрате: *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Cratoneuron filicinum*, *Philonotis caespitosa*, *Straminergon stramineum* и др. (прил. V.1.1).

При длительном отсутствии сенокосения в открытые травяные болота начинают активно внедряться древесные виды растений. На первой стадии зарастания травяных болот формируются два варианта сообществ: 1) разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 2) сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес. Рассмотрим особенности этих сообществ.

Таблица 5.2 – Характеристика разнообразия видов сосудистых растений в сообществах на низинном болоте, которые находятся на разных стадиях зарастания лесом. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2011-2013 гг.

Показатели	Стадии развития сообществ						
	1	2	3	4а	4б	5	6
Число площадок	11	11	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия							
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	37.9±1.48	60.5±1.31	50.8±1.06	59.9±1.00	63.4±0.79	60.7±0.95	52.4±0.75
Диапазон числа видов на площадках	31-47	54-67	46-56	55-67	59-68	57-68	48-57
Число видов на 11 площадках	70	110	103	103	116	98	84
Индекс разнообразия Симпсона	38.3	64.9	56.6	70.2	70.6	62.1	51.8
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 11 площадках							
Бореальная лесная	4 (5.7)	12 (10.9)	11 (10.7)	14 (13.6)	12 (10.3)	12 (12.3)	8 (9.5)
Бореальная опушечная (боровая)	2 (2.9)	2 (1.8)	1 (1.0)	3 (2.9)	2 (1.7)	1 (1.0)	1 (1.2)
Неморальная лесная	1 (1.4)	15 (13.6)	12 (11.7)	27 (26.2)	26 (22.4)	25 (25.5)	18 (21.4)
Неморальная опушечная	–	1 (0.9)	2 (1.9)	–	–	1 (1.0)	–
Черноольховая лесная	6 (8.6)	9 (8.2)	9 (8.7)	17 (16.5)	19 (16.4)	18 (18.4)	18 (21.4)
Черноольховая опушечная	3 (4.3)	7 (6.4)	8 (7.8)	5 (4.9)	7 (6.1)	4 (4.1)	5 (6.0)
Травяно-болотная	27 (38.6)	28 (25.5)	24 (23.3)	18 (17.5)	24 (20.7)	20 (20.4)	18 (21.4)
Сухолуговая	1 (1.4)	3 (2.7)	2 (1.9)	2 (1.9)	3 (2.6)	–	–
Влажно-луговая	22 (31.4)	33 (30.0)	34 (33.0)	16 (15.5)	23 (19.8)	17 (17.3)	16 (19.1)
Аллювиальная луговая	3 (4.3)	–	–	–	–	–	–
Сфагновая болотная	1 (1.4)	–	–	–	–	–	–
Адвентивная	–	–	–	1 (1.0)	–	–	–

Примечание. Стадии развития сообществ: 1 – открытое разнотравно-осоковое болото; 2 – разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 3 – сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 4а – темные парцеллы в высокотравном ельнике, 4б – светлые парцеллы («окна») высокотравного ельника; 5 – высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника; 6 – высокотравный черноольшаник вдали от высокотравного ельника. Размер пробной площадки – 100 м². M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

Разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес (рис. 5.1). Судя по возрасту преобладающего древостоя и подроста, эти сообщества начали формироваться 40 лет назад, когда прекратилось сенокошение. За это время на месте открытых травяных болот сформировались разреженные березово-еловые леса с сосной. На болоте Рыжуха эти сообщества встречаются на расстоянии более 500 метров от высокотравного ельника, который является источником диаспор лесных растений. Видимо, на этом удалении относительно малый приток семян древесных растений не позволят за такой срок (четыре десятка лет) создать сомкнутое лесное сообщество.

Обработка геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) выявила, что в разреженном березово-еловом лесу по сравнению с открытым травяным болотом несколько уменьшаются влажность и кислотность субстрата, а также возрастают баллы затенения сообщества и обеспеченности почвы азотом (рис. 5.2). Ординация геоботанических описаний показала, что разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес образует довольно плотное обособленное скопление вверху центральной части диаграммы (рис. 5.3, II).

Из-за удаленности от высокотравного ельника в сообщество поступает относительно небольшое число семян деревьев и кустарников. В результате формируется небольшая сомкнутость древостоя – всего 0.2 единицы. Разреженный древостой состоит только из трех видов: *Betula pubescens*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Известно, что семена этих видов распространяются ветром на далекие расстояния. Экспериментально показано, что единичные семена *B. pubescens* могут разлетаться на расстояние до 750 м (Денисов и др., 1973), *P. sylvestris* – до 500 м (Лукьянец, 1982), а *P. abies* – до 200 м (Лосицкий, 1963). Благодаря этому они первыми внедряются в сообщество. Кроме того, *B. pubescens*, *P. sylvestris* и *P. abies* характеризуются относительно большими приростами по высоте на начальных этапах онтогенеза (Евстигнеев, 2004б). Благодаря этим биологическим особенностям *B. pubescens*, *P. sylvestris* и *P. abies* быстро занимают позиции в верхнем ярусе. Недаром к моменту изучения в ценопопуляциях этих видов часть особей достигла v_2 или g_1 -состояния, абсолютный возраст которых составляет 40 лет. В генеративной фракции *P. sylvestris* и *P. abies* присутствуют отдельные g_2 – деревья, а у *B. pubescens* – g_3 . Эти особи сохранились от прежних сообществ – открытых травяных болот. Во время сенокошения их обходила коса. Освещенность под пологом разреженного древостоя на уровне травяного покрова составляет от 30 до 75% от полной (табл. 5.4; рис. 5.6). Это световое довольствие позволяет приживаться в сообществе подросту как светолюбивых, так и теневыносливых видов деревьев и кустарников. В ярусе кустарников и подроста деревьев впервые появляются *Acer platanoides*, *Betula humilis*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Malus sylvestris*, *Quercus robur*, *Ribes nigrum*, *Sorbus aucuparia* и *Ulmus glabra*. Ценопопуляции *Betu-*

Таблица 5.3 – Характеристика разнообразия видов мохообразных в сообществах на низинном болоте, которые находятся на разных стадиях зарастания лесом. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2011-2013 гг.

Показатели	Стадии развития сообществ						
	1	2	3	4а	4б	5	6
Число площадок	11	11	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия							
Среднее число видов на площадке ($M \pm m_M$)	11.5±1.20	21.9±0.39	14.4±4.33	21.3±0.41	16.2±0.66	13.5±0.45	10.0±0.47
Диапазон числа видов на площадках	8-22	20-24	9-18	19-23	11-19	11-16	8-12
Число видов на 11 площадках	25	26	26	30	20	17	14
Индекс разнообразия Симпсона	11.4	20.7	14.3	21.7	16.2	13.6	9.5
Число видов (и доля в %) разных групп по субстратной приуроченности на 11 площадках							
Эпифиты	–	–	–	1 (3.3)	1 (5.0)	1 (5.8)	1 (7.1)
Эпифиты, эпиксилы	1 (4.0)	–	1 (3.8)	1 (3.3)	1 (5.0)	–	–
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	2 (8.0)	1 (3.8)	1 (3.8)	2 (6.7)	2 (10.0)	2 (11.8)	2 (14.3)
Эпиксилы, эпигеи	9 (36.0)	15 (57.7)	16 (61.6)	17 (56.7)	11 (55.0)	12 (70.6)	9 (64.3)
Эпигеи	13 (52.0)	10 (38.5)	8 (30.8)	9 (30.0)	5 (25.0)	2 (11.8)	2 (14.3)

Примечание. Стадии развития сообществ: 1 – открытое разнотравно-осоковое болото; 2 – разреженный разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 3 – сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес; 4а – темные парцеллы в высокотравном ельнике, 4б – светлые парцеллы («окна») высокотравного ельника; 5 – высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника; 6 – высокотравный черноольшаник вдали от высокотравного ельника. Размер пробной площадки – 100 м². M – среднее значение, m_M – стандартная ошибка средней

la pubescens, *Salix pentandra*, *S. cinerea* и *Picea abies* отличаются нормальной левосторонней онтогенетической структурой, в которой представлены практически все онтогенетические группы. Это свидетельствует о том, что на стадии разреженного сообщества в их ценопопуляциях осуществляется устойчивый оборот поколений (рис. 5.5; прил. V.2.2). Ценопопуляции *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* и *Sorbus aucuparia* характеризуются инвазионной онтогенетической структурой, в которой представлены многочисленные особи прегенеративных и молодых генеративных растений. Ценопопуляции остальных видов характеризуются фрагментарной онтогенетической структурой.

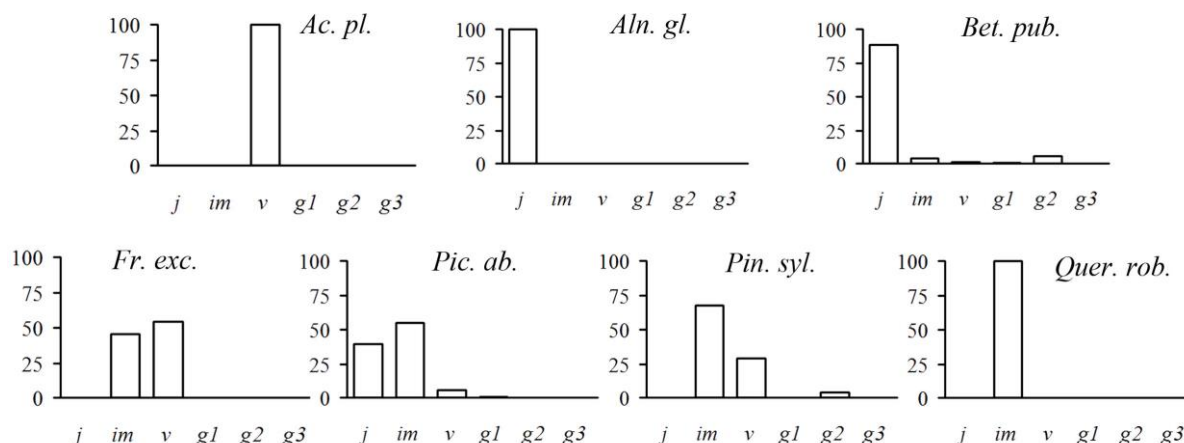


Рисунок 5.5 – Онтогенетический спектр популяций древесных видов в разреженном разнотравно-осоковом березово-еловом лесу. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Ac. pl.* – *Acer platanoides*, *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*, *Bet. pub.* – *Betula pubescens*, *Fr. exc.* – *Fraxinus excelsior*, *Pic. ab.* – *Picea abies*, *Pin. syl.* – *Pinus sylvestris*, *Quer. rob.* – *Quercus robur*

По причине разреженного древостоя и невысокой сомкнутости яруса кустарников и подроста деревьев покрытие травяного яруса почти сплошное, его средняя высота около одного метра. На 100 м² насчитывается от 54 до 67 видов сосудистых растений, в среднем – 61. Всего на одиннадцати площадках встречено 110 видов (табл. 5.2). Травяной покров по-прежнему остается полидоминантным. В нем господствуют *Carex acuta*, *C. appropinquata*, *C. cespitosa*, *Filipendula ulmaria*. Значительная часть этих видов характеризуется большей теневыносливостью. Кроме того, среди высокотравных видов встречаются *Angelica sylvestris*, *Carduus crispus*, *Cirsium oleraceum*, *C. palustre*, *Lythrum salicaria*, *Polemonium caeruleum*, *Succisa pratensis*, *Thalictrum flavum*, *T. lucidum*, *Veratrum lobelianum* и др. В эколого-ценотической структуре по числу видов продолжают преобладать травяно-болотные и влажно-луговые растения (рис. 5.8). В этом сообществе существенно увеличивается число видов бореальной и неморальной групп. В ярусе трав среди бореальных растений встречены *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea* и др. Среди неморальных видов об-

наружены *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Elymus caninus*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Viola mirabilis* и др. (прил. V.1.2). В разреженном березово-еловом лесу встречаются редкие растения, большая часть которых занесена в Красную книгу Брянской области (2004): *Angelica palustris*, *Betula humilis*, *Corallorrhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. longifolia*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos*, *Parnassia palustris* и *Platanthera bifolia*.

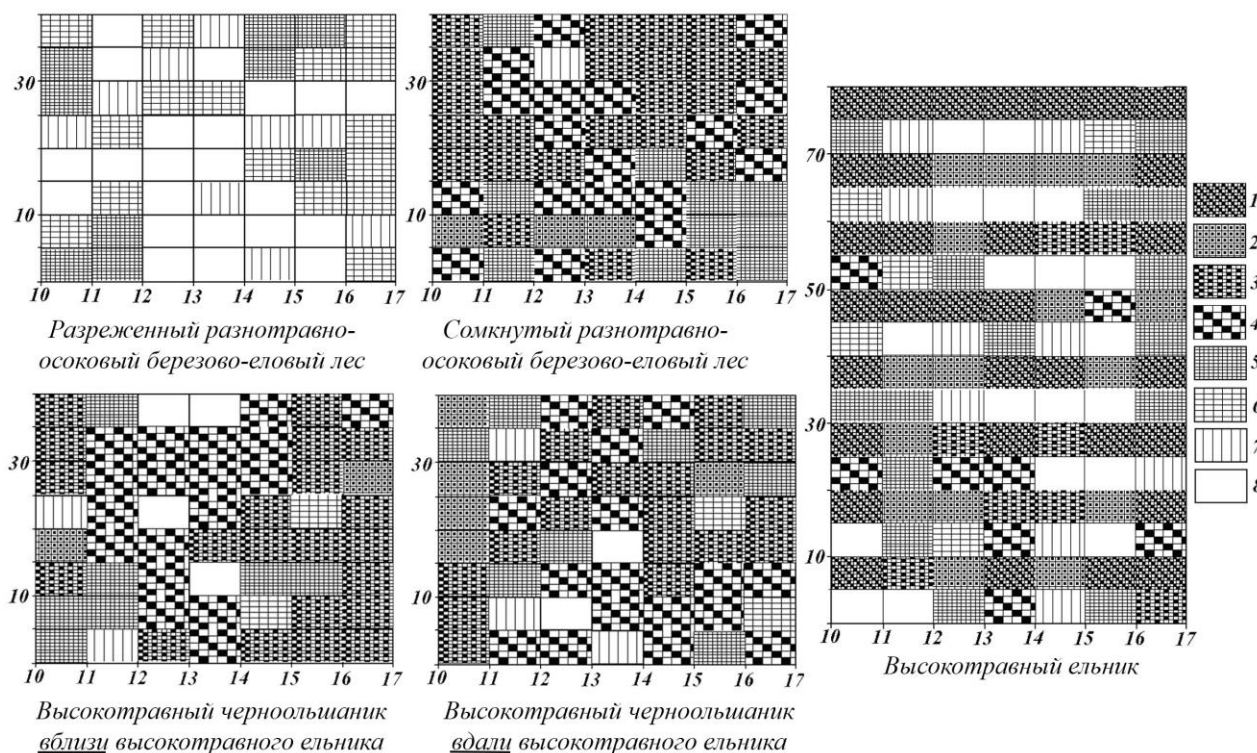


Рисунок 5.6 – Динамика дневной освещенности в различных сообществах на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха»

Градации освещенности, тыс. лк: 1 – 0.44-0.80; 2 – 0.81-1.60; 3 – 1.61-3.20; 4 – 3.21-6.40; 5 – 6.41-12.80; 6 – 12.81-25.60; 7 – 25.61-51.20; 8 – 51.21 и больше. По оси абсцисс – часы суток, по оси ординат – точки измерений, расположенные на расстоянии 5 метров друг от друга

В этом сообществе покрытие мохообразных в два раза больше (30%), чем на открытом разнотравно-осоковом болоте. Число видов, обнаруженных в синузии мохообразных, аналогично предыдущему сообществу. Однако такие показатели видового разнообразия как индекс Симпсона и видовая насыщенность в два раза выше (табл. 5.3). Это связано с тем, что в сообществе начинают формироваться новые варианты микросайтов в виде единичных приствольных повышений и валежин, небольших «настилов» на торфяной залежи из поверхностных корней деревьев и др. Не случайно, в сообществе уменьшается доля эпигейных мохообразных, которые могут селиться на переувлажненном торфяном субстрате, и возрастает доля эпиксильных растений, которые предпочитают селиться на гнилой коре и древесине. Среди эпиксиллов в этом разреженном лесу появляются *Campylidium sommerfeltii*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus pallescens*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium undulatum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* и др. (прил. V.1.2).

Таблица 5.4 – Показатели светового режима лесных сообществ (% от полной освещенности) на низинном болоте.
Памятник «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Июль 2013 г.

Показатели освещенности	Названия лесных сообществ					
	Разреженный разнотравно- осоковый березово-еловый лес	Сомкнутый разнотравно- осоковый березово-еловый лес	Ельник высокотравный		Черноольшаник высокотравный вблизи высокотравного ельника	Черноольшаник высокотравный вдали от высокотравного ельника
			Темные парцеллы	Светлые парцеллы («окна»)		
Средняя освещенность в течение дня	51.1	4.5	2.1	41.3	5.0	4.2
Диапазон – освещенности в течение дня	29.7-74.7	3.2-5.6	0.9-2.9	13.2-60.2	2.7-8.4	2.7-5.2
Средняя освещенность в 10-01–11-00 часов дня	39.3	3.2	0.9	30.6	5.2	2.7
Средняя освещенность в 11-01–12-00 часов дня	46.8	5.6	2.4	46.2	8.4	3.9
Средняя освещенность в 12-01–13-00 часов дня	72.7	4.3	2.5	43.6	5.4	5.2
Средняя освещенность в 13-01–14-00 часов дня	74.7	4.3	2.5	43.7	5.6	5.0
Средняя освещенность в 14-01–15-00 часов дня	47.5	4.5	2.9	60.2	3.8	4.3
Средняя освещенность в 15-01–16-00 часов дня	46.8	4.2	2.4	51.5	3.8	4.1
Средняя освещенность в 16-01–17-00 часов дня	29.7	5.6	1.3	13.2	2.7	4.4

Сомкнутый разнотравно-осоковый березово-еловый лес (рис. 5.1; прил. V.4). На болоте Рыжуха сомкнутые березово-еловые сообщества с сосной расположены, как правило, вблизи высокотравного ельника, на расстоянии не более 500 м. В этих сообществах, судя по возрасту преобладающего древостоя и подроста, сенокосение также прекратили около 40 лет назад. Обработка геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) выявила, что сомкнутый березово-еловый лес по экологическому режиму близок к предыдущему сообществу (рис. 5.2). Однако измерения освещенности на уровне травяного покрова показали, что световое довольствие в этом ярусе в десять раз меньше, чем в разреженном лесу (табл. 5.4; рис. 5.6). Ординация геоботанических описаний выявила, что сомкнутый березово-еловый лес образует плотное обособленное скопление в центре диаграммы, немного ниже группы описаний разреженного леса (рис. 5.3, III).

Ярус древостоя, так же как и в предыдущем сообществе, сформирован единичными g_2 и g_3 особями *Betula pubescens*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Эти деревья сохранились со времени открытого разнотравно-осокового болота. Однако благодаря близости ельника, из которого поступает относительно большое число семян деревьев и кустарников, в сообществе сформирован сомкнутый ярус кустарников и подроста деревьев. По особенностям онтогенетической структуры деревья и кустарники делятся на три группы. К первой группе относятся виды с полночленной ценопопуляцией и левосторонним онтогенетическим спектром: *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Salix pentandra* и *S. cinerea* (рис. 5.7; прил. V.2.3). У этих популяций максимум численно-

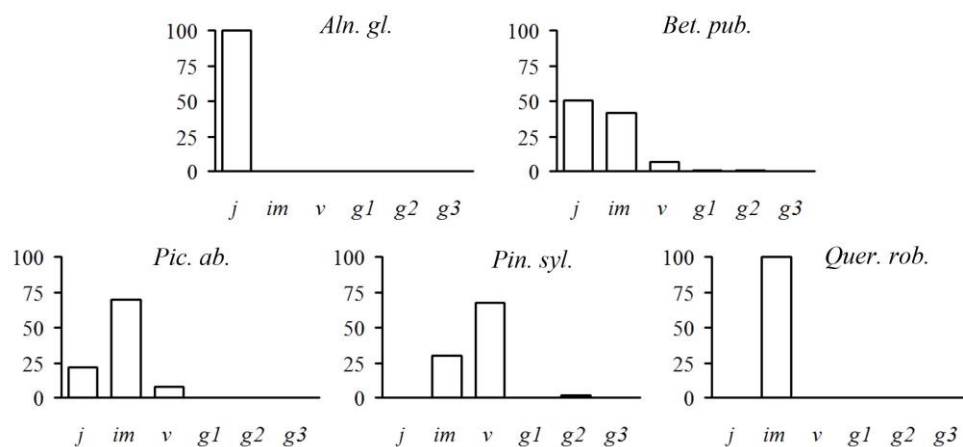


Рисунок 5.7 – Онтогенетический спектр популяций древесных видов в сомкнутом разнотравно-осоковом березово-еловом лесу. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*, *Bet. pub.* – *Betula pubescens*, *Pic. ab.* – *Picea abies*, *Pin. syl.* – *Pinus sylvestris*, *Quer. rob.* – *Quercus robur* сти приходится на прегенеративные особи. Такое распределение по онтогенетическим состояниям определяет устойчивый оборот поколений в популяциях. Ко второй группе принадлежат виды с инвазионными популяциями: *Alnus glutinosa* и *Sorbus aucuparia*. В их он-

тогенетическом спектре представлены только прегенеративные растения. Это свидетельствует о том, что их ценопопуляции пополняются за счет притока семян из высокотравного ельника. Третья группа – виды, у которых сформировались только фрагментарные ценопопуляции: *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Malus sylvestris*, *Quercus robur* и *Ulmus glabra*. В их спектре представлена только одна онтогенетическая группа с минимальным числом особей. Это свидетельствует о случайном приживании особей в сообществе и о неустойчивом положении популяции в ценозе.

По причине высокой сомкнутости кустарников и подроста деревьев проективное покрытие яруса трав уменьшается до 75% по сравнению с предыдущими сообществами. Это обстоятельство также определяет снижение показателей видового богатства, видовой насыщенности и индекса разнообразия Симпсона по сравнению с разреженным лесом. На 100 м² насчитывается от 46 до 56 видов сосудистых растений, в среднем – 51. Всего на одиннадцати площадках встречено 103 вида (табл. 5.2). На этом этапе в травяном покрове сменяется набор доминантов. Ими становятся *Filipendula ulmaria*, *Molinia caerulea* и *Phragmites australis* (прил. V.1.3). Соотношение эколого-ценотических групп аналогично предыдущему сообществу. Здесь по-прежнему преобладают травяно-болотные и влажно-луговые растения (рис. 5.8). Среди травяно-болотных растений высоким постоянством отличаются *Carex cespitosa*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Galium uliginosum* и *Lysimachia vulgaris*, а в группе влажно-луговых – *Poa palustris*, *Polemonium caeruleum*, *Polygonum bistorta*, *Potentilla erecta* и *Thalictrum lucidum*. В черноольховой лесной и черноольховой опушечной группах появляются *Carex elongata*, *Geranium palustre*, *Poa remota* и *Solanum dulcamara*. Группа неморальных видов в травяном покрове расширяется за счет

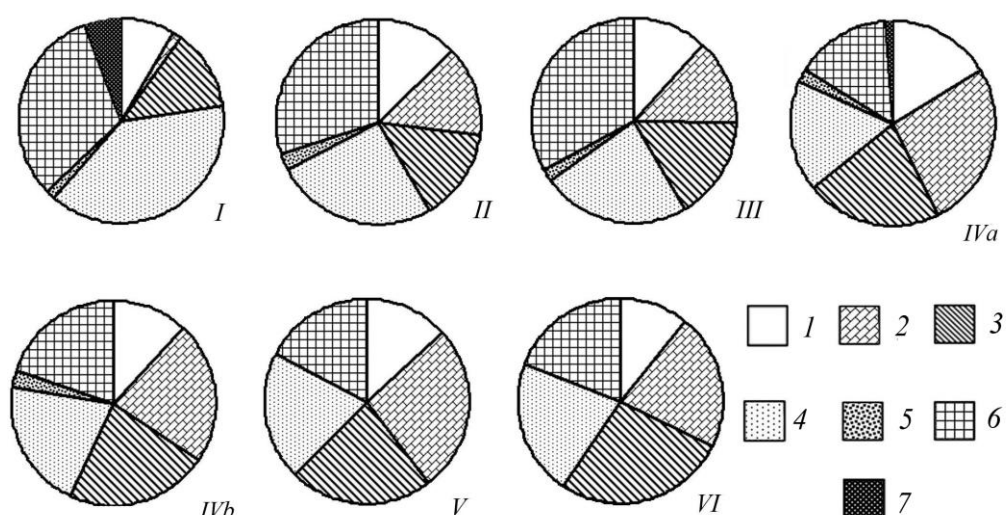


Рисунок 5.8 – Соотношение эколого-ценотических групп растений в разных сообществах на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Эколого-ценотические группы: 1 – бореальная, 2 – неморальная, 3 – черноольховая, 4 – травяно-болотная, 5 – сухолуговая, 6 – влажно-луговая, 7 – остальные (аллювиальная луговая, сфагновая болотная, адвентивная). Названия сообществ см. рис. 5.3

Mercurialis perennis и *Geranium robertianum*. В этом сообществе встречаются редкие виды Брянской области: *Angelica palustris*, *Betula humilis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. longifolia*, *Epipactis palustris*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos* и *Parnassia palustris*.

По сравнению с предыдущим сообществом увеличивается участие синузии мохообразных: ее покрытие 45%. Видовое богатство мохообразных остается на прежнем уровне: в ценозе встречено 26 видов (табл. 5.3). Однако показатели видовой насыщенности и индексов разнообразия Симпсона уменьшаются в полтора раза. Это определяется тем, что в сообществе велика сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев. Под их пологом освещенность составляет всего 4.5% от полной. В спектре мохообразных по субстратной приуроченности увеличивается доля эпиксиллов. Это связано с тем, что в сообществе развит настил из поверхностных корней кустарников и подроста деревьев. На этом этапе заращения травяного болота впервые появляются *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Fissidens exilis*, *Helodium blandowii*, *Lepidozia reptans*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune* (прил. V.1.3).

Высокотравный ельник (рис. 5.1). Высокотравные ельники – заключительный этап формирования растительности на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья (Евстигнеев, 2004а; Харлампиева, Евстигнеев, 2011, 2013). Эти сообщества по структуре и видовому составу близки к климаксным ценозам. Об этом свидетельствует ряд признаков высокотравных ельников. Во-первых, синузия деревьев характеризуется полночленным видовым составом. Другими словами, в состав сообщества входят все виды деревьев, ареал которых проходит через Неруссо-Деснянское полесье, и экологические потребности которых соответствуют низинному болоту. К этим видам деревьев относятся: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies* и *Ulmus glabra*. Во-вторых, для части ценопопуляций деревьев-эдификаторов (*Alnus glutinosa* и *Picea abies*) свойственны полночленные левосторонние онтогенетические спектры, в которых преобладают особи прегенеративного периода (рис. 5.9; прил. V.2.4). У этих видов осуществляется непрерывный поток поколений. В рассматриваемом сообществе ольховый и еловый самосев приурочен к разлагающемуся валёжу, гниющим пням на месте ветролома, осоковым кочкам и другим повышениям микрорельефа. У популяции *Betula pubescens* онтогенетический спектр прерывистый, в нем отсутствуют имматурные и виргинильные растения; преобладают генеративные особи, в то же время отмечено значительное число ювенильных растений, которые также приурочены к микроповышениям. Такая особенность онтогенетического спектра *Betula pubescens* связана с ее относительно меньшей теневыносливостью (Погребняк, 1968; Евстигнеев, 1996): видимо, дефицит света не позволяет ее ювенильным особям перейти в следующее онтогенетическое состояние. Ценопопуляции других деревьев (*Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra*) характеризуются относительно не-

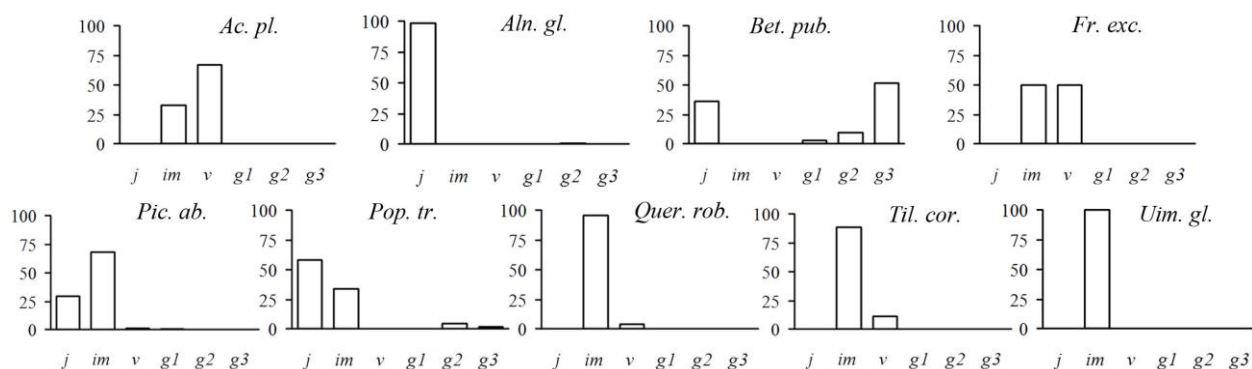


Рисунок 5.9 – Онтогенетический спектр популяций древесных видов в высокотравном ельнике. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Ac. pl.* – *Acer platanoides*, *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*, *Bet. pub.* – *Betula pubescens*, *Fr. exc.* – *Fraxinus excelsior*, *Pic. ab.* – *Picea abies*, *Pop. tr.* – *Populus tremula*, *Quer. rob.* – *Quercus robur*, *Til. cor.* – *Tilia cordata*, *Ulm. gl.* – *Ulmus glabra*

большой численностью и фрагментарной структурой, в которой представлены одно или два онтогенетических состояния. Это определяется тем, что они недавно начали внедряться в сообщество. Популяции *F. excelsior* и *U. glabra* со временем превратятся в инвазионные, а затем – в нормальные полночленные. Такой оптимистический прогноз перспектив развития популяций определяется тем, что за пределами пробной площади встречаются генеративные особи этих видов.

Полночленная онтогенетическая структура *Alnus glutinosa* и *Picea abies* поддерживается также благодаря пространственной гетерогенности светового режима высокотравного ельника. В его горизонтальной структуре выделяется два варианта парцелл: 1) темные парцеллы, представленные сомкнутыми группировками деревьев; 2) светлые парцеллы, которые формируются в «окнах» ельника (рис. 5.10).

Темные парцеллы (рис. 5.10; прил. V.5). Это сомкнутые группировки взрослых деревьев, а также их подроста. Площадь группировок составляет от 200 до 500 м². Они занимают 74% сообщества. В изучаемом ельнике большая часть темных парцелл разрослась по площади и слилась между собой. Освещенность под пологом темных парцелл составляет всего 2.1% от полной (табл. 5.4; рис. 5.6). В этих парцеллах своеобразен напочвенный покров. Значительная часть площади переувлажненных торфянистых почв перекрыта «настилом» из поверхностных корней деревьев (38%), а также покрыта приствольными повышениями деревьев (35%). Меньшая площадь почвенного покрова представлена валёжем, вывальными буграми, черноольховыми «кочками» и другими микросайтами. На долю переувлажненных торфянистых почв, не перекрытую другими микросайтами, остается немногим более десяти процентов. Обработка геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) выявила, что темные парцеллы по типу увлажнения относятся к сыровато-лесолуговой экологической группе, а по освещенности – к светло-лесной (рис. 5.2). Такая необычность экологических условий отражается на видовом составе темных парцелл.

Ординация геоботанических описаний показала, что темные парцеллы образуют рыхлое скопление слева в верхней части диаграммы (рис 5.3, IVa).



Рисунок 5.10 – Горизонтальная структура ельника высокотравного на низинном болоте

I – высокотравный ельник на низинном болоте с сомкнутым древесным ярусом (темные парцеллы), *II* – «окна» в древесном ярусе высокотравного ельника (светлые парцеллы),

III – черноольшаник высокотравный, *IV* – березняк неморального состава.

По горизонтали и вертикали – протяженность закартированного сообщества в метрах

В темных парцеллах границу между ярусами древостоя и подроста трудно провести, поскольку популяции деревьев разновозрастны и заполняют все пространство по вертикали. Условная сомкнуть яруса древостоя – 0.6-0.8. Его формируют *Picea abies*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*. Иногда примешиваются *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*. Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев 0.5-0.8. Он включает подрост деревьев верхнего яруса, а также подрост низкорослых деревьев (*Padus avium*, *Sorbus aucuparia*) и подрост, который не характерен для низинных болот: *Acer platanoides*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. Ценопопуляции не болотных видов (*A. platanoides*, *Q. robur* и *T. cordata*) представлены единичными особями прегенеративного периода, их семена на болото заносят птицы; они прорастают на приствольных повышениях, которые защищают корневую систему молодых деревьев от вымокания; подрост нормально развивается только до виргинильного состояния, а затем погибает. Состав кустарниковой синузии также представлен болотными (*Salix cinerea*, *Ribes nigrum*) и не болотными видами (*Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Daphne mezereum*). Особи не болотных кустарников, обладая меньшими размерами, поселяются на приствольных повышениях, нормально развиваются, проходят все этапы онтогенеза, формируя полноценные ценопопуляции. Из-за низкой освещенности травяной покров разрежен, его среднее покрытие 60%.

Развитая структура микросайтов определяет высокие показатели флористического разнообразия темных парцелл (Харлампиева, 2013а,б). На одиннадцати площадках отмечено 103 вида сосудистых растений. На 100 м² насчитывается в среднем 59.9 видов. В

темных парцеллах представлены растения, которые относятся к девяти эколого-ценотическим группам (табл. 5.2; рис. 5.8). Из-за уменьшения освещенности в составе парцелл сокращается число светолюбивых видов травяно-болотной и влажно-луговой групп. Однако при этом увеличивается число теневыносливых видов черноольховой, неморальной и бореальной групп. Среди черноольховых растений появляются *Athyrium filix-femina*, *Carex loliacea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Humulus lupulus*, *Impatiens noli-tangere*, *Melandrium dioicum*, *Stachys palustris* и *Urtica dioica*. В группе неморальных растений впервые отмечены *Actaea spicata*, *Asarum europaeum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Epipactis helleborine*, *Festuca gigantea*, *Galium odoratum*, *Milium effusum*, *Pulmonaria obscura*. Все неморальные виды для своего приживания выбирают преимущественно приствольные повышения, иногда – валёж, осоковые кочки и «настил». На этих же микросайтах селятся бореальные виды: *Circaea alpina*, *Daphne mezereum*, *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Chimaphila umbellata*, *Rubus idaeus*. В темных парцеллах большая часть высокотравных видов представлена особями пониженной жизненности: *Athyrium filix-femina*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum*, *Ligularia sibirica*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Veronica longifolia* и др. (прил. V.1.4.1). В темных парцеллах произрастают редкие виды сосудистых растений, часть из которых занесена в Красные книги РФ и Брянской области: *Carex loliacea*, *Chimaphila umbellata*, *Corallorrhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum*, *Epipactis helleborine*, *Juniperus communis*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos*, *Melandrium dioicum*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera bifolia* и др. (Харлампиева и др., 2011; Харлампиева, 2012; прил. V.8).

Темные парцеллы высокотравного ельника характеризуется максимальным участием мохообразных: среднее проективное покрытие составляет 85%, а индекс разнообразия Симпсона, показатели видового богатства и видовой насыщенности отличаются наибольшими значениями. Так, на одиннадцати площадках сообщества отмечено 30 видов мохообразных, в среднем по 21 виду на 100 м² (табл. 5.3). Это определяется тем, что в темных парцеллах хорошо развита микросайтная структура, пригодная для поселения мохообразных. В спектре по субстратной приуроченности по-прежнему господствуют эпиксилы, немного увеличивается доля эпифитов (*Cirriphyllum piliferum*, *Serpoleskea subtilis*, *Thuidium assimile*).

Светлые парцеллы (рис. 5.10; прил. V.6). Это «окна» в ельнике высокотравном, где отсутствует сомкнутый ярус древостоя. Одна часть «окон» формируются на месте вывалов одного или нескольких деревьев, другая часть представляет собой участки травяного болота, которые не успели зарости древесной растительностью. «Окна» второй группы

приурочены к наиболее глубоким участкам болота (табл. 5.1). Разница в толщине торфа – фактор, который, видимо, не позволил к моменту изучения сомкнуться древесным растениям. Площадь «окон» от 30 до 300 м², а средний размер одного «окна» – 140 м². Суммарная площадь всех «окон» 26% от сообщества. Средняя освещенность в «окнах» на уровне травяного покрова 46.3% от полной (табл. 5.4; рис. 5.6). Здесь в отличие от темных парцелл переувлажненный торфянистый субстрат занимает почти всю поверхность почвенного покрова, поскольку еще не сформирован настил из поверхностных корней деревьев, а валёж, ольховые кочки и другие микросайты занимают небольшую поверхность. Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам показала, что «окна» лучше освещены, характеризуются большей влажностью и кислотностью почвы, нежели сомкнутые группировки деревьев (рис. 5.2). Такое своеобразие экологических условий проявляется во флористическом составе светлых парцелл. По результатам ординации геоботанических описаний видно, что светлые парцеллы высокотравного ельника образуют самостоятельное довольно рыхлое скопление в верхней левой части диаграммы немного ниже темных парцелл (рис. 5.3, IVb).

В светлых парцеллах низкая сомкнутость (0.1-0.6) яруса кустарников и подроста деревьев. В этом ярусе чаще всего встречаются виргинильные особи *Picea abies* и *Alnus glutinosa*, а также светолюбивый кустарник *Salix cinerea*. Иногда попадает эвтрофное дерево *Salix pentandra*. Здесь встречаются кустарники и подрост деревьев, характерные для темных парцелл. Они, также как и *Picea abies* с *Alnus glutinosa*, приживаются на микроповышениях рельефа – на валёже, осоковых и ольховых кочках. Однако большинство особей доживает только до имматурного состояния. По сравнению с темными парцеллами в «окнах» хорошо развит травяной ярус: среднее покрытие 90%, а средняя высота 1.2 м. В нем абсолютное доминирование принадлежит высокотравным видам: *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Filipendula ulmaria* и др.

Показатели флористического разнообразия в светлых парцеллах одни из самых высоких в рассматриваемом ряду сообществ. На одиннадцати площадках отмечено 116 видов сосудистых растений, а на 100 м² насчитывается в среднем 63.4 вида (табл. 5.2). Такое повышение разнообразия по сравнению с темными парцеллами определяется высокой освещенностью: за счет светолюбивых видов расширяется видовой состав травяно-болотной, влажно-луговой и черноольховой групп (рис. 5.8). В травяно-болотной появляются *Angelica palustris*, *Carex disticha*, *C. riparia*, *Naumburgia thyrsiflora* и др., во влажно-луговой – *Anthriscus sylvestris*, *Carex flava*, *Dactylis glomerata*, *Succisa pratensis*, *Trisetum sibiricum*, *Veratrum lobelianum*, *Vicia cracca* и др., в черноольховой группе – *Geranium palustre*, *Valeriana officinalis* и др. (прил. V.1.4.2). В светлых парцеллах обнаружены редкие виды сосудистых растений, часть из которых занесена в Красные книги РФ (2008) и

Брянской области (2004): *Angelica palustris*, *Carex loliacea*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Epipactis helleborine*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos*, *Melandrium dioicum*, *Trisetum sibiricum* и др.

В «окнах» участие синузии мохообразных меньше, чем в сомкнутых группировках деревьев: среднее проективное покрытие составляет всего 50%, на одиннадцати площадках сообщества выявлено 30 видов, в среднем по 16 видов на 100 м² (табл. 5.3). С одной стороны, это связано с тем, что ярус мохообразных не выдерживает угнетающего влияния высокотравья. С другой стороны, с тем, что здесь площадь «настила» и приствольных повышений значительно меньше, чем в сомкнутых группировках деревьев. В спектре по субстратной приуроченности по-прежнему господствуют эпиксилы.

Можно ожидать, что по мере развития подроста *Picea abies*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и его выхода в верхний ярус «окна» затянутся древостоем и превратятся в темные парцеллы, а над торфяной залежью сформируется «настил» из поверхностных корней деревьев.

В 1955 году часть высокотравного ельника была вырублена. На этом месте сформировался высокотравный черноольшаник (рис. 5.11; прил. V.7). По особенностям подроста и флористического состава это сообщество делится на две части: 1) высокотравный ольшаник, который расположен вблизи высокотравного ельника; 2) высокотравный ольшаник, который расположен вдали от высокотравного ельника. Рассмотрим эти особенности.

Высокотравный черноольшаник вблизи высокотравного ельника (рис. 5.1). Сплошные рубки изменили пространственную структуру сообщества. *Alnus glutinosa*, доминант яруса древостоя, сформировала сомкнутый полог, под которым средняя освещенность в течение дня составляет 5.0% от полной (табл. 5.4; рис. 5.6). На 1 га насчитывается всего шесть «окон» площадью от 70 до 230 м². Это только 9% от сообщества. Средний размер «окна» 150 м². Дegradiрует структура микросайтов. В почвенном покрове «настил» из корней деревьев практически полностью разрушен, поскольку в сообществе целиком была вырублена *Picea abies*, поверхностная корневая система которой в основном формировала «настил» и поддерживала его структуру. В ольшанике в два раза меньше площадь микросайтов, которые в своем происхождении связаны с вывалами деревьев: валёжа, вывальных бугров и западин. Господство переходит к переувлажненным торфяным почвам, а также к древесным кочкам. Последние сформировались на основе пневой поросли *Alnus glutinosa*. В результате меняется экологическая ситуация: на долю заболоченных почв приходит 75% процентов площади почвенного покрова. Недаром, обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам показала увеличение влажности субстрата. Это отражается на видовом составе сообщества. Результаты ординации показывают, что сообщество четко отграничено от высокотравного ельника и образует плотное скопление в нижнем левому углу диаграммы (рис. 5.3, V).

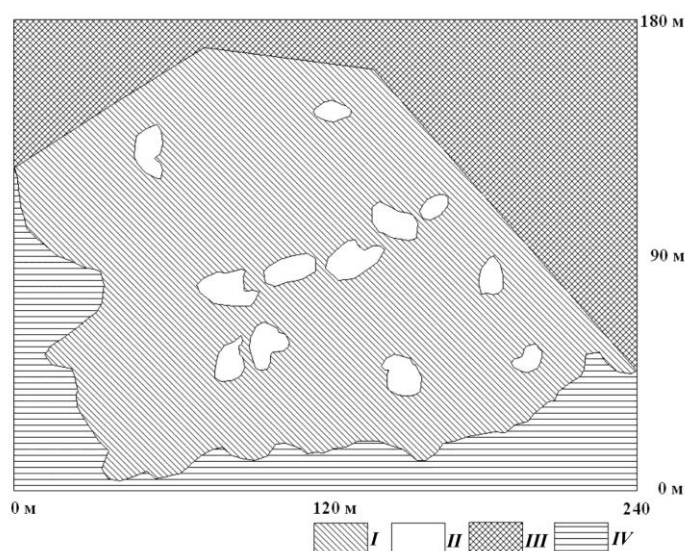


Рисунок 5.11 – Горизонтальная структура черноольшаника высокотравного на низинном болоте

I – заболоченный высокотравный черноольшаник с сомкнутым древесным ярусом, *II* – «окна» в древесном ярусе, *III* – ельник высокотравный, *IV* – березняк неморального состава. По горизонтали и вертикали – протяженность закартированного сообщества в метрах

Анализ видового состава, а также онтогенетических спектров и численности ценопопуляций видов деревьев, показывает, что сообщество находится в сукцессионном состоянии. Так, в ярусе древостоя доминируют виды реактивной стратегии – *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*. В единичном числе примешиваются реактивная *Populus tremula* и толерантно-конкурентная *Picea abies*. Средняя сомкнутость крон древостоя 0.7. За пятьдесят лет, которые прошли после сплошной рубки, в ценопопуляциях *A. glutinosa* и *P. abies* сформировался устойчивый оборот поколений, в их спектре представлены все онтогенетические состояния – от ювенильных до старых генеративных особей. В ценопопуляции светолюбивых *Populus tremula* и *Betula pubescens* из-за низкой освещенности прекратилось приживание молодого поколения, их онтогенетическая структура становится регрессивной (рис. 5.12; прил. V.2.5).

Сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев всего 0.2. В подросте, помимо *Alnus glutinosa* и *Picea abies*, встречаются поздне-сукцессионные виды низинных болот *Fraxinus excelsior*, *Padus avium* и *Ulmus glabra*. Семенные особи *Fraxinus excelsior* приживается на торфяно-перегнойном субстрате и на повышениях микрорельефа – на ольховых и осоковых кочках, а также на валёже. Семена *Ulmus glabra* прорастают только на повышениях микрорельефа. Подрост *Padus avium* представлен исключительно особями вегетативного происхождения, которые формируются на гипогенных ксилоризомах, представляющие собой многолетние одревесневающие подземные корневища. Эти особи осваивают и торфяно-перегнойный субстрат и повышения микрорельефа. Популяции *F. excelsior*, *U. glabra* и *P. avium* инвазионного типа. В сообществе встречен подрост деревьев, который нетипичен для низинных болот: *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Sorbus aucu-*

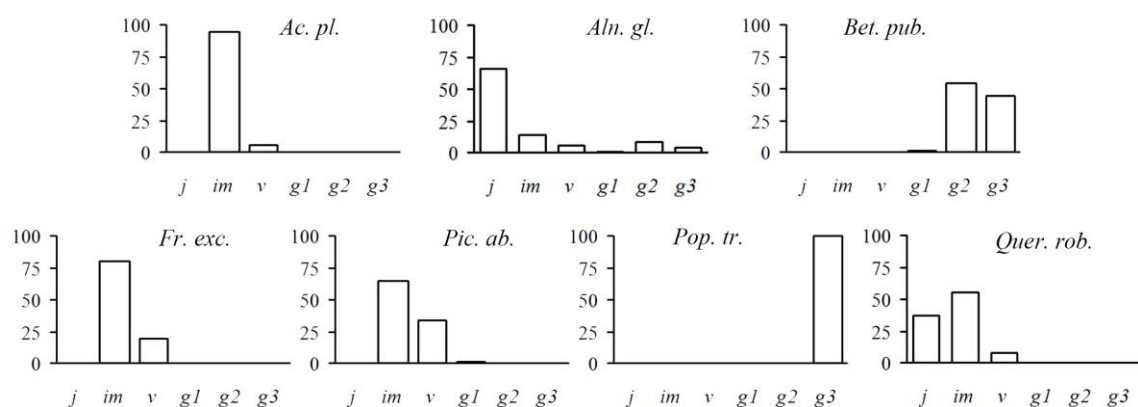


Рис. 5.12. Онтогенетический спектр популяций древесных видов в высокотравном черноольшанике вблизи ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Ac. pl.* – *Acer platanoides*, *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*, *Bet. pub.* – *Betula pubescens*, *Fr. exc.* – *Fraxinus excelsior*, *Pic. ab.* – *Picea abies*, *Pop. tr.* – *Populus tremula*, *Quer. rob.* – *Quercus robur*

paria, *Tilia cordata*. Их семена заносят в основном птицы из неморальной дубравы, которая расположена на удалении 100-150 м. У *Q. robur*, *A. platanoides* и *T. cordata* онтогенетический спектр фрагментарного типа, а у *S. aucuparia* – инвазионного. Виды кустарников представлены популяциями как полночленными левосторонними (*Salix cinerea* и *Frangula alnus*), так и фрагментарными (*Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Daphne mezereum*, *Viburnum opulus*).

В травяном ярусе преобладает высокотравье с покрытием 95%. Доминируют несколько видов: *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris*. Показатели флористического разнообразия в высокотравном черноольшанике несколько меньше по сравнению со светлыми парцеллами («окнами») ельника. На одиннадцати площадках отмечено 98 видов сосудистых растений, а на 100 м² насчитывается в среднем 60.7 видов (табл. 5.2). По сравнению с предыдущим сообществом в черноольшанике не встречены из травяно-болотных видов *Angelica palustris*, *Carex disticha*, *Cirsium palustre*, *Lythrum salicaria*, *Naumburgia thyrsiflora* и др., из черноольховых – *Carex loliacea*, *Myosoton aquaticum*, *Geranium palustre*, *Valeriana officinalis*, из влажно-луговых – *Cardamine dentata*, *Polemonium caeruleum*, *Succisa pratensis*, *Veratrum lobelianum*, *Veronica longifolia* и др. С разрушением «настила» в сообществе уменьшилось участие неморальных и бореальных видов: из состава ценоза исчезли *Actaea spicata*, *Chimaphila umbellata*, *Convallaria majalis*, *Cypripedium calceolus*, *Galium odoratum*, *Milium effusum*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*; уменьшились покрытие и встречаемость *Aegopodium podagraria*, *Epipactis helleborine*, *Festuca gigantea*, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Rubus saxatilis*, *Viola mirabilis*. В этом сообществе на пять видов меньше редких сосудистых растений, чем в высокотравном

ельнике: *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum*, *Epipactis helleborine*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos*, *Melandrium dioicum*, *Trisetum sibiricum* (прил. V.1.5).

В сообществе из-за разрушения структуры микросайтов сокращается участие си-
нузии мохообразных: среднее проективное покрытие составляет всего 40%, на одиннадца-
ти площадках сообщества выявлено только 17 видов, в среднем по 13.5 видов на 100 м²
(табл. 5.3). Это приводит к уменьшению значений индекса разнообразия Симпсона. В
спектре по субстратной приуроченности по-прежнему господствуют эпиксилы. Здесь
впервые отмечены *Brachythecium rutabulum* и *Rhytidiadelphys triquetrus* (прил. V.1.5).

Высокотравный черноольшаник вдали высокотравного ельника (рис. 5.1). Про-
странственная структура сообщества аналогична предыдущему ценозу. Из-за сплошной
рубки, которая была проведена в 1955 году, порослевая и быстрорастущая *Alnus glutinosa*
сформировала сплошной полог с сомкнутостью крон 0.7. В верхнем ярусе практически
нет окон, которые сформировались на месте вывалов деревьев. Это связано с тем, что в
ценопопуляции *A. glutinosa* еще не сформировались старые генеративные растения (рис.
5.13; прил. V.2.6). В результате средняя освещенность на уровне травяного покрова со-
ставляет всего 4.2% от полной (табл. 5.4; рис. 5.6). Также как и в предыдущем сообществе

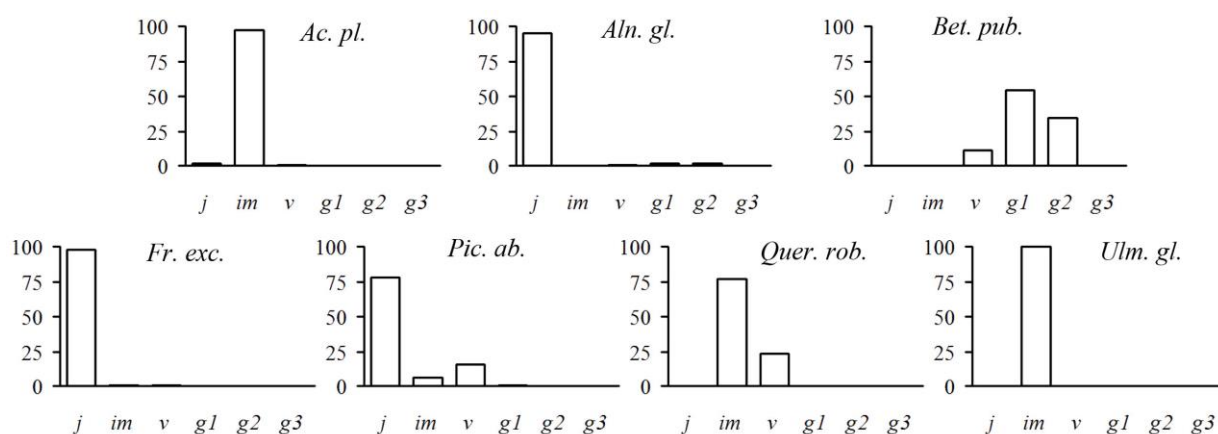


Рис. 5.13. Онтогенетический спектр популяций древесных видов в высокотравном
ольшанике вдали от высокотравного ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха».

Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей соответствующего онтогенетического состояния. *Ac. pl.* – *Acer platanoides*, *Aln. gl.* – *Alnus glutinosa*,
Bet. pub. – *Betula pubescens*, *Fr. exc.* – *Fraxinus excelsior*, *Pic. ab.* – *Picea abies*,
Quer. rob. – *Quercus robur*, *Ulm. gl.* – *Ulmus glabra*

в почвенном покрове доминируют переувлажненные торфяные почвы и кочки *A. glutinosa*.
Здесь значительно участие микросайтов в виде осоковых кочек *Carex cespitosa* и *C. appropinquata*. Отмечено небольшое число валёжин, которые относятся в основном к начальным стадиям разложения. Обработка геоботанических описаний показала, что среди лесных сообществ черноольшаник отличается максимальными значениями влажности субстрата и богатства почвы азотом. Результаты ординации показывают, что сообщество

образует четкое скопление в нижнем левом углу диаграммы и примыкает к предыдущему сообществу (рис. 5.3).

Некоторая геоботаническая обособленность этого черноольшаника от предыдущего определяется тем, что он находится на удалении 200-300 м от высокотравного ельника, который поставляет диаспоры растений, необходимые для восстановления сообщества. Отдаленное расположение сообщества определяет относительно низкие темпы демутиации. Во-первых, за 60 лет сформировались только инвазионные популяции *Picea abies* с меньшей численностью особей (рис.5.13). Во-вторых, видовое разнообразие сосудистых растений за пол века восстановилось всего на 72% от потенциально возможного. В тоже время в сообществе, который соседствует с ельником, сосудистые растения восстановились на 84%. В-третьих, состав бореальных и неморальных видов по сравнению с предыдущим сообществом восстановился только на 69%. В составе бореальных растений не отмечены *Malaxis monophyllos*, *Molinia caerulea*, *Trientalis europaea*, среди неморальных растений отсутствуют *Adoxa moschatellina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dryopteris filix-mas*, *Epipactis helleborine*, *Polygonatum multiflorum*, *Tilia cordata*, *Viola mirabilis*. Это связано также с тем, что здесь чрезвычайно низка площадь относительно мезоморфных микросайтов в виде приствольных повышений и «настила», благоприятных для поселения бореальных и неморальных видов. Из редких видов растений в этом ольшанике встречено только три вида: *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum* и *Trisetum sibiricum* (прил. V.1.6).

Удаленность сообщества от высокотравного ельника отражается и на темпах восстановления синузии мохообразных. Во-первых, по сравнению с черноольшаником, который непосредственно примыкает к ельнику, покрытие мохообразных в три раза меньше. Во-вторых, видовое разнообразие мохообразных за пол века восстановилось только на 47% от потенциально возможного, тогда как в ольшанике, который находится в соседстве с ельником, мохообразные восстановились на 57%.

Заключение. В работе описаны некоторые возможные варианты развития растительных сообществ на низинных болотах. Показано, что за 40 лет после прекращения сенокосения открытые разнотравно-осоковые болота в ходе автогенной сукцессии превращаются или в разреженные или в сомкнутые разнотравно-осоковые березово-еловые леса с *Pinus sylvestris*. Первый вариант сообществ развивается, как правило, вдали от высокотравного ельника, а второй – вблизи. Высокотравный ельник – это источник диаспор позднесукцессионных видов растений. Эти диаспоры необходимы для развития (сукцессий) лесных сообществ. Со временем в обоих ценозах *Pinus sylvestris* стареет и выпадет, *Betula pubescens* сокращает свое участие, а господствующие позиции занимает *Alnus glutinosa* и *Picea abies*. В результате оба варианта березово-елового леса превращаются в разновозрастный высокотравный ельник.

Разновозрастный высокотравный ельник, сформированный на низинном болоте, можно считать близким к климаксному сообществу. Об этом свидетельствует ряд признаков. Первый признак – полночленность видового состава древесной синузии. В ельнике представлены все виды деревьев, ареал которых проходит через Неруссо-Деснянское полесье и экологические потребности которых соответствуют экотопу низинных болот: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies* и *Ulmus glabra*. Второй признак – устойчивый оборот поколений в популяциях основных деревьев-эдификаторов (*Alnus glutinosa* и *Picea abies*). Можно ожидать, что со временем в этом ельнике полночленные популяции сформируются и у других видов деревьев. Третий признак – выраженная парцеллярная структура сообщества, в которой чередуются «окна» (светлые парцеллы) и сомкнутые группировки деревьев (темные парцеллы). В отличие от водораздельных лесов, одна часть «окон» формируются на месте вывалов одного или нескольких деревьев, а другая часть представляет собой участки травяного болота, не заросшие древесной растительностью. «Окна» второй группы, как правило, приурочены к наиболее глубоким участкам болота. Четвертый признак – развитая структура микросайтов в почвенном покрове. В высокотравных лесах на низинных болотах эта структура помимо валежа, вывальных бугров и вывальных ям включает «настил» из густопереплетенных поверхностных корней деревьев, приствольные повышения, осоковые и ольховые кочки. Пятый признак – наибольшее видовое и эколого-ценотическое разнообразие среди изученных лесных сообществ на низинных болотах. Это определяется развитой парцеллярной и микросайтной структурами. Шестой признак – в сообществе высокотравного ельника сохранилось большое число популяций редких видов растений, многие из которых занесены в Красные книги Брянской области и РФ. Проведенное исследование показывает, что флористический состав высокотравного ельника, видимо, близок к потенциальному. Это сообщество можно считать эталонным для лесов на низинных болотах центральной части Европейской России.

Часть площади высокотравного ельника была вырублена 60 лет назад. На его месте сформировался высокотравный черноольшаник, который в настоящее время находится в сукцессионном состоянии. На это указывает группа признаков. Первый признак – неполночленность видового состава древесной синузии. Представлены не все виды деревьев, ареал которых проходит через Неруссо-Деснянское полесье и экологические потребности которых соответствуют экотопу низинных болот. На большей площади послерубочного черноольшаника встречаются только *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и *Picea abies*. Вторым признаком – отсутствие устойчивого оборота поколений в ценопопуляциях большинства видов деревьев. Ценопопуляции деревьев, особенно позднесукцессионных (*Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Ulmus glabra*), характеризуются или инвазионной, или

фрагментарной онтогенетической структурой. Третий признак – в пространственной структуре сообщества слабо выражена парцеллярная мозаика в виде «окон» возобновления, которые сформированы на месте вывалов старых деревьев. Четвертый признак – в напочвенном покрове ограничен набор микросайтов. Они представлены в основном ольховыми и осоковыми кочками, расположенными среди переувлажненных торфяных почв, которые господствуют по площади. Пятый признак – относительно небольшое видовое и эколого-ценотическое разнообразие. В послерубочных черноольшаниках значения видового богатства, видовой насыщенности и индекса разнообразия Симпсона меньше, чем в ельнике высокотравном. Для черноольшаников характерно меньшее число эколого-ценотических групп растений. Темпы восстановления видового разнообразия черноольшаников зависят от дальности их расположения от высокотравного ельника. Чем ближе расположен черноольшаник к ельнику, тем быстрее восстанавливается его видовое разнообразие.

ГЛАВА 6

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЕЛЬНИКЕ ВЫСОКОТРАВНОМ НА НИЗИННОМ БОЛОТЕ

Оценка состояния ценопопуляций и знание особенностей их взаимодействия друг с другом необходимы для понимания механизмов устойчивого существования растительных сообществ и закономерностей их сукцессионных смен (Работнов, 1950б; Возрастной ..., 1974; Марков, 1986; Восточноевропейские ..., 1994; Смирнова и др., 2001). Популяционный подход используется для анализа структуры и динамики растительных сообществ (Заугольнова, 1977; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Злобин, 2009). Помимо этого, состояние ценопопуляций в конкретных сообществах необходимо знать для разработки рекомендаций по охране редких видов растений. При оценке степени отклонения ценопопуляций от устойчивого состояния, при котором осуществляется нормальный оборот поколений, можно использовать представления отечественных демографов растений о характерном онтогенетическом спектре, а также об элементарной демографической единице (ЭДЕ). Характерный онтогенетический спектр – это определенное соотношение численности разных онтогенетических групп, которое обусловлено биологическими свойствами видов. При этом соотношении обеспечивается непрерывный оборот поколений (Заугольнова, 1994). Считается, что реальный онтогенетический спектр в наибольшей степени совпадает с характерным в климаксных сообществах. В ценозах, нарушенных человеком, онтогенетическая структура ценопопуляций, как правило, отклонена от характерного и не похожа на него (Ценопопуляции ..., 1976; Смирнова, 1987; Евстигнеев и др., 1992, 1993; Восточноевропейские ..., 1994). ЭДЕ – наименьшая единица популяционного уровня, которая представляет собой множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории (Заугольнова и др., 1993; Смирнова, 1998). Для анализа ценопопуляций в российской литературе используется представление о биологическом возрасте, или онтогенетических состояниях, растений (Ценопопуляции ..., 1988).

В этой главе приводится оценка состояния ценопопуляций трех модельных видов растений: *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ. и *Poa remota* Forsell. Выявлен характерный онтогенетический спектр ценопопуляций этих видов и оценены размеры их ЭДЕ.

6.1. *Ligularia sibirica*

Изучение *L. sibirica* в слабонарушенных высокотравных ельниках на низинных болотах позволило выявить характерный онтогенетический спектр его популяций. По соотношению онтогенетических групп этот спектр относится к центрированному, в котором преобладают виргинильные и молодые генеративные растения (рис. 6.1.1, а; табл. 6.1.3). Демографы растений показали, что такой спектр характерен для видов, у которых слабо

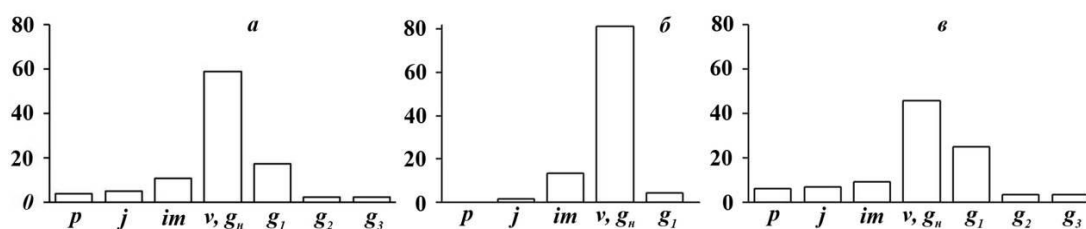


Рисунок 6.1.1 – Онтогенетический состав ценопопуляции и популяционных локусов *Ligularia sibirica* в ельнике высокотравном на низинном болоте

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – доля особей, %. *a* – ценопопуляция, *б* – популяционные локусы в темных парцеллах, *в* – популяционные локусы в светлых парцеллах. Онтогенетические состояния особей: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – им-матурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – зрелое генеративное, *g₃* – старое гене-ративное, *g_n* – временно нецветущее

выражен период старения и преобладает семенное размножение (Ценопопуляции ..., 1988). При этой структуре спектра в ценопопуляции *L. sibirica* осуществляется нормаль-ный оборот поколений. Об этом свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, полно-членность онтогенетического состава, в котором представлены все возрастные группы. Во-вторых, относительно высокая численность популяции: на 100 м² насчитывается 256 особей. Методом увеличивающихся площадок определены размеры элементарной демо-графической единицы *L. sibirica*: минимальная площадь – 19 м², а минимальная числен-ность – 80 особей (табл. 6.1.1). Именно на площади этого размера и только при этой чис-ленности может сформироваться центрированный онтогенетический спектр популяции с полным набором возрастных состояний от проростков до старых генеративных особей. Для ценопопуляции *L. sibirica* характерен относительно небольшой коэффициент вариа-ции численности (табл. 6.1.2). Это свидетельствует об относительной экологической од-нородности микроместообитаний (микросайтов), которые он осваивает. Преимущественно *L. sibirica* произрастает на «настиле» из поверхностных корней деревьев. Этот микросайт в высокотравном ельнике занимает большую площадь и существует довольно длительное время (пока на его месте не возникнет ВПК).

Таблица 6.1.1 – Размеры элементарных демографических единиц (ЭДЕ) для ценопопуляций модельных видов растений

Показатели	Названия видов		
	<i>Ligularia sibirica</i>	<i>Melandrium dioicum</i>	<i>Poa remota</i>
Минимальная площадь ($M \pm m_M$), м ²	19.0±0.45	4.8±0.20	1.0±0.00
Минимальная численность ($M \pm m_M$), особей	80.2±1.96	689.6±75.07	181.6±22.67

Примечание. *M* – среднее значение, *m_M* – стандартная ошибка средней

Таблица 6.1.2 – Некоторые статистические показатели ценопопуляций модельных видов растений, произрастающих в высокотравном ельнике на низинном болоте

Вид	<i>N</i>	<i>CV</i>	σ	$M \pm m_M$
<i>Ligularia sibirica</i>	72	88.73	2.38	2.7±0.28
<i>Melandrium dioicum</i>	37	138.57	191.45	138.2±31.47
<i>Poa remota</i>	31	129.78	466.54	359.5±83.79

Примечание. *N* – объем выборки, *CV* – коэффициент вариации, σ – среднее квадратичное отклоне-ние, *M* – среднее значение (численность особей на 1 м²), *m_M* – стандартная ошибка средней

Изучаемая ценопопуляция *L. sibirica* состоит из двух групп популяционных локусов. Это связано с тем, что высокотравный ельник на низинном болоте отличается неоднородностью пространственной структуры. В сообществе выражено два варианта парцелл: темные и светлые (см. гл. 5). Различия в экологическом режиме парцелл отражаются на структуре популяционных локусов.

Темные парцеллы – это сомкнутые группировки взрослых деревьев и их подроста площадью от 200 до 500 м². Под пологом темных парцелл средняя освещенность на уровне травяного покрова составляет всего 2% от полной. При этом уровне светового довольствия особи *L. sibirica* не способны пройти все этапы онтогенеза: их развитие останавливается в виргинильном онтогенетическом состоянии. В результате в темных парцеллах из-за низкой освещенности формируются популяционные локусы инвазионного типа (рис. 6.1.1, б) с относительно низкой численностью: 189 особей на 100 м² (табл. 6.1.3). В онтогенетических спектрах присутствуют только молодые особи. Единичные молодые плодоносящие растения встречаются исключительно на освещенной стороне темных парцелл. На остальной площади этих парцелл световой режим не позволяет особям сформировать генеративные побеги и дать потомство. В результате популяционные локусы в темных парцеллах пополняются преимущественно за счет притока семян из окружающих участков – «окон». Молодые особи, появляющиеся из семян, за 3-4 года проходят начальные этапы развития (*p*, *j* и *im*) и накапливаются в виргинильном онтогенетическом состоянии. Как правило, после нескольких лет прозябания в условиях светового дефицита виргинильные растения погибают, не дождавшись улучшения освещенности. Локусы *L. sibirica*, которые сформировались под пологом темных парцелл, выполняют функцию популяционного буфера. Он реализуется при увеличении освещенности во время образования «окна» в верхнем ярусе.

Таблица 6.1.3 – Онтогенетический состав и плотность (среднее число особей на 1 м²) ценопопуляции и популяционных локусов *Ligularia sibirica* в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Единица измерения	Онтогенетические состояния							Всего особей
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v, g_n</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	
Ценопопуляция ¹								
Абс.число	7	9	20	108	32	4	4	184
%	3.8	4.9	10.8	58.7	17.4	2.2	2.2	100.0
Плотность	0.10	0.12	0.28	1.50	0.44	0.06	0.06	2.56
Популяционные локусы в светлых парцеллах ²								
Абс.число	7	8	11	53	29	4	4	116
%	6.0	6.9	9.4	45.7	25.0	3.5	3.5	100.0
Плотность	0.19	0.22	0.31	1.47	0.81	0.11	0.11	3.22
Популяционные локусы в темных парцеллах ³								
Абс.число	—	1	9	55	3	—	—	68
%	—	1.5	13.2	80.9	4.4	—	—	100.0
Плотность	—	0.03	0.25	1.53	0.08	—	—	1.89

Примечание. ¹ – проанализировано 72 площадки по 1 м², ² – проанализировано 36 площадок по 1 м², ³ – проанализировано 36 площадок по 1 м². Онтогенетические состояния особей: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – зрелое генеративное, *g₃* – старое генеративное, *g_n* – временно нецветущее

Светлые парцеллы – это «окна» (прогалины) в лесном пологе, которые сформировались на месте вывалов нескольких старых деревьев. Площадь светлых парцелл от 100 до 300 м². После образования «окна» средняя освещенность на уровне травяного покрова возрастает до 40% от полной. Этот уровень светового довольствия достаточен *L. sibirica* для плодоношения и прохождения всех этапов онтогенеза – от проростков до старых генеративных особей. Присутствие в светлых парцеллах относительно большого числа плодоносящих растений обеспечивает постоянное пополнение локусов *L. sibirica* молодыми особями. Благодаря этому в прогалинах формируется полночленный онтогенетический спектр (рис. 6.1.1, в). Численность особей *L. sibirica* в «окнах» почти в два раза больше, чем в темных парцеллах: на 100 м² насчитывается 322 особи (табл. 6.1.3). Другими словами, в светлых парцеллах локусы *L. sibirica* характеризуются устойчивым оборотом поколений.

По мере зарастания прогалин в лесном пологе освещенность на уровне травяного покрова снова уменьшается, из популяционных локусов *L. sibirica* выпадают генеративные растения, а полночленный онтогенетический спектр опять превращается в инвазионный. Дальнейшее развитие локусов сдерживается низкой освещенностью. Таким образом, для поддержания популяций *L. sibirica* в устойчивом состоянии необходимо, чтобы в лесном сообществе постоянно в спонтанном режиме формировались «окна» с достаточной освещенностью.

6.2. *Melandrium dioicum*

В слабонарушенном высокотравном ельнике выявлен характерный онтогенетический спектр ценопопуляций *M. dioicum*. По соотношению онтогенетических групп этот спектр относится к левостороннему, в котором преобладают ювенильные растения (рис. 6.2.1, а; табл. 6.2.1). При этой структуре спектра в ценопопуляции *M. dioicum* осуществляется нормальный оборот поколений. Об этом свидетельствуют: 1) полночленный онтогенетический состав, в котором представлены все возрастные группы; 2) высокая численность ценопопуляции: на 1 м² насчитывается 138 особей (табл. 6.2.1). Самоподдержание ценопопуляции осуществляется семенным способом. *M. dioicum* отличается высокой семенной продуктивностью. На одной особи может сформироваться до 5600 семян. Обильное плодоношение обеспечивает массовое появление проростков и ювенильных растений. Однако большая часть растений не доживает до имматурного состояния. Если в ценопопуляции на одном квадратном метре насчитывается около ста проростков и ювенильных особей, то имматурных – только двадцать. При этом число ювенильных особей больше, чем проростков. Это связано с тем, что популяции учитывали в конце лета. К этому времени большая часть проростков перешла в ювенильное состояние. Для *M. dioicum* определены размеры элементарной демографической единицы: минимальная площадь – 5 м², а минимальная численность – 690 особей (табл. 6.1.1). На площади этого размера и при этой

численности может сформироваться левосторонний спектр ценопопуляции с полным набором онтогенетических состояний. Для ценопопуляции *M. dioicum* характерен относительно большой коэффициент вариации численности (табл. 6.1.2). Это свидетельствует о значительной экологической неоднородности микроместообитаний, которые осваивает *M. dioicum*. Наиболее высокая численность особей создается на оголенных участках рыхлой торфяной почвы – западинах (ямах), возникших в результате вывалов деревьев, на вывальных буграх (прил. III.13), а также на валёжинах последней стадии разложения. Эти микросайты отличаются коротким временем существования. На остальных микросайтах *M. dioicum* представлена единичными особями.

Непрерывный оборот поколений в ценопопуляции *M. dioicum* поддерживается благодаря циклическому развитию ее популяционных локусов. В развитии популяционных локусов выделяется три этапа: 1) молодые локусы, 2) зрелые локусы, 3) старые локусы.

Молодые популяционные локусы. Они находятся в инвазионном состоянии: представлены особи только прегенеративного периода. Молодые локусы формируются из семян, которые поступили с прилегающих участков. Семена, попав на благоприятный субстрат, начинают активно прорастать. Период покоя может быть достаточно коротким: созревшие семена могут прорасти этим же летом. Наибольшая плотность проростков и ювенильных растений отмечена на вывальных буграх, западинах (если они не переувлажнены чрезмерно) и разлагающемся валёже. На отдельных метровых площадках насчитывается до 388 ювенильных особей. Средняя плотность популяционного локуса – 124 особи на 1 м². Онтогенетический спектр неполночленный, левосторонний, с максимумом на ювенильных растениях (табл. 6.2.1, рис. 6.2.1, б). В дальнейшем большая часть ювенильных растений погибает, и, следовательно, плотность имматурных и виргинильных растений снижается.

Зрелые (средневозрастные) популяционные локусы. Они представлены прегенеративными особями, а также молодыми и средневозрастными генеративными. Переход растений в генеративный период знаменует начало второго этапа в развитии популяционных локусов. Популяционные локусы находятся в нормальном состоянии: представлены особи почти всех онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр неполночленный (отсутствуют старые генеративные растения), левосторонний с максимумом на ювенильных особях (табл. 6.2.1; рис. 6.2.1, в). При сходстве онтогенетического состава популяционные локусы характеризуются различной численностью: от 8 до 444 особей на 1 м². Средняя плотность популяционного локуса – 112 особей на 1 м². В этих локусах проростки и ювенильные растения развиваются как из семян, занесенных с прилегающих участков, а также из семян от собственных плодоносящих особей.

Старые популяционные локусы. В этих локусах появляются старые генеративные растения. Популяционные локусы находятся в нормальном состоянии: представлены осо-

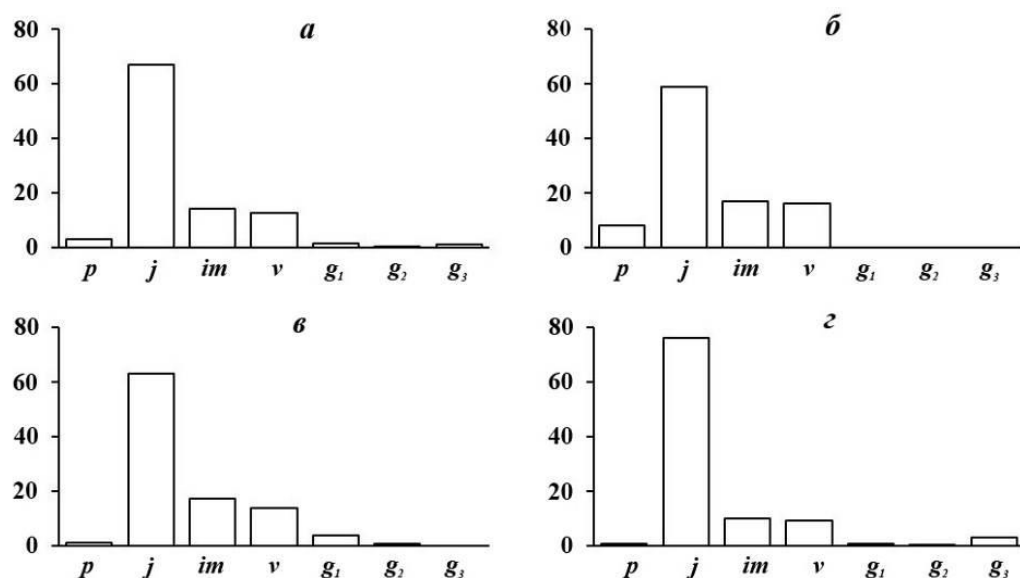


Рисунок 6.2.1– Онтогенетический состав ценопопуляции и популяционных локусов *Melandrium dioicum* в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей. *а* – ценопопуляция; *б* – молодые популяционные локусы; *в* – зрелые (средневозрастные) популяционные локусы; *г* – старые популяционные локусы. Онтогенетические состояния особей: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Таблица 6.2.1 – Онтогенетический состав и плотность (среднее число особей на 1 м²) ценопопуляции и популяционных локусов *Melandrium dioicum* в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Единица измерения	Онтогенетические состояния							Всего особей
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	
Ценопопуляция ¹								
Абс. число	160	3420	724	656	72	20	60	5112
%	3.1	66.9	14.2	12.8	1.4	0.4	1.2	100.0
Плотность	4.32	92.43	19.57	17.73	1.95	0.54	1.62	138.16
Молодые популяционные локусы ²								
Абс. число	132	948	272	260	—	—	—	1612
%	8.2	58.8	16.9	16.1	—	—	—	100.0
Плотность	10.15	72.92	20.92	20.00	—	—	—	124.00
Зрелые (средневозрастные) популяционные локусы ³								
Абс. число	16	916	248	204	56	12	—	1452
%	1.1	63.1	17.1	14.0	3.9	0.8	—	100.0
Плотность	1.23	70.46	19.08	15.69	4.31	0.92	—	111.69
Старые популяционные локусы ⁴								
Абс. число	12	1556	204	192	16	8	60	2048
%	0.6	76.0	9.9	9.4	0.8	0.4	2.9	100.0
Плотность	1.09	141.45	18.55	17.45	1.45	0.73	5.45	186.18

Примечание. ¹ – проанализировано 37 площадок по 1 м², ² – проанализировано 13 площадок по 1 м², ³ – проанализировано 13 площадок по 1 м², ⁴ – проанализировано 11 площадок по 1 м². Онтогенетические состояния особей: *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

би всех онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр полночленный, левосторонний, с максимумом на ювенильных особях. Среди плодоносящих растений максимум приходится на старые генеративные особи (табл. 6.2.1; рис. 6.2.1, г). Небольшое накопле-

ние старых генеративных особей, возможно, связано с вегетативным размножением, в результате которого из системы парциальных кустов образуются отдельные неомоложенные партикулы. Средняя плотность особей в популяционных локусах увеличивается и составляет 186 особей на 1 м². Это происходит в основном за счет накопления ювенильных растений, число которых возрастает благодаря увеличению числа плодоносящих особей.

6.3. *Poa remota*

В слабонарушенном высокотравном ельнике на низинном болоте выявлен характерный онтогенетический спектр ценопопуляций *P. remota*. Этот спектр левосторонний с максимумом на имматурных и виргинильных растениях (табл. 6.3.1; рис. 6.3.1, а). Ценопопуляция находится в нормальном состоянии, в ней осуществляется устойчивый оборот поколений. Об этом свидетельствуют два показателя: 1) полночленность онтогенетического состава; 2) высокая численность популяции: на 0.25 м² насчитывается 90 особей. Самоподдержание ценопопуляции осуществляется в основном вегетативным способом, реже – семенным. На долю ювенильных особей семенного происхождения приходится не

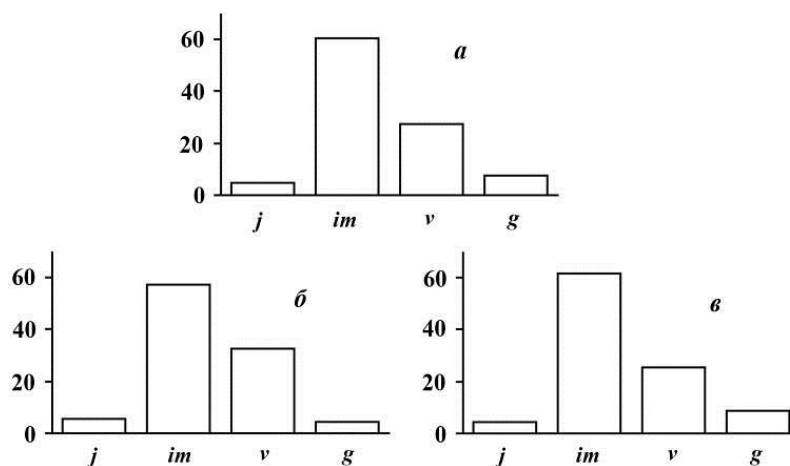


Рисунок 6.3.1 – Онтогенетический состав ценопопуляции и популяционных локусов *Poa remota* в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха» а – ценопопуляция; б – популяционные локусы, произрастающие на «настиле»; в – популяционные локусы, произрастающие на осоковых кочках (*Carex cespitosa*). По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей. Онтогенетические состояния особей: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное

более 0.3% от численности ценопопуляции. Относительно высокая численность и нормальный оборот поколений в ценопопуляции *P. remota* обеспечивается развитой микросайтной структурой сообщества. Так, особи *P. remota* чаще приживаются на «настиле», который сформировался из поверхностных густо переплетенных корней деревьев, а также на старых генеративных кочках *Carex cespitosa* (табл. 4.1.6). Для *P. remota* оценены размеры элементарной демографической единицы: минимальная площадь – 1 м², а минимальная численность – 182 особи (табл. 6.1.1). На площади этого размера и при этой численности может сформироваться левосторонний спектр популяции с полным набором онтогенетических состояний. Среди рассматриваемых видов ценопопуляции *P. remota* отличаются

средними значения коэффициента вариации численности (табл. 6.1.2). Это, видимо, свидетельствует о большей, чем у *Melandrium dioicum*, экологической однородности микро-сайтов, которые осваивает *P. remota*.

Таблица 6.3.1 – Онтогенетический состав и плотность (среднее число особей на 0.25 м²) ценопопуляции *Poa remota* в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Единица измерения	Онтогенетические состояния				Всего особей
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	
Ценопопуляция ¹					
Абс. число	132	1684	761	209	2786
%	4.8	60.4	27.3	7.5	100.0
Плотность	4.26	54.32	24.55	6.74	89.87
«Настил» ²					
Абс. число	44	444	253	33	774
%	5.7	57.4	32.7	4.2	100.0
Плотность	1.91	19.30	11.00	1.43	33.65
Осоковые кочки (<i>Carex cespitosa</i>) ³					
Абс. число	88	1240	508	176	2012
%	4.4	61.6	25.3	8.7	100.0
Плотность	11.00	155.00	63.50	22.00	251.50

Примечание. ¹ – проанализирована 31 площадка по 0.25 м², ² – проанализировано 23 площадки по 0.25 м², ³ – проанализировано 8 площадок по 0.25 м². Онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g* – генеративное

В высокотравном ельнике ценопопуляция *P. remota* состоит из двух типов популяционных локусов: 1) популяционные локусы на «настиле»; 2) популяционные локусы на осоковых кочках. Между собой эти локусы существенно различаются по плотности особей и лишь незначительно по онтогенетическому составу.

Популяционные локусы на «настиле». Напомню, что «настил» представляет собой «каркас» из поверхностных корней деревьев и кустарников, который формируется над торфяной залежью (гл. 4). Он создает благоприятные экологические условия для поселения многих видов растений, в т.ч. для *P. remota*. Здесь его популяционные локусы находятся в нормальном состоянии, поскольку они представлены особями всех онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр полночленный, левосторонний с максимумом на имматурных и виргинильных особях (табл. 6.3.1, рис. 6.3.1, б). Плотность – 34 особи на 0.25 м². При этом онтогенетический состав *P. remota* на отдельных учетных площадках

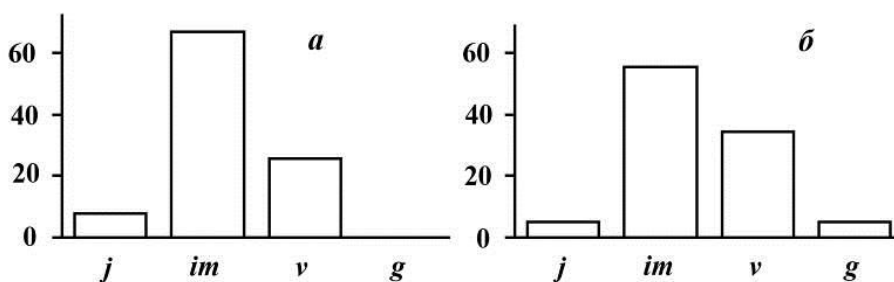


Рисунок 6.3.2 – Онтогенетический состав на отдельных учетных площадках *Poa remota*.

Микросайт – «настил» из поверхностных корней деревьев и кустарников

a – площадки, на которых представлены только прегенеративные особи, *б* – площадки, на которых представлены прегенеративные и генеративные особи. По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – процент особей

может сильно различаться. Так, встречаются площадки, которые состоят только из прегенеративных особей (рис. 6.3.2, а). Есть площадки, на которых присутствуют как прегенеративные, так и генеративные растения (рис. 6.3.2, б). На последних площадках численность более чем в два раза выше, чем на предыдущих. Это связано с активным вегетативным разрастанием и размножением генеративных особей *P. remota*.

Популяционные локусы на осоковых кочках. Эти локусы формируются в том случае, если рядом с плодоносящей особью *P. remota* находится старая генеративная кочка *Carex cespitosa*, которая служит благоприятным субстратом для приживания семенных особей этого злака. Популяционные локусы на осоковых кочках, представленные особями всех онтогенетических групп, находятся в нормальном состоянии. Онтогенетический спектр полночленный, левосторонний с максимумом на имматурных и виргинильных особях (табл. 6.3.1, рис. 6.3.1, в). В отличие от локусов, развивающихся на «настиле», локусы на осоковых кочках отличаются большей плотностью. На кочках плотность особей *P. remota* почти в восемь раз выше, чем среди мохового покрова на «настиле». На значимое отличие численности популяционных локусов «настила» и осоковых кочек указывает нулевой коэффициент Манна-Уитни ($U=0$). Высокая плотность особей *P. remota* обусловлена тем, что дряхлеющее «тело» старой кочки *Carex cespitosa* содержит небольшое число собственных живых побегов, что в свою очередь благоприятствует приживанию и разрастанию разнообразных видов растений, в этом случае – *P. remota*. По сравнению с локусами «настила» в онтогенетическом спектре больше доля имматурных и генеративных особей, но ниже доля виргинильных растений (рис. 6.3.1).

Заключение. В этой главе приведена оценка состояния ценопопуляций трех модельных видов растений, произрастающих в слабонарушенном высокотравном ельнике на низинном болоте. Изучение их ценопопуляций в этом сообществе позволило определить характерные онтогенетические спектры. Так, спектр *Ligularia sibirica* по соотношению онтогенетических групп относится к центрированному типу, в котором преобладают виргинильные и временно нецветущие особи. А у *Melandrium dioicum* и *Poa remota* – к левостороннему типу, с той разницей, что у первого вида максимум приходится на ювенильные особи, а у второго – на имматурные и виргинильные.

Помимо этого, для ценопопуляций модельных видов определены размеры элементарных демографических единиц. Оценены два показателя: 1) минимальная площадь, на которой может осуществляться нормальный оборот поколений в популяциях; 2) минимальная численность особей, способная поддерживать этот оборот. У *L. sibirica* минимальная площадь составляет 19 м², в то время как у *M. dioicum* она ниже – 5 м², а у *P. remota* отмечено наименьшее значение – 1 м². Что касается минимальной численности, то наибольшие значения характерны для *M. dioicum* – 690 особей, для *P. remota* значение этого показателя ниже, оно равняется 182 особям, а у *L. sibirica* лишь 80 особям. Выяв-

ленные характерные спектры и размеры ЭДЕ этих видов можно использовать для оценки состояния их ценопопуляций в производных сообществах.

Изучение ценопопуляций трех модельных видов растений показало, что у *L. sibirica* в большей степени выражены черты конкурентной мощности⁴. Об этом свидетельствуют наибольшая площадь и минимальная численность ЭДЕ, а также минимальный коэффициент вариации численности ценопопуляции ($CV=89$). У *M. dioicum* в значительной мере выражены реактивные черты. Это подтверждается максимальным коэффициентом вариации численности ($CV=139$), небольшой площадью и максимальной численностью ЭДЕ. У *P. remota*, видимо, в большей степени проявляются черты фитоценотической толерантности. На это указывают средний коэффициент вариации численности ценопопуляции ($CV=130$), а также небольшие площадь и численность ЭДЕ.

⁴ Тип фитоценотически значимого поведения видов (конкурентная мощность, реактивность и фитоценотическая толерантность) дан в понимании О.В. Смирновой (1987).

Выводы

1. На протяжении всего онтогенеза *Ligularia sibirica* развивается как моноцентрическая биоморфа. У *L. sibirica* преобладает семенное размножение, в генеративном периоде возможна неспециализированная партикуляция. *Melandrium dioicum* с первых этапов жизни развивается как моноцентрическая биоморфа, а с g_3 -состояния – как неявнополицентрическая. В онтогенезе *M. dioicum* сочетается семенное и вегетативное размножение, однако первое преобладает. *Poa remota* в начале жизни развивается как моноцентрическая биоморфа, начиная с *im*-состояния формируется полицентрическая биоморфа. У *P. remota* преобладает вегетативное размножение.

2. Для модельных видов определен характерный онтогенетический спектр, который можно использовать для оценки состояния ценопопуляций в других сообществах. Характерный онтогенетический спектр *Ligularia sibirica* относится к центрированному типу с максимумом на v и g_1 -особях. У *Melandrium dioicum* и *Poa remota* характерный онтогенетический спектр принадлежит к левостороннему типу. У *M. dioicum* максимум приходится на j -особи, а у *P. remota* – на *im* и v -особи.

3. В высокотравных лесах на низинных болотах выделено девять типов микросайтов, которые формируют горизонтальную неоднородность почвенного покрова. Эти микросайты отличаются между собой по экологическому режиму и набору видов. Благодаря микросайтам и микросукцессиям в сообществах создаются возможности для совместного существования большого числа видов растений, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

4. Описаны два пути образования высокотравного ельника. *Первый путь* – на месте открытых травяных болот, которые долгое время поддерживались сенокошением. За 40 лет после прекращения сенокошения травяные болота в ходе сукцессии превращаются либо в разреженный, либо в сомкнутый березово-еловый лес с сосной. Первый вариант развивается вдали от высокотравного ельника (источника диаспор позднесукцессионных видов растений), а второй – вблизи. Со временем в этих ценозах *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* сокращают свое участие, господствующие позиции занимает *Picea abies* и *Alnus glutinosa*. В результате оба сообщества превращаются в разновозрастный высокотравный ельник. *Второй путь* – на месте черноольшаников, сформированных после сплошной рубки высокотравного ельника. В ольшаниках, которые расположены ближе к ельнику высокотравному, восстановление структурного и видового разнообразия идет быстрее, чем в сообществах, расположенных вдали от ельника.

5. Разновозрастный высокотравный ельник, сформированный на низинном болоте, можно считать близким к климаксовому сообществу. Об этом свидетельствуют: а) полночленность видового состава древесной синузии; б) устойчивый оборот поколений в популяциях основных деревьев-эдификаторов; в) выраженная парцеллярная структура; г) развитая структура микросайтов в почвенном покрове; д) наибольшее видовое и эколого-ценотическое разнообразие; е) присутствие большого числа редких видов растений.

Список литературы

- Абатуров А.М. Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения. М., 1968. 246 с.
- Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Орлов А.Я., Письмеров А.В. Типы леса // Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). М., 1988. С. 48-129.
- Алейников А.А., Бовкунов А.Д. Микромозаичная организация крупнопороотниковых и высокотравных пихто-ельников Печоро-Илычского заповедника // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 38-46.
- Алексеев Ю.А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 250 с.
- Анищенко Л.Н., Харлампиева (Горнова) М.В. Мохообразные заболоченного высокотравного ельника на территории памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 6. Брянск, 2011а. С. 16-20.
- Анищенко Л.Н., Харлампиева (Горнова) М.В. О находках редких и интересных видов растений в Брянской области в 2011 году // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 6. Брянск, 2011б. С. 8-10.
- Анищенко Л.Н., Харлампиева (Горнова) М.В. Сообщество высокотравного заболоченного ельника на территории памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 6. Брянск, 2011в. С. 11-15.
- Антыков А.Я. Причины ухудшения лугов и пастбищ // Луга и пастбища Брянской области и их улучшение. Брянск, 1956. С. 62-90.
- Артюшенко З.Т., Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л., 1986. 392 с.
- Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., 2010. 359 с.
- Боч М.С. Сообщества из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. на болотах Северо-Запада РСФСР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб., 1993. С. 94-103.
- Боч М.С. Флора и растительность северо-запада России и принципы их охраны. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1992. 32 с.
- Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 223 с.
- Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская, Орловская области). Брянск, 1997. 320 с.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И. Эколого-флористическая классификация лесов Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.
- Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 288 с.
- Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата, 1973. 216 с.
- Валетов В.В., Кудин М.В., Смоляк Л.П. Структура первичной продукции болотных лесов / Березинский биосферный заповедник БССР. Минск, 1985. 164 с.
- Василевич В.И. Травяные ельники Европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 13-27.

- Василевич В.И., Щукина К.В. Черноольховые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 15-26.
- Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. 260 с.
- Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. 230 с.
- Воробьев Д.В. Типы лесов Европейской части СССР. Киев, 1953. 452 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004а. Кн. 1. 479 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004б. Кн. 2. 575 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
- Гельтман В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск, 1982. 326 с.
- Гельтман В.С. Коренные березовые леса на низинных болотах Белорусского Полесья // Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот северо-запада СССР. Тарту, 1963. С. 130-143.
- Гельтман В.С., Моисеенко И.Ф. Пойменные леса Припяти и их трансформация в связи с мелиорацией. Минск, 1990. 116 с.
- Георгиевский А.Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52- 62.
- Гиляров А.М. Популяционная экология: М., 1990. 191 с.
- Глебов Ф.З. Некоторые черты природы болотных и заболоченных лесов // Вопросы лесоведения. Том 1. Красноярск, 1970. С. 262-282.
- Горнов А.В. Зоогенная и фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 6. С. 64-69.
- Горнов А.В. Природные и антропогенные механизмы поддержания биологического разнообразия влажных внутрилесных лугов Неруссо-Деснянского полесья. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 240 с.
- Горчаковский П.Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып. 3. Свердловск, 1956. С. 7-50.
- Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1. М., 2002. 526 с.; Том 2. 2003. 665 с.; Том 3. 2004. 520 с.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л., 1973. 141 с.
- Данилов В.И. Ученый В.Н. Хитрово: Геоботаник и краевед. Тула, 1985. 103 с.
- Декатов Н.Е. Влияние микрорельефа на возобновление ели // Опытнo-исследовательские работы по общему лесоводству. М.-Л., 1931. С. 251-295.
- Денисов А.К., Денисов С.А., Кудрявцев Е.К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Изв. вузов. Лесн. журн. 1973. № 3. С. 6-9.
- Дёгтева С.В. Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (*Betuleta herbosa*) // Растительность России. 2001. № 2. С. 3-37.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999. 306 с.

- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М., 1987. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М., 1989. 102 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1980. Ч. 1. 100 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983а. Ч. 2. 96 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983б. Ч. 3. 80 с.
- Дуплищев И.Т. Основные типы темнохвойных лесов низовьев Амура // Сборник трудов ДальНИИЛХ. Вып. 7. Хабаровск, 1965. С. 279-310.
- Дылис Н.В. Еловые леса Среднего Сихотэ-Алиня // Леса Западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М., 1953. С. 286-330.
- Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М., 1978. 152 с.
- Дымин В.А., Дымина Г.Д. Роль полевок рода *Microtus* в жизни осоковых кочкарников Приамурья // Экология. 1977. № 5. С. 97-99.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.
- Дыренков С.А., Чертов О.Г., Шергольд О.Э. и др. Типы еловых лесов на территории урочищ Колчимского камня (Вишерское Предуралье) // Исследования по лесному хозяйству. Вып. XIV. Л., 1972. С. 179-207.
- Евстигнеев О.И. Бузульник сибирский в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 1. Трубчевск, 2005. С. 48-49.
- Евстигнеев О.И. Долговременный прогноз изменения растительного покрова в заповеднике «Брянский лес» // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004а. Кн. 2. С. 278-286.
- Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 48 с.
- Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское Полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.
- Евстигнеев О.И. Особенности развития подроста деревьев при световом минимуме под пологом широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. Самара, 2012а. С. 185-188.
- Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. 1996. № 6. С. 26-35.
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69-77.
- Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004б. Кн. 1. С. 176-205.
- Евстигнеев О.И. Световой минимум подроста деревьев хвойно-широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. Самара, 2012б. С. 181-184.
- Евстигнеев О.И., Диденко Е.Г. Популяционные стратегии видов кустарников // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. С. 205-224.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81-89.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В. и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. 176 с.

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

Евстигнеев О.И., Сарычева Е.П. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. С. 113-130.

Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. К флоре памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 7. Брянск, 2012. С. 143-149.

Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. Флора сосудистых растений заповедника «Брянский лес». Брянск, 2007. 106 с.

Евстигнеев О.И., Харлампиева (Горнова) М.В. Онтогенез и состояние популяций *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в ненарушенных ельниках на низинных болотах (Брянская область) // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 6. С. 670-681.

Евстигнеев О.И., Харлампиева (Горнова) М.В., Анищенко Л.Н. Валеж и поддержание флористического разнообразия в ельниках на низинном болоте // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 7. Брянск, 2012. С. 150-160.

Евстигнеев О.И., Харлампиева (Горнова) М.В., Анищенко Л.Н. Осоковые кочки и поддержание флористического разнообразия в болотных ельниках (Брянская область) // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Брянск, 2013. Вып. 8. С. 106-120.

Егорова А.А. Биологические особенности кочкообразующих осок в низовьях Колымы // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 44-65.

Егорова А.А. Биологические особенности осоки блестящей на северо-востоке Якутии // Эколого-биологические исследования организмов высоких широт. Якутск, 1976. С. 118-122.

Ефимов В.Н. Торфяные почвы и их плодородие. Л., 1986. 264 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.

Запрудина М.В. Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова среднетаежных темнохвойных лесов Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с.

Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Бот. журн. Т. 62. № 12. 1977. С. 1767-1779.

Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81-102.

Заугольнова Л.Б. Методика сбора и объем материала // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. С. 74-93.

Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Науч. докл. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса. Кн. 2. М., 2004. С. 295-330.

- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю. и др. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3-26.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402-414.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, 2009. 263 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций. Казань, 1989. 145 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы, 2013. 439 с.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081-1092.
- Зыков И.В. Факторы высокотравья в горных ландшафтах // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1208-1212.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Илларионова И.Д. Род бузульник (*Ligularia*, *Asteraceae*) во флоре Северной Евразии. Дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 277 с.
- Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области М., 2006. 799 с.
- Истомина И.И. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников // Восточно-европейские широколиственные леса. М., 1994. С. 144-170 с.
- Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68-78.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н. Микрорельеф – функция лесного биогеоценоза // Почвоведение. 1981. № 5. С. 83-93.
- Катунова В.В. Эколого-ценологическая структура черноольховых сообществ Нижегородского Поволжья. Дисс. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2007. 337 с.
- Кашин З.М. Материалы по рекогносцировочному обследованию лугов Брянского уезда Орловской губернии. Брянск, 1914. 52 с.
- Кауричев И.С., Александрова Л.Н., Панов Н.П. и др. Почвоведение. М., 1982. 496 с.
- Клюев Ю.А. Растительность Клетнянского полесья (в пределах Брянской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2011. 23 с.
- Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Арктоа. 1992. Т. 1 (1-2). С. 87-127.
- Коротков В.Н. Послепожарные сукцессии в долинных зандрах Костомукшского заповедника // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 2. С. 359-367.
- Коротков К.О. Леса Валдая. М., 1991. 157 с.
- Коротков К.О. Синтаксономический анализ лесов Валдая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1986. 20 с.
- Корчагин А.А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Очерк по растительному покрову СССР. Сб. 2. Л., 1956. С. 111-239.

Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника // Тр. Печорско-Ылычского гос-го заповедника. Вып. II. М., 1940. С. 5-416.

Корчагин А.А., Сенянинова-Корчагина М.В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвиновского гос-го заповедника. Вып. IV. Вологда, 1957. С. 291-402.

Красная книга Брянской области. Растения, грибы. Брянск, 2004. 272 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.

Кудрин А.И. Очерки полевого учета. // Ценологические исследования. Вып. 6. М., 1998. 192 с.

Куркин К.А. Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*CAREX CAESPI-TOSA* L.) // Вестн. Моск. ун-та. Биология. 1954. № 12. С. 83-93.

Курченко Е.И. Род полевица (*AGROSTIS* L., сем. *POACEAE*) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М., 2010. 516 с.

Кутенков С.А. Черноольховые леса Карелии // Лесоведение. 2010. № 1. С. 12-21.

Кутенков С.А. Эколого-ценотическая структура и динамика болотных лесов Карелии. Дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 189 с.

Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 2. М., 2013. С. 152-204.

Кушневская Е.В. Эпиксильные сукцессии в ельниках Ленинградской области // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 917-939.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.

Лосицкий К.Б. Восстановление дубрав. М., 1963. 359 с.

Лохов В.П. Корневая система растений как почвозащитный фактор // Лесное хозяйство. 1938. № 3(9). С. 53-57.

Лукиянец А.И. Распространение древесных растений на промышленных отвалах Урала // Экология. 1982. № 2. С. 80-89.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с.

Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.И. Фотосинтез и дыхание подроста. М., 1970. 184 с.

Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань, 1986. 109 с.

Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского гос-го природного зап-ка. Уфа, 2008. С. 124-240.

Мартыненко В.Б., Широких П.С., Султангареева Л.А., Миркин Б.М. Вклад экотонного эффекта в фиторазнообразие широколиственных лесов Южного Урала // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 37-41.

Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М., 2010. 383 с.

Мирин Д.М. Комплексы фитоценозов в долинах ручьев // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 93-111.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

- Морозова О.В. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья. Брянск, 1999. 97 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 182 с.
- Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002-1014.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 859 с.
- Обновленский В.М. О влиянии микрорельефа на возобновление ели // Советская ботаника. 1935. № 3. С. 90-95.
- Обозов Н.А. Лесные пастбища и сенокосы // Луга и пастбища Брянской области и их улучшение. Брянск, 1956. С. 18-21.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М., 2013. 576 с.
- Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. 156 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Том 1. Йошкар-Ола, 1997. 240 с.; Том 2. 2000. 268 с.; Том 3. 2002. 320 с.; Том 4. 2004. 240 с.
- Официальная Брянщина. Информационно-аналитический бюллетень. Вып. 22 (60). Брянск, 2008. 332 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.
- Палчиньски А. Очерк фитоценологии торфяных болот Польши и генетическая классификация торфов, основанная на эколого-фитоценологическом принципе // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1921-1938.
- Пидопличко А.П. Торфяные месторождения Белоруссии. Минск, 1961. 192 с.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. М., 1968. 440 с.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев, 1955. 456 с.
- Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск, 1975. 611 с.
- Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.
- Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М., 1985. 152 с.
- Пьявченко Н.И., Коломыцев В.А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л., 1980. С. 52-77
- Пьявченко Н.И. Сибирева З.А. Некоторые результаты стационарного изучения взаимоотношения леса и болота в подзоне средней тайги // Тр. Ин-та леса и древесины АН СССР, 1962. Т. 53. С. 174-203.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950а. Т. 1. С. 465-483.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.-Л., 1950б. Вып. 6. С. 7-204.
- Работнов Т.А. О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценологических ценопопуляций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 91-94.

- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1992. 352 с.
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.
- Растительный покров Белоруссии. Минск, 1969. 173 с.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Бот. журн. 2001, № 8. С. 72-85.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М., 2002. 334 с.
- Самохина Т.Ю. Структура и спонтанная динамика хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала. Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1997. 214 с.
- Сарычева Е.П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья. Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 65-72.
- Сарычева Е.П. Структурное и видовое разнообразие черноольховых лесов центра Европейской России (на примере заповедников "Брянский лес" и "Воронинский"). Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2000. 331 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 57-81.
- Серебрякова Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Труды МОИП. 1974. Т. 51. С. 116-152.
- Семенищенков Ю.А. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск, 2009. 400 с.
- Сенокосы и пастбища Нечерноземья. М., 1976. 157 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.
- Смирнов В.Э. *SpreDiv* – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения разнообразия. Йошкар-Ола, 2006. С. 142-143.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. Вып. 2. С. 148-165.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с.
- Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67-78.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 117-181.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 25-33.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи совр. биол. 2006. Том 126. № 1. С. 27-49.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М., 2002. С. 145-194.

Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 98-109.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423-1434.

Смирнова О.В., Торопова Н.А. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. С. 154-164.

Смоляк Л.П. Болотные леса и их мелиорация. Минск, 1969. 209 с.

Смоляк Л.П. Мелиоративные типы черноольховых лесов БССР // Бюл. научно-технической информ. ин-та лесного хозяйства. Вып. 5-6. Минск, 1960. С. 29-33.

Соколова Л.А. Основные черты растительности западного склона (северной части) Южного Урала // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. 1951. Вып. 7. С. 134-180.

Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 3. С. 25-31.

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М., 2001. 510 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л., 1973. 350 с.

Тихомиров В.Н., Харитонцев Б.С. Новые данные о флоре левобережья реки Десны в пределах Брянской области // Биол. науки, 1984. № 8. С. 73-76.

Торфяные месторождения Брянской области. М., 1977. 577 с.

Турков В.Г. Пространственно-временная структура лесообразующих ценопопуляций первобытных пихтово-еловых лесов Среднего Урала как фактор устойчивости их биогеоценозов // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценотического стационара по итогам 1975 года. Свердловск, 1977. С. 5-9.

Уланова Н.Г. Влияние вывалов деревьев на лесной фитоценоз. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 24 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.-Л., 1956. 305 с.

Федосеев Г.Е. Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Биол. науки. 1988. № 6. С. 58-68.

Федотов Ю.П. Физико-географическое районирование Брянской области // Красная книга Брянской области. Растения, грибы. Брянск, 2004. С. 245-250.

Федотов Ю.П. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья. Брянск, 1999. 106 с.

Федотов Ю.П. Флора болот Брянской области. Брянск, 2011. 153 с.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО-РАН, 1997. 385 с.

Флора СССР. М.-Л., 1934. Т. 2. 778 с.; 1936. Т. 5. 762 с.; 1961. Т. 26. 939 с.

Харитонцев Б.С. Флора левобережья р. Десна в пределах Брянской области. Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1986. 392 с.

Харлампиева (Горнова) М.В. Видовое и эколого-ценотическое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Брянской области // Современные концепции и методы лесной экологии. Томск, 2013а. С. 177-179.

Харлампиева (Горнова) М.В. Высокотравные лесные сообщества как особый компонент биоразнообразия // Географические проблемы сбалансированного развития староосвоенных регионов. Брянск, 2013б. С. 75-80.

Харлампиева (Горнова) М.В. Редкие виды сосудистых растений высокотравного ельника урочища Болото Рыжуха (Неруссо-Деснянское Полесье, Россия) // Мониторинг биоразнообразия экосистем степной и лесной зон. Балашов, 2012. С. 173-178.

Харлампиева (Горнова) М.В. Сообщество высокотравного заболоченного ельника на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Неруссо-Деснянское Полесье, Брянская область) // Ломоносов-2013: Тезисы докладов XX Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология». М., 2013в. С. 363-364.

Харлампиева (Горнова) М.В. Состав и структура фитоценоза высокотравного ельника урочища «Болото Рыжуха» (Неруссо-Деснянское полесье, Брянская область) // Вестник БГУ. Сер. Точные и естественные науки. № 4 (2013). Брянск, 2013г. С. 164-169.

Харлампиева (Горнова) М.В., Анищенко Л.Н., Шапурко А.В. Потенциал жизненности видов семейства *Orchidaceae* в Брянской области // Вестник БГУ. Серия Точные и естественные науки. № 4 (2011). Брянск: РИО БГУ, 2011. С. 295-300.

Харлампиева (Горнова) М.В., Евстигнеев О.И. Высокотравные ельники на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Кострома, 2011. Т. 2. С. 82-85.

Харлампиева (Горнова) М.В., Евстигнеев О.И. Состав и структура высокотравного ельника в урочище «Болото Рыжуха» (Брянская область) // Уч. зап. Орловского гос-го у-та. № 6 (56). Орел, 2013. С. 145-151.

Хитрово В. Н. Конспект флоры Орловской губернии (с приложением карты Орловской губернии, с нанесенными маршрутами исследованных мест по изучению флоры упомянутой губернии). Копия рукописи. Хранится в Петербургском филиале архива РАН: р. IV, оп. 1, ед. хр. 344. Муратово, 1923. 224 с.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 781 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Цинзерлинг Ю.Д. Растительность болот // Растительность СССР. Том 1. М.-Л., 1938. С. 355-428.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. М., 2007. 411 с.

Чертовской В.Г. Еловые леса Европейской части СССР. М., 1978. 176 с.

- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85-98.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
- Широков А.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на суглинистых субстратах (на примере южно-таежных лесов Нижегородского Заволжья) // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 2. С. 118-125.
- Широков А.И., Сибгатуллин Р.З., Бакун Е.Ю., Проказина Т.С. Анализ возрастно-парцеллярной гетерогенности первобытных ельников Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике. Екатеринбург, 2006. С. 333-339.
- Широков А.И., Спирин В.А., Шестакова А.А., Походяева М.Е. Особенности гумификации валежа и динамика напочвенного покрова в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья // Вестник Нижегородского у-та им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. 2001. № 1. С. 18-24.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск, 1968. 374 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адериho В.С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 248 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 351 с.
- Юркевич И.Д., Петров Е.Г. Типы и ассоциации березняков на неосушенных переходных и низинных болотах // Лесоведение, 1971. № 1. С. 12-23
- Юркевич И.Д., Смоляк Л.П. Сосновые, дубовые и ольховые формации Полесья // Сборник научных работ по лесному хозяйству. Вып. 12. Минск, 1958. С. 28-39.
- Юрковская Т.К. Типы болотных массивов на обзорной карте растительного покрова лесной зоны европейской части СССР // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974. С. 57-62.
- Яковлев Ф.С. Ольха черная в заповеднике «Кивач» и в смежных районах // Тр. Гос-го заповедника «Кивач». Вып. 2. Петрозаводск, 1973. С. 23-31.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. М., 1969. 200 с.
- Baker H.G. Biological flora of the British Isles: *Melandrium dioicum* (L. Emend) Coss. & Germ. Journal of Ecology. Vol. 35. № ½ (Dec., 1947). P. 283-292.
- Baker H.G. The inheritance of certain characters in crosses between *Melandrium dioicum* and *M. album* // Genetica. 1950. P. 126-156.
- Costello D.F. Tussock Meadows in Southeastern Wisconsin // Botanical Gazette. 1936. Vol. 97. № 3. P. 610-648.
- Heinken-Šmidova A., Münzbergova Z. Population dynamics of the endangered, long-lived perennial species, *Ligularia sibirica* // Folia Geobot. 2012. Vol. 47. P. 193-214.
- Huenneke L.F., Sharitz R.R. Microsite abundance and distribution of woody seedlings in a South Carolina cypress-rupelo swamp. American Midland Naturalist. 1986. Vol. 115. No. 2. P. 328-335.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. The check-list of mosses of East Europe and North Asia. Arctoa. T. 15. 2006. P. 1-130.

Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaygolnova L.B., Zhukova L.A. Age state of plants of various growth forms: a review // Journal of Ecology. Vol. 68. No. 2 (Jul., 1980). Pp. 675-696.

Kay Q.O.N., Lack A.J., Bamber F.C., Davies C.R. Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species, *Silene dioica* // New Phytologist. Vol. 98. № 3 (Nov., 1984). P. 515-529.

Kobiv Yu. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (Asteraceae) in the Chornohora mountains (Ukrainian Carpathians): population-ontogenetic parameters, morphology, taxonomy and conservation // Укр. ботан. журн. 2005. Т. 62. № 3. С. 383-395.

Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR Vegetation Syntaxa Prodrumus. Moscow, 1991. 346 p.

Kukk Ülle The distribution of *Ligularia sibirica* (L.) Cass. In the Estonia and changes in its population // Biuletyn Ogradow Botanicznych. 2003. Vol. 12. P. 11-22.

Löve D. Some studies on sex-determination in *Melandrium rubrum* // Svensk Botanisk Tidskrift. 1940. Bd. 34. H. 3. P. 234-247.

Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forest in the Pechora-Ilych state nature reserve // Russian Journal of Ecology. 2013. Vol. 44. No. 1, pp. 1-8.

Matlack G.R. Comparative demographies of four adjacent populations of the perennial herb *Silene dioica* (Caryophyllaceae) // Journal of Ecology. Vol. 75. № 1 (Mar., 1987). P. 113-134.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa, 2007. 537 s.

McCullough H.A. Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest // Ecology. 1948. Vol. 29. No. 4. P. 508-513.

Prieditis N. *Picea abies*- and *Fraxinus excelsior*-dominated wetland forests communities in Latvia // Plant Ecology. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. N. 144. P. 49-70.

Prieditis N. Vegetation of wetland forest in Latvia: A synopsis // Ann. Bot. Fennici. Helsinki, 1997. N. 34. P. 91-108.

Rennwald E. Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. [Электронный ресурс]. 2000. Режим доступа: http://www.vim.de/pflanzges/pgrl/pflges_11_lang_ie.html.

Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroids // The population structure of vegetation. 1985. P. 225-240.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of a tree // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8-19.

Titus J.H. Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1990. Vol. 117 (4). P. 429-437.

Whittaker R.H., Levin S.A. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. Vol. 12. P. 117-139.

Zielonka T., Grzegorz P. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains // Plant Ecology. 2004. Vol. 172. P. 63-72.

<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm>

<http://cepl.rssi.ru/bio/forest/>

<http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml>

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение I.1



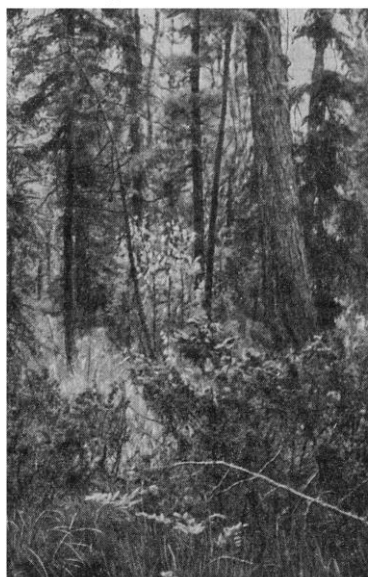
Ельник болотно-травяной (Вологодская обл.)
(по: Пьявченко, 1963)

Приложение I.2



Березняк болотно-травяной (Томская обл.)
(по: Пьявченко, 1963)

Приложение I.3



Кедровник болотно-травяной (согра)
(Томская обл.) (по: Пьявченко, 1963)

Приложение I.4



Черноольшаник крапивный (Брестская обл.)
(по: Юркевич и др., 1979)

Приложение II.1



Определение глубины торфяной залежи с помощью почвенного бура

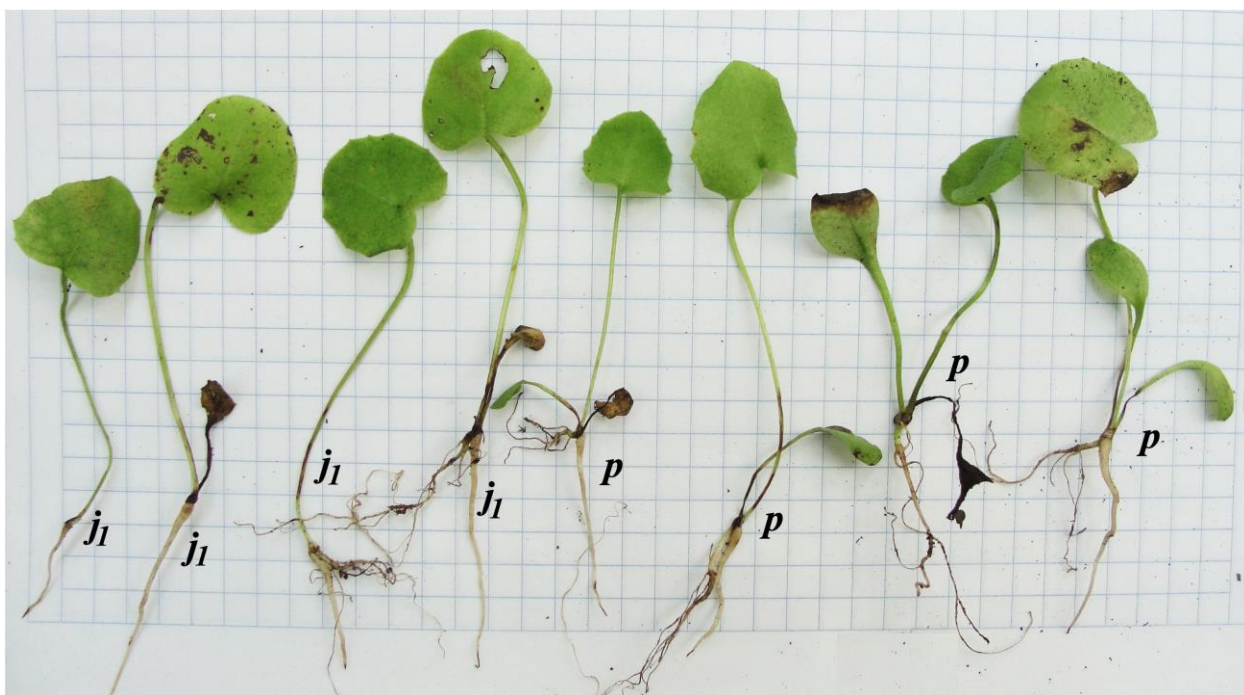
Приложение III.1

Статистические характеристики некоторых параметров *Ligularia sibirica* (L.) Cass. на разных этапах онтогенеза

Онтогенетические состояния	$M \pm m_M$	σ	N	χ^2	t
Высота растения, см					
<i>im</i>	14.2±0.82	4.59	31	1.8	12.3
<i>v₁</i>	30.1±0.95	5.80	37	0.9	6.2
<i>v₂</i>	41.0±1.48	8.78	35	4.4	22.8
<i>g₁</i>	105.3±2.38	14.27	36	8.1	
Длина листовой пластинки, см					
<i>im</i>	7.3±0.42	2.54	37	7.1	12.2
<i>v₁</i>	15.5±0.53	3.23	37	7.3	9.8
<i>v₂</i>	23.7±0.65	3.87	35	4.8	9.1
<i>g₁</i>	15.6±0.59	3.36	32	3.6	
Ширина листовой пластинки, см					
<i>im</i>	6.2±0.29	1.76	37	2.6	13.4
<i>v₁</i>	13.0±0.42	2.54	37	3.0	9.5
<i>v₂</i>	19.3±0.53	3.13	35	2.8	6.0
<i>g₁</i>	14.8±0.55	3.10	32	2.3	
Длина черешка листа, см					
<i>im</i>	16.6±0.78	4.72	37	2.0	9.8
<i>v₁</i>	29.0±1.01	6.13	37	3.0	7.3
<i>v₂</i>	39.2±0.95	5.64	35	0.3	7.7
<i>g₁</i>	29.7±0.76	4.30	32	1.2	

Примечание. Онтогенетические состояния: *im* – имматурное, *v₁* – виргинильное 1-ой подгруппы, *v₂* – виргинильное 2-ой подгруппы, *g₁* – молодое генеративное. M – среднее арифметическое, m_M – ошибка среднего арифметического, σ – среднее квадратическое отклонение, N – число измерений, χ^2 – критерий хи-квадрат (полужирный шрифт – эмпирическое распределение признака удовлетворительно подчиняется нормальному закону распределения), t – значения критерия Стьюдента (значимые различия при $p \leq 0.05$ отмечены полужирным шрифтом)

Приложение III.2



Ligularia sibirica – проростки (*p*) и ювенильные особи 1-ой подгруппы (*j₁*). Июль 2012 г.

Приложение III.3



Ligularia sibirica – ювенильная особь 2-ой подгруппы. Август 2012 г.

Приложение III.4



L. sibirica –имматурная особь. Июль 2012 г.

Приложение III.5



L. sibirica – виргинильная особь 2-ой подгруппы. Июль 2012 г.

Приложение III.6



Молодая генеративная особь *L. sibirica*. Июль 2012 г.

Приложение III.7



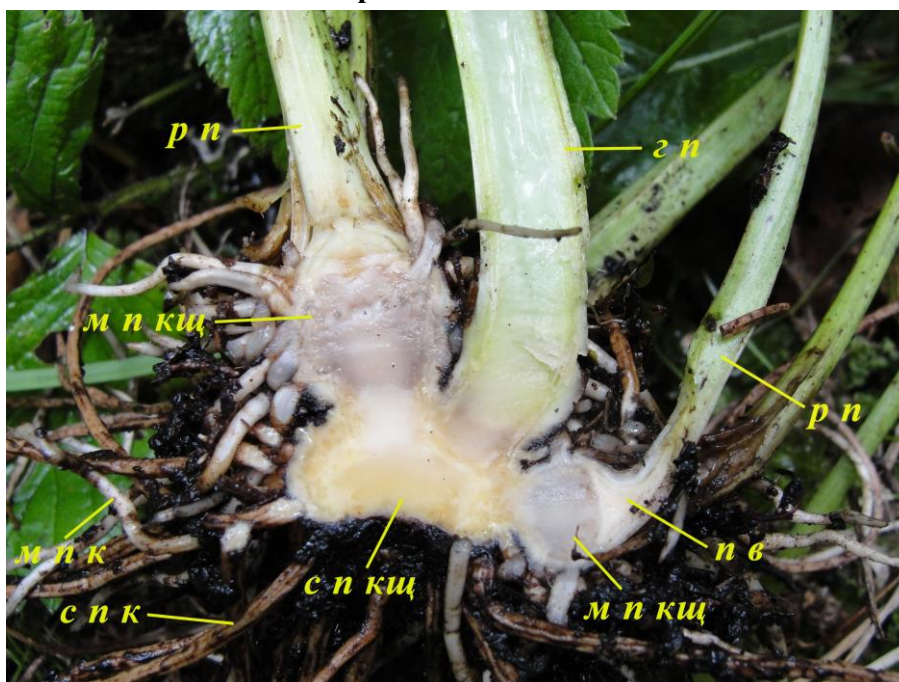
Часть соцветий генеративных особей *L. sibirica* Июль 2011 г.

Приложение III.8



Генеративные особи *L. sibirica* в высокотравном ельнике на низинном болоте. Июль 2011 г.

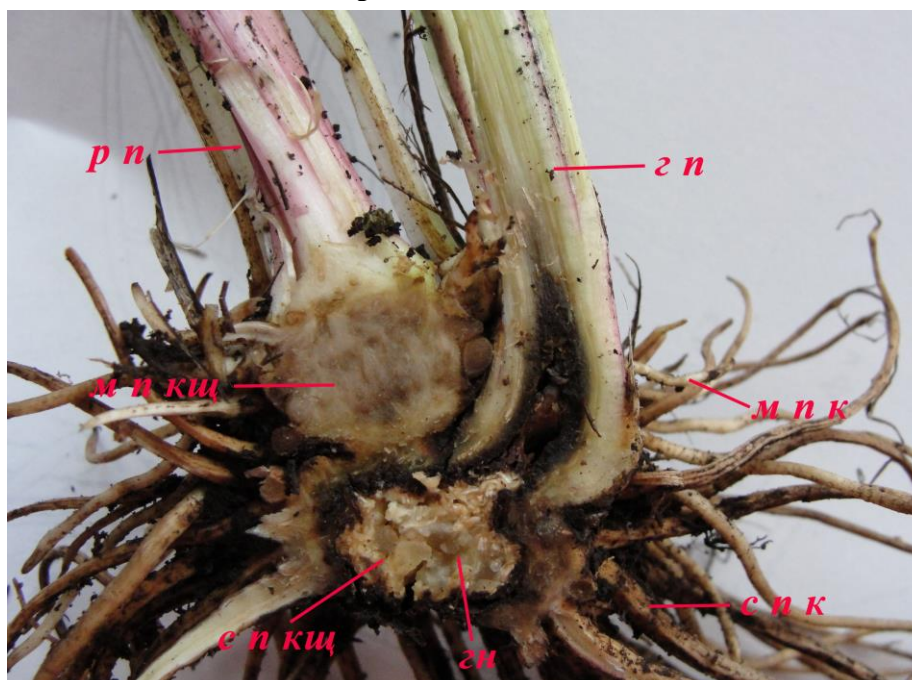
Приложение III.9



Ligularia sibirica – подземная часть средневозрастной генеративной особи (в разрезе).
Июль 2012 г.

гп – полурозеточный вегетативно-генеративный побег, рп – розеточный побег, пв – почка возобновления, мпкщ – молодой (этого года) прирост корневища, спкщ – старый (прошлогодний) прирост корневища, мпк – молодой (этого года) придаточный корень, спк – старый (прошлогодний) придаточный корень

Приложение III.10



Ligularia sibirica – подземная часть старой генеративной особи (в разрезе). Июль 2012 г.
гп – полурозеточный вегетативно-генеративный побег, рп – розеточный побег, мпкщ – молодой (этого года) прирост корневища, спкщ – старый (прошлогодний) прирост корневища, мпк – молодой (этого года) придаточный корень, спк – старый (прошлогодний) придаточный корень, гн – гниль

Приложение III.11



Проростки *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ.
Июль 2012 г.



Приложение III.12



M. dioicum – ювенильная особь
1-ой подгруппы. Август 2012 г.

Приложение III.13



M. dioicum – особи прегенеративного периода семенного происхождения, заселившие элементы ветровально-почвенного комплекса: бугор и западину. Июль 2012 г.

Приложение III.14



M. dioicum – имматурные особи
Июль 2012 г.

Приложение III.15



M. dioicum виргинильная особь 2-ой
подгруппы. Октябрь 2011 г.

Приложение III.16



Melandrium dioicum – соцветия генеративных особей
 Июнь 2013 г. Июль 2012 г.

Приложение III.17



Ювенильная особь *Poa remota* Forsell. Июль 2013 г.

Приложение III.18



Имматурная особь *P. remota*.
 Июль 2013 г.

Приложение III.19



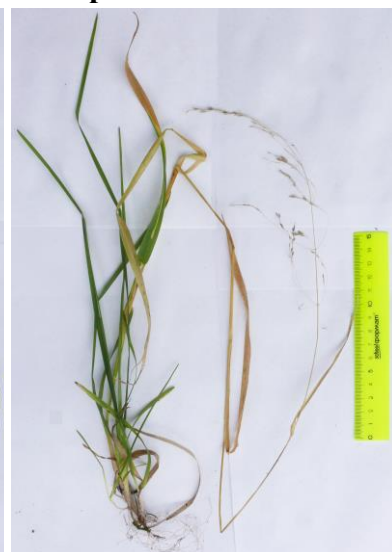
Виргинильная особь *P. remota*
 Август 2014 г.

Приложение III.20



Генеративные особи *P. remota*.
 Август 2014 г.

Приложение III.21



Приложение IV.1

Достоверность различия видовой насыщенности сосудистых растений на разных микросайтах. Значения критерия Манна-Уитни (U)

	1	2	3	4	5	6	7
1	—	—	—	—	—	—	—
2	22.5	—	—	—	—	—	—
3	0.0	32.5	—	—	—	—	—
4	0.0	2.0	10.0	—	—	—	—
5	0.0	24.5	20.0	2.0	—	—	—
6	0.0	33.0	47.5	4.5	21.0	—	—
7	16.0	57.0	10.5	0.0	0.0	14.0	—

Примечание. Микросайты: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы (западины), 3 – осоковые кочки, 4 – валёж, 5 – «настил» из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые «кочки», 7 – приствольные повышения деревьев. Значимые различия U критерия при $p \leq 0.05$ – полужирный шрифт

Приложение IV.2



Переувлажненные торфяные почвы. Начало мая 2013 г.

Приложение IV.3



Свежие вывальные западины (ямы) и бугры. Начало мая 2013-2014 гг.

Зарастающая вывальная яма и бугор. Начало мая 2014 г.

Приложение IV.4



Средневозрастная генеративная кочка *Carex cespitosa* L.
Начало мая 2013 г.



Старая генеративная кочка *C. cespitosa*. Июль 2012 г.



Валеж третьей стадии разложения. Август 2014 г.

Приложение IV.5



Валеж второй стадии разложения
Начало мая 2013 г.

Приложение IV.6



Выпадающая *Picea abies* (L.) Karst.
Август 2014 г.

Приложение IV.7



Черноольховые «кочки» в высокотравном ольшанике. Июль 2014 г.

Приложение IV.7



Черноольховая «кочка».
Август 2014 г.

Приложение IV.8



Приствольные повышения *Picea abies* (L.) Karst.
Август 2012 г.

Приложение V.1.1

Геоботанические описания открытого разнотравно-осокового болота. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье.
БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2012 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
В. Ярус кустарников и подроста деревьев														
В	Сомкнутость крон	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1		
В	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			2		1	1	+		2		+	III	Бо-Ле
В	<i>Pinus sylvestris</i> L.			+			+					+	II	Бо-Оп
В	<i>Salix cinerea</i> L.	+		+			1		+	+		+	III	Че-Ле
В	<i>Salix pentandra</i> L.			+		+				+		+	II	Че-Ле
В	<i>Salix acutifolia</i> Willd.			+									I	Ал-Лу
С. Ярус трав и кустарничков														
С	Проективное покрытие С, %	99	99	99	99	99	99	99	99	99	99	99		
С	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			+	+		+	+		+		+	III	Бо-Ле
С	<i>Frangula alnus</i> Mill.			+			+	+		+	+	+	III	Бо-Ле
С	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.			+						+			I	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.			+						+			I	Бо-Ле
С	<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.						+						I	Бо-Оп
С	<i>Pinus sylvestris</i> L.			+		+		+					II	Бо-Оп
С	<i>Viburnum opulus</i> L.		+	+									I	Не-Ле
С	<i>Carex elongata</i> L.										+		I	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.							+		1	+	+	II	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.	+		+	+	+	+	2	+	+	+	1	V	Че-Ле
С	<i>Salix pentandra</i> L.	+		+		+	+	+		+			III	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.								+				I	Че-Ле
С	<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	+	+	+	1	+	2	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Angelica archangelica</i> L.											+	I	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.					+							I	Че-Оп
С	<i>Valeriana officinalis</i> L.	+			+	+	+			+		+	III	Че-Оп
С	<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. &	3	4	3	4	4	3	3	3	+	2	+	V	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	1	+	1	+	+	2	+	1	V	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	3	+	+			+				1	+	III	Тр-Бл

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.			3			+	2	+	+		+	III	Тр-Бл
С	<i>Carex diandra</i> Schrank	2	+	2	3	3	3	2	2	+	1	3	V	Тр-Бл
С	<i>Carex juncella</i> (Fries) Th. Fries	1	2	+	3	2	3	1	2	+	+	1	V	Тр-Бл
С	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	2	1			+			+		+	+	III	Тр-Бл
С	<i>Carex omskiana</i> Meinsh.	+	+	+	+		+				+		III	Тр-Бл
С	<i>Carex pseudocyperus</i> L.		+			+					3		II	Тр-Бл
С	<i>Carex riparia</i> Curt.								+				I	Тр-Бл
С	<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	1	+	+	+	+	+	2	+	2	1	V	Тр-Бл
С	<i>Comarum palustre</i> L.	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	3	2	3	3	2	3	2	2	4	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Equisetum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	V	Тр-Бл
С	<i>Eriophorum polystachyon</i> L.								+				I	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.							+	+		+		II	Тр-Бл
С	<i>Galium uliginosum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	2	1	2	2	2	2	3	3	4	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	2	+	2	2	2	2	3	3	2	2	V	Тр-Бл
С	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.		+		+	+	+						II	Тр-Бл
С	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	3	3	2	2	2	3	2	3	3	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.			1	1	+	2	3		4		2	IV	Тр-Бл
С	<i>Ranunculus lingua</i> L.										1		I	Тр-Бл
С	<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	+		+		+	+	+					III	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Stellaria palustris</i> Retz.	1	+	1	+	+	+	+	+	+		+	V	Тр-Бл
С	<i>Festuca rubra</i> L.	+		1	+	+	+	+	+	+		+	V	Су-Лу
С	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	+		+		+		+	+	+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Briza media</i> L.	+											I	Вл-Лу
С	<i>Cardamine dentata</i> Schult.	+		+						+			II	Вл-Лу
С	<i>Carex panicea</i> L.	3											I	Вл-Лу
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+		+	+	+	+						III	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza longifolia</i> (L. Neum.) Aver.		+	+	+	+	+	+		+	+	+	V	Вл-Лу

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+		1	+		+	+		+	+	2	IV	Вл-Лу
C	<i>Geum rivale</i> L.	+		+	+		+	+				+	III	Вл-Лу
C	<i>Lythrum virgatum</i> L.		+			+	+	+		+	+	+	IV	Вл-Лу
C	<i>Mentha arvensis</i> L.	2	2	1	2	2	2	2	2	2	+	2	V	Вл-Лу
C	<i>Poa pratensis</i> L.	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	V	Вл-Лу
C	<i>Poa trivialis</i> L.							+					I	Вл-Лу
C	<i>Polemonium caeruleum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+		+		V	Вл-Лу
C	<i>Polygonum bistorta</i> L.			+				+					I	Вл-Лу
C	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+		+									I	Вл-Лу
C	<i>Ranunculus acris</i> L.	+		1									I	Вл-Лу
C	<i>Ranunculus repens</i> L.	+	1	1	1	2	+	+	1	+	1		V	Вл-Лу
C	<i>Rumex acetosa</i> L.			+	+		+						II	Вл-Лу
C	<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.	1											I	Вл-Лу
C	<i>Veronica longifolia</i> L.							+					I	Вл-Лу
C	<i>Veronica scutellata</i> L.	+	+			+		+	+				III	Вл-Лу
C	<i>Juncus articulatus</i> L.	+											I	Ал-Лу
C	<i>Salix viminalis</i> L.		+	+									I	Ал-Лу
C	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.		+		+	+	+	+	+	3	3	2	V	Сф-Бл

D. Ярус мохообразных

D	Проективное покрытие D, %	12	10	45	12	12	9	15	10	30	12	18		ГМС
D	<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.							+	+				I	Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.			r						+		+	II	Эпф, Эпк
D	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.			+									I	Эпг
D	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	3	3	r	2	2	2	3	3	2	+	1	V	Эпг
D	<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпг
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R.S.Chopra		r										I	Эпг
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout		+	2	2	2		+	r	1	1	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr			+						+			I	Эпк, Эпг
D	<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	+	+	1	+	+	+	1		1			IV	Эпг
D	<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs		r	+									I	Эпг

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D	<i>Hygroamblystegium humile</i> (P.Beauv.) Vanderp.	1	2	+	+	+	+	+	+	+	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	2	2	2	+	+	2	2	2	2	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Philonotis caespitosa</i> Jur.		+	+					+	+	+	+	III	Эпг
D	<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	r		r									I	Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.			2						2			I	Эпг
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.			2									I	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.			r				+	+			+	II	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.			r						r			I	Эпк, Эпг
D	<i>Polytrichum strictum</i> Brid.			+	+				r				II	Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.			r						r			I	Эпк, Эпг
D	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske			1					r		r		II	Эпк, Эпг
D	<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	r	r		r	r	r	r					III	Эпг
D	<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske			+						+			I	Эпг

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая; Ал-Лу – аллювиальная луговая; Сф-Бл – сфагновая болотная. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.2

Геоботанические описания разреженного разнотравно-осокового березово-елового леса. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2013 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
А. Ярус древостоя														
A	Сомкнутость крон	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.1	0.3	0.1		
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	1	2	1	1	2	2	2	3	1	3	2	V	Бо-Ле
A	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	1	+	1		+	+		+			IV	Бо-Ле
A	<i>Pinus sylvestris</i> L.	1	2	1	+	1		1					III	Бо-Оп
В. Ярус кустарников и подроста деревьев														
B	Сомкнутость крон	0.3	0.2	0.3	0.4	0.3	0.4	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3		
B	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.							+	+		2	+	II	Бо-Ле
B	<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	1	3	2	1	2	2	2	3	+	3	V	Бо-Ле
B	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2	+	+	1	+	1	+	1	+	+	2	V	Бо-Ле
B	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
B	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Оп
B	<i>Acer platanooides</i> L.						+						I	Не-Ле
B	<i>Fraxinus excelsior</i> L.		+	+	+	+		+			+		III	Не-Ле
B	<i>Malus sylvestris</i> Mill.				+								I	Не-Ле
B	<i>Quercus robur</i> L.				+	+					+		II	Не-Ле
B	<i>Ulmus glabra</i> Huds.		+										I	Не-Ле
B	<i>Viburnum opulus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
B	<i>Salix cinerea</i> L.	2	2	2	2	3	1	3	3	2	3	+	V	Че-Ле
B	<i>Salix pentandra</i> L.				+		+	+		+	+	+	III	Че-Ле
С. Ярус трав и кустарничков														
C	Проективное покрытие C, %	99	99	95	95	85	90	90	95	95	95	90		
C	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs		+		+		+				+	+	III	Бо-Ле
C	<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	+	1	2	1	2	+	1	2	3	2	V	Бо-Ле
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	+	+	2		+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
C	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.				+		+						I	Бо-Ле
C	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	2	2	1	2	2	+	1	+	2	+	2	V	Бо-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	+	2	2	1	2	3	2	3	+	2	V	Бо-Ле
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Trientalis europaea</i> L.		+					+					I	Бо-Ле
С	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Оп
С	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce			+									I	Бо-Оп
С	<i>Acer platanoides</i> L.						+				+		I	Не-Ле
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.		+		+						+	+	II	Не-Ле
С	<i>Convallaria majalis</i> L.			+	+		+		+	1		+	III	Не-Ле
С	<i>Corylus avellana</i> L.		+					+					I	Не-Ле
С	<i>Cypripedium calceolus</i> L.								+				I	Не-Ле
С	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.										+		I	Не-Ле
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.			+	+	+		+					II	Не-Ле
С	<i>Malus sylvestris</i> Mill.				+								I	Не-Ле
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.										+		I	Не-Ле
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.					+		+					I	Не-Ле
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	V	Не-Ле
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.			+									I	Не-Ле
С	<i>Viburnum opulus</i> L.	+	1	1	1	2	1	1	1	+	2	1	V	Не-Ле
С	<i>Viola mirabilis</i> L.			+									I	Не-Ле
С	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	2	V	Не-Оп
С	<i>Corallorrhiza trifida</i> Chatel.	r											I	Че-Ле
С	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	2	2	2	1	+	1	2	2	2	3	2	V	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.								+				I	Че-Ле
С	<i>Ribes nigrum</i> L.								+				I	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.	+	1	+	1	2	+	2	2	1	3	+	V	Че-Ле
С	<i>Salix pentandra</i> L.	+			+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	+							1		3		II	Че-Ле
С	<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.							+	+				I	Че-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Urtica dioica</i> L.								+				I	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Carduus crispus</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+		+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	2		+	+							+	II	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo				+	+		+				+	II	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.				1	+					+		II	Че-Оп
С	<i>Galium aparine</i> L.				+								I	Че-Оп
С	<i>Valeriana officinalis</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.		+	+	+	+			+				III	Тр-Бл
С	<i>Angelica palustris</i> (Boiss.) Hoffm.	+	+		+	+	+	+		+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Betula humilis</i> Schrank				1			+			+	+	II	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	+	+		+		+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	2	2	+	2	1	3	2	3	3	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.	2	3	3	1	1	1	1	2	2	3	2	V	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	2	V	Тр-Бл
С	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard			+								+	I	Тр-Бл
С	<i>Carex omskiana</i> Meinsh.	+	+		+			+	+		+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Carex rostrata</i> Stokes										+		I	Тр-Бл
С	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	+	+		+	+	+	+	+	+	2	1	V	Тр-Бл
С	<i>Comarum palustre</i> L.									+			I	Тр-Бл
С	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray					+			+				I	Тр-Бл
С	<i>Epilobium palustre</i> L.		+	+	+	+	+	+	+		+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe					+	+	+		+			II	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.		+	+	+	+	+	+	+	+		+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Lathyrus palustris</i> L.	+											I	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	1	1	+	1	2	1	2	2	2	+	V	Тр-Бл
С	<i>Lythrum salicaria</i> L.		+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	V	Тр-Бл
С	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.				+					+			I	Тр-Бл
С	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.					+					+		I	Тр-Бл
С	<i>Pedicularis palustris</i> L.	+											I	Тр-Бл

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.						2		+	+		+	II	Тр-Бл
С	<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.		+	+	+	+		1	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Stellaria alsine</i> Grimm								+			+	I	Тр-Бл
С	<i>Fragaria vesca</i> L.						+		+				I	Су-Лу
С	<i>Prunella vulgaris</i> L.	+										+	I	Су-Лу
С	<i>Veronica chamaedrys</i> L.			+	+	+					+	+	III	Су-Лу
С	<i>Agrostis canina</i> L.							+			+	+	II	Вл-Лу
С	<i>Agrostis gigantea</i> Roth					+							I	Вл-Лу
С	<i>Briza media</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Cardamine dentata</i> Schult.		+		+	+	+	+		+			III	Вл-Лу
С	<i>Carex flava</i> L.	+					+						I	Вл-Лу
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Dactylis glomerata</i> L.						+						I	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	+						+	+	+			I	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza longifolia</i> (L. Neum.) Aver.	+					+	+	+	+			III	Вл-Лу
С	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.		+	+	+			+	+	+			III	Вл-Лу
С	<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	+				+	+			+		2	III	Вл-Лу
С	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	+		+	+	+		1	+	1	+	1	V	Вл-Лу
С	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	2	2	3	1	2	1	3	2	3	3	V	Вл-Лу
С	<i>Galium mollugo</i> L.			+					+	+	+	+	III	Вл-Лу
С	<i>Geum rivale</i> L.	+	1	2	+	1	2	1	2	2	3	2	V	Вл-Лу
С	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+											I	Вл-Лу
С	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.							+					I	Вл-Лу
С	<i>Luzula pallescens</i> Sw.						+		+	+			II	Вл-Лу
С	<i>Mentha arvensis</i> L.				+		+			+	+	+	III	Вл-Лу
С	<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+			+	+	+		+		+	IV	Вл-Лу
С	<i>Poa palustris</i> L.	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Poa pratensis</i> L.	+	1		+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Polemonium caeruleum</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Polygonum bistorta</i> L.	+	1	1	1	+	1	1	2	2	3	2	V	Вл-Лу
С	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+	1	1	2	2	2	1	1	2	2	V	Вл-Лу

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Ranunculus acris</i> L.	+	+			+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Ranunculus repens</i> L.						+	+			2	+	II	Вл-Лу
С	<i>Succisa pratensis</i> Moench		+	1				+	2	1			III	Вл-Лу
С	<i>Thalictrum flavum</i> L.	+				+	+	+			+	+	III	Вл-Лу
С	<i>Thalictrum lucidum</i> L.			+	+	+		+		+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	+	+	1	+	1	1	+	1	1	1	2	V	Вл-Лу
С	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.		+		+	+			+				II	Вл-Лу
С	<i>Veronica longifolia</i> L.											+	I	Вл-Лу
D. Ярус мохообразных														
D	Проективное покрытие D, %	30	30	35	30	35	30	40	35	30	35	40		
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	2	2	+	2	2	2	2	2	2	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	1	1	1	+	+	+	+	+	1	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	V	Эпг
D	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.			+									I	Эпг
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	+	+	1	+	1	1	+	1	+	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Campylidium sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dumort.) Dumort.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Erhr ex Hoffm.) Dumond	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	V	Эпк, Эпг
D	<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	2	V	Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпг
D	<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr.ex Nees) Lindenb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.		2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	1	1	+	+	1	1	1	+	+	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	+	+	+	+	+	1	1	1	+	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Riccardia pinguis</i> (L.) Gray						+	+					I	Эпк, Эпг
D	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.2											БВ	ЭЦГ
		Номер описания												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow						+						I	Эпг
D	<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees							1	+	+		+	II	Эпг
D	<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch et al.		+	+		1	1	2	2	1	2	1	V	Эпг
D	<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	+					+			+	+	+	III	Эпг

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Не-Оп – неморальная опушечная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.3

Геоботанические описания сомкнутого разнотравно-осокового березово-елового леса. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2012 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.3 Номер описания											БВ	ЭЦГ	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
А. Ярус древостоя															
A	Сомкнутость крон	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.0	0.1	0.3			
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2	2	2	2	1	1	1	+			3	V	Бо-Ле	
A	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.			+	2	1	2	2	1		1		IV	Бо-Ле	
A	<i>Pinus sylvestris</i> L.		+										I	Бо-Оп	
A	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.				+			2	+		1	1	III	Че-Ле	
В. Ярус кустарников и подроста деревьев															
B	Сомкнутость крон	0.4	0.4	0.4	0.6	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	0.7	0.6			
B	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2	+	+	+	5	4	3		3	3	+	V	Бо-Ле	
B	<i>Frangula alnus</i> Mill.	2	2	2	3	2	3	3	3	3	2	2	V	Бо-Ле	
B	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	2	1	+	3	2	2		3	1	2	V	Бо-Ле	
B	<i>Pinus sylvestris</i> L.	2	3										I	Бо-Оп	
B	<i>Fraxinus excelsior</i> L.								+			+	I	Не-Ле	
B	<i>Malus sylvestris</i> Mill.											+	I	Не-Ле	
B	<i>Viburnum opulus</i> L.	1	+	+				1	+	+		1	IV	Не-Ле	
B	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.					2		1	2	2	2		III	Че-Ле	
B	<i>Salix cinerea</i> L.	2	2	3	3	3	3	3	3	+	1	2	V	Че-Ле	
B	<i>Salix pentandra</i> L.				+	2	+	1	+	3	+	+	IV	Че-Ле	
С. Ярус трав и кустарничков															
C	Проективное покрытие C, %	95	95	95	90	75	50	60	80	50	75	75			
C	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	+	+	+	2	+	+	+	+	1	+	V	Бо-Ле	
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs					+					+		I	Бо-Ле	
C	<i>Frangula alnus</i> Mill.	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	V	Бо-Ле	
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt				+		+		+				II	Бо-Ле	
C	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.				r				r	+			II	Бо-Ле	
C	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	4	4	3	4	2	2	+	3	+	3	2	V	Бо-Ле	
C	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House				+								I	Бо-Ле	
C	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	+	+	+	2	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле	

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.3 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.	1	+	2	3	+	+	+	2	+	+	2	V	Бо-Ле
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.				+	+	+	+	+	+	+	+	IV	Бо-Ле
С	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+	+				+			+	III	Бо-Оп
С	<i>Convallaria majalis</i> L.					+			+				I	Не-Ле
С	<i>Corylus avellana</i> L.											+	I	Не-Ле
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.			+	+	+		+	+	+	+	+	IV	Не-Ле
С	<i>Geranium robertianum</i> L.							+					I	Не-Ле
С	<i>Malus sylvestris</i> Mill.											+	I	Не-Ле
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.											+	I	Не-Ле
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.			+									I	Не-Ле
С	<i>Quercus robur</i> L.			+			+		+		+	+	III	Не-Ле
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.									+		+	I	Не-Ле
С	<i>Viburnum opulus</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Viola mirabilis</i> L.					1	+	+	+	+			III	Не-Ле
С	<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	1	+	+	+	+	+	+				+	IV	Не-Оп
С	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.				+								I	Не-Оп
С	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.					+	+	+	+	+	+	+	IV	Че-Ле
С	<i>Carex elongata</i> L.										+		I	Че-Ле
С	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	+	+	+	1	2	2	2	2	2	2	2	V	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.								+		+		I	Че-Ле
С	<i>Poa remota</i> Forsell.										+	+	I	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.	2	2	2	2	2	+	+	1	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Salix pentandra</i> L.	+		+	+	+	+	+		+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.							+		+	+		II	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	+	2	2	+	+	+		1		1		IV	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	1	1	+	1	1	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Carduus crispus</i> L.					+	+			+	+		II	Че-Оп
С	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.									+			I	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo			+			+			+			II	Че-Оп

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.3 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.								+	+	+		II	Че-Оп
С	<i>Geranium palustre</i> L.				+					+			I	Че-Оп
С	<i>Valeriana officinalis</i> L.	+	+	+	+		+	+	+		+	+	V	Че-Оп
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.			+		+	+	+	+	+	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Angelica palustris</i> (Boiss.) Hoffm.	+	+		+			+	+		+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Betula humilis</i> Schrank		+										I	Тр-Бл
С	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth											+	I	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	+				+	+	+	+	+	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Cardamine amara</i> L.	+			+	+	+						II	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	3	4	3	5	1	+	+	+	1	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.	1	1	1	+	+		+	+			+	IV	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+	3	1	1	+	+	+	1	+	2	V	Тр-Бл
С	<i>Carex juncella</i> (Fries) Th. Fries									+		+	I	Тр-Бл
С	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	+									+		I	Тр-Бл
С	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.						+						I	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	2	V	Тр-Бл
С	<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	+	+										I	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.					2							I	Тр-Бл
С	<i>Galium uliginosum</i> L.	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Lathyrus palustris</i> L.					+						+	I	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	2	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1	V	Тр-Бл
С	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.								+				I	Тр-Бл
С	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.				+	+		+			+	+	III	Тр-Бл
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	+	+	+									II	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+			+	+	+	+	+	+	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Prunella vulgaris</i> L.	+	+		+			+	+				III	Су-Лы
С	<i>Veronica chamaedrys</i> L.						+						I	Су-Лы
С	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	+	+		+		+			+		+	III	Вл-Лы
С	<i>Briza media</i> L.	+											I	Вл-Лы
С	<i>Cardamine dentata</i> Schult.							+	+	+	+		II	Вл-Лы

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.3 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Carex flava</i> L.	+	+	+	+				+				III	Вл-Лу
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+			+	+	+	+	+	+		+	IV	Вл-Лу
С	<i>Dactylis glomerata</i> L.									+			I	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo						+				+		I	Вл-Лу
С	<i>Dactylorhiza longifolia</i> (L. Neum.) Aver.		+			+							I	Вл-Лу
С	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.		+		+		+	+		+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	1	+			+							II	Вл-Лу
С	<i>Festuca pratensis</i> Huds.		+										I	Вл-Лу
С	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	3	2	3	2	+	2	2	2	3	2	V	Вл-Лу
С	<i>Galium mollugo</i> L.			+									I	Вл-Лу
С	<i>Geum rivale</i> L.	+	+	+	+	+	3	3	2	2	3	2	V	Вл-Лу
С	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	+	+	+					+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.					+							I	Вл-Лу
С	<i>Lythrum virgatum</i> L.					+	+	+		+	+	+	III	Вл-Лу
С	<i>Mentha arvensis</i> L.			+		+	+	+	+	+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Parnassia palustris</i> L.		+				+		+				II	Вл-Лу
С	<i>Poa palustris</i> L.		+	+	+	+	+	+		1	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Polemonium caeruleum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	Вл-Лу
С	<i>Polygonum bistorta</i> L.	1	1	1	1	+	+	+	+	1	+	1	V	Вл-Лу
С	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Ranunculus acris</i> L.		+	+	+			+	+			+	III	Вл-Лу
С	<i>Ranunculus repens</i> L.			+									I	Вл-Лу
С	<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.								+				I	Вл-Лу
С	<i>Succisa pratensis</i> Moench								+				I	Вл-Лу
С	<i>Thalictrum flavum</i> L.				+					+			I	Вл-Лу
С	<i>Thalictrum lucidum</i> L.	+	+		+	+	+	+		+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	1		+		+							II	Вл-Лу
С	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.			+		+	+					+	II	Вл-Лу
С	<i>Veronica longifolia</i> L.		+						+				I	Вл-Лу
С	<i>Vicia cracca</i> L.	+	+	+	+	+	+					+	IV	Вл-Лу
С	<i>Viola canina</i> L.								+				I	Вл-Лу

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.3 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D. Ярус мохообразных														
D	Проективное покрытие D, %	80	75	30	35	35	40	40	30	45	30	40		ГМС
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium curtum</i> (Lindb.) C. Jens.				+					+			I	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.		+	+									I	Эпф, Эпк
D	<i>Campylidium sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	+							+				I	Эпк, Эпг
D	<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	+		+		+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Chiloscyphys pallescens</i> (Erhr ex Hoffm.) Dumond	+	+	+	+	+		+		+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	+	1	+	+	2	2	2	2	1	1	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	3	3	2	2	3	3	3	4	3	4	3	V	Эпк, Эпг
D	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.						+						I	Эпк, Эпг
D	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.		+										I	Эпк, Эпг
D	<i>Fissidens exilis</i> Hedw.		+	+									I	Эпг
D	<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs											+	I	Эпг
D	<i>Helodium blandowii</i> (F.Weber & D.Mohr) Warnst.	2	2	2	2	2	1	2	+	+	1	2	V	Эпг
D	<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	+		+		+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	+		+									I	Эпг
D	<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr.ex Nees) Lindenb.	+	+	+	+	+		+		+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	2	3	3	3	2	2	2	2	3	2	2	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.		+				+	+		+	+	+	III	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	1		+		+	+	+				+	III	Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.						+	1			1	+	II	Эпк, Эпг
D	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.						+				1		I	Эпк, Эпг
D	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.		+										I	Эпг
D	<i>Riccardia pinquis</i> (L.) Gray		+	+	+	+	+	+	+	1	+	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske		+			+	+			+			II	Эпг

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Не-Оп – неморальная опушечная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.4.1

Геоботанические описания темных парцелл высокотравного ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье.
БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2013 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
А. Ярус древостоя														
А	Сомкнутость крон	0.7	0.7	0.6	0.7	0.7	0.6	0.8	0.7	0.7	0.8	0.8		
А	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	2	3	2	3	3	3	3	3	3	2	V	Бо-Ле
А	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3	3	3	4	4	3	4	4	3	4	3	V	Бо-Ле
А	<i>Pinus sylvestris</i> L.					2	1						I	Бо-Оп
А	<i>Populus tremula</i> L.	+											I	Не-Ле
А	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	4	2	+		+	+	+	+		2	3	V	Че-Ле
В. Ярус кустарников и подроста деревьев														
В	Сомкнутость крон	0.5	0.6	0.7	0.6	0.7	0.6	0.8	0.6	0.7	0.6	0.6		
В	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			1									I	Бо-Ле
В	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	+	2	3	+	3	3	3	1	2	+	V	Бо-Ле
В	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	3	3	4	3	4	3	4	3	4	2	2	V	Бо-Ле
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
В	<i>Acer platanooides</i> L.	+	+		+	+	2	2	1	+	+	+	V	Не-Ле
В	<i>Corylus avellana</i> L.					+	1	+	+	+	+	+	IV	Не-Ле
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	+	+	+	+			+		IV	Не-Ле
В	<i>Padus avium</i> Mill.	+			+		+				+		II	Не-Ле
В	<i>Quercus robur</i> L.		+			+	+	+	+		+	+	IV	Не-Ле
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+					+	+		+	+	III	Не-Ле
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+								+		+	II	Не-Ле
В	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+		3	+	+	+	+	V	Че-Ле
В	<i>Salix cinerea</i> L.		+	+						+			II	Че-Ле
С. Ярус трав и кустарничков														
С	Проективное покрытие С, %	60	70	50	60	60	60	70	50	60	75	80		
С	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		+	+	+	+		+		+	+	+	IV	Бо-Ле
С	<i>Circaea alpina</i> L.	+				+	+	+	+			+	III	Бо-Ле
С	<i>Daphne mezereum</i> L.							+					I	Бо-Ле
С	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	2	2	2	2	1	2	2	3	1	+	V	Бо-Ле
С	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	+	2	+	1	1	1	2	+	1	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	+	V	Бо-Ле
С	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	+	+	+	+	+	+	+	+	+			V	Бо-Ле
С	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	2	1	3	1	+	2	1	2	1	+	V	Бо-Ле
С	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	1	+	+	+	1	1		+	+		V	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.	1	2	1	2	2	2	2	2	3	3	2	V	Бо-Ле
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	1	1	1	+	+	1	+	2	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Trientalis europaea</i> L.						+	+	+				II	Бо-Ле
С	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.				+				+	+	+		II	Бо-Ле
С	<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton									r			I	Бо-Оп
С	<i>Pinus sylvestris</i> L.				+			+		+			II	Бо-Оп
С	<i>Rubus idaeus</i> L.											+	I	Бо-Оп
С	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Actaea spicata</i> L.					+							I	Не-Ле
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.		+			+		1					II	Не-Ле
С	<i>Asarum europaeum</i> L.								+		+		I	Не-Ле
С	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.					+	+						I	Не-Ле
С	<i>Convallaria majalis</i> L.	3	2	3		+		+	+		1		IV	Не-Ле
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Cypripedium calceolus</i> L.	+	+		1	+	+	1		+			IV	Не-Ле
С	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	+		+	+	+	+		+		+	+	IV	Не-Ле
С	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz					+	+	+	+	+	+		III	Не-Ле
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.				+					+		+	II	Не-Ле
С	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	Не-Ле
С	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.						+						I	Не-Ле
С	<i>Geranium robertianum</i> L.	+		+		1	+		+		+	+	IV	Не-Ле
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.							+	+			+	II	Не-Ле
С	<i>Milium effusum</i> L.		+						+				I	Не-Ле
С	<i>Padus avium</i> Mill.	+		+	+		+	1			1		III	Не-Ле
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Populus tremula</i> L.	+	+										I	He-Ле
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	+	+			+	+	+	+	+			IV	He-Ле
С	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	+							+		+		II	He-Ле
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	He-Ле
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+						+	+		+	+	III	He-Ле
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	V	He-Ле
С	<i>Viburnum opulus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	He-Ле
С	<i>Viola mirabilis</i> L.	+		+		+		+	+		+	+	IV	He-Ле
С	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth		+									+	I	Че-Ле
С	<i>Carex elongata</i> L.	+			+	+	+	+	+	+		+	IV	Че-Ле
С	<i>Carex loliacea</i> L.		+	+	+				+				II	Че-Ле
С	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.					+		+			+	1	II	Че-Ле
С	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	2	1	2	2	+	2	2	2	2	2	+	V	Че-Ле
С	<i>Humulus lupulus</i> L.											+	I	Че-Ле
С	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.					+		+	+		+	2	III	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.											+	I	Че-Ле
С	<i>Poa remota</i> Forsell.	+	+		+			+	+			+	III	Че-Ле
С	<i>Ribes nigrum</i> L.	+	+	+		+		+	+	+		+	IV	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.			+						+		+	II	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.	2	+		1	+	1	1	+	+	1	2	V	Че-Ле
С	<i>Stachys palustris</i> L.											+	I	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	+	+	1	+	2	2		+		2	3	V	Че-Ле
С	<i>Urtica dioica</i> L.	+	+			+	+					+	III	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	+	+	+	+	2	2	+	+	+	1	2	V	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.											+	I	Че-Оп
С	<i>Galium aparine</i> L.									+		+	I	Че-Оп
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.		+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Cardamine amara</i> L.		+	+			+	+	+		+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.			+	+		+	+		+	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.			+	+	+	+			+		+	III	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	+					+					+	II	Тр-Бл
С	<i>Epilobium palustre</i> L.		+		+	+	+		+	+	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.										+	+	I	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.		+	+	+		+	+		+		+	IV	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.	+	+	+	+			+	+		+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	+							1		+	3	II	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1	+	+	1	1	+	+	+	+	1	1	V	Тр-Бл
С	<i>Lythrum salicaria</i> L.		+		+	+		+	+	+		+	IV	Тр-Бл
С	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.		+		+		+	+	+	+	+		IV	Тр-Бл
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.			1	+					+	+	+	III	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Fragaria vesca</i> L.				+				+	+			II	Су-Лу
С	<i>Phalacrologium annuum</i> (L.) Dumort.										+	+	I	Су-Лу
С	<i>Cardamine dentata</i> Schult.		+	+		+	+	+		+	+	+	IV	Вл-Лу
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.		+	+	+	+		+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	V	Вл-Лу
С	<i>Geum rivale</i> L.	2	2	2	2	2	2	1	2	+	2	2	V	Вл-Лу
С	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.		+	+		+		+			+		III	Вл-Лу
С	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	+											I	Вл-Лу
С	<i>Mentha arvensis</i> L.	+						+			+		II	Вл-Лу
С	<i>Poa palustris</i> L.	+		+	+		+						II	Вл-Лу
С	<i>Polemonium caeruleum</i> L.			+	+								I	Вл-Лу
С	<i>Polygonum bistorta</i> L.	+		+				+	+		+		III	Вл-Лу
С	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+	+	+		+	+		+			IV	Вл-Лу
С	<i>Ranunculus repens</i> L.	+	+		1				+	+		1	III	Вл-Лу
С	<i>Rumex acetosa</i> L.									+			I	Вл-Лу

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
C	<i>Veronica longifolia</i> L.			+									I	Вл-Лу
C	<i>Veronica scutellata</i> L.		+	+									I	Вл-Лу
C	<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.						+						I	Адвен.
D. Ярус мохообразных														
D	Проективное покрытие D, %	75	65	80	35	55	65	60	65	60	55	50		ГМС
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.										1	+	I	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	2	1	2	+	1	1	+	1	+	1		V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.	+	+	+	+	+		+	+				IV	Эпф, Эпк
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske		+	+	1				+	+	1	+	IV	Эпк, Эпг
D	<i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dumort.) Dumort.	+		+			+		+		+		III	Эпк, Эпг
D	<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Erhr ex Hoffm.) Dumond	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	1	+	+	+	+	+		+	+	+		V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	V	Эпк, Эпг
D	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.			+	+	1	+	+	+	1	2	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.									+			I	Эпг
D	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	2	1	+	2	1	2	2	2	2	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Lophocolea</i> sp.	+	+		+	+	+	+		+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Marchantia polymorpha</i> L.	+	+	+				+			+	+	III	Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	1	2	1	2	2	+	1	1	1	+	+	V	Эпг
D	<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.		+				+			+		+	II	Эпг
D	<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr.ex Nees) Lindenb.	+			+	+			+				II	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	2	2	2	2	2	+	2	2	2	2	2	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	+	+	+	1	+		+		+	+		IV	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	1	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	2	2	1	+	2	2	+	+	1	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+		+	+	2	+	1	+	1		+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	1	+	1	+	+	+	1	1	1	1	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.			1	2	1	+			+		1	III	Эпк, Эпг
D	<i>Riccardia pinguis</i> (L.) Gray	1	+	+			+	+	+		+	+	IV	Эпк, Эпг
D	<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+		+	+		+	+	+	+	V	Эпф

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.1 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow			1		1		1		+	2	+	III	Эпг
D	<i>Sphagnum palustre</i> L.											+	I	Эпг
D	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome		+						+	1	+	1	III	Эпг
D	<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A.Jaeger	+	+	2	+	1	1	+	1	2		1	V	Эпф, Эпк, Эпг

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая; Адвен. – адвентивная. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.4.2

Геоботанические описания светлых парцелл (окоп) высокотравного ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2012-2013 гг.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2											БВ	ЭЦГ
		Номер описания												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
А. Ярус древостоя														
А	Сомкнутость крон	0.3	0.2	0.2	0.1	0.0	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.4		
А	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	1	1	+		+	1	+	2	+	1	V	Бо-Ле
А	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2	1	1	+		+	+	+	+	2	1	V	Бо-Ле
А	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+			+		+					1	II	Бо-Оп
А	<i>Populus tremula</i> L.											1	I	Не-Ле
А	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	+	1			2	1	1	2	2	2	V	Че-Ле
В. Ярус кустарников и подроста деревьев														
В	Сомкнутость крон	0.2	0.4	0.3	0.4	0.6	0.5	0.1	0.4	0.1	0.1	0.1		
В	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.					+			+				I	Бо-Ле
В	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	+	3	3	+	3		+			+	IV	Бо-Ле
В	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	1	1	1	+	+	3	1	1	2	+	2	V	Бо-Ле
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+				+	+			+			II	Бо-Ле
В	<i>Acer platanoides</i> L.		+		+			+	+	+	+		III	Не-Ле
В	<i>Corylus avellana</i> L.		+	+				+	+				II	Не-Ле
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+				+		+	+	+	IV	Не-Ле
В	<i>Padus avium</i> Mill.										+	+	I	Не-Ле
В	<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+	+			+	1	1	+		IV	Не-Ле
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.							+		+	+		II	Не-Ле
В	<i>Ulmus glabra</i> Huds.			+				+		+	+		II	Не-Ле
В	<i>Viburnum opulus</i> L.				+				+				I	Не-Ле
В	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1	2	1	+	+	2	+	+	+	1	+	V	Че-Ле
В	<i>Salix cinerea</i> L.		+		1	3	+	+	3		+		IV	Че-Ле
В	<i>Salix pentandra</i> L.					+							I	Че-Ле
С. Ярус трав и кустарничков														
С	Проективное покрытие С, %	95	85	85	95	99	80	85	99	99	95	80		
С	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		+	+	+	+	+					+	III	Бо-Ле
С	<i>Circaea alpina</i> L.	+					+			+			II	Бо-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	1	1	1	+	2	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	+	+	+	+	+	+	+	+			+	V	Бо-Ле
С	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.			+	+		+						II	Бо-Ле
С	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		+	+	+								II	Бо-Ле
С	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+			+		+	+	+			+	III	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	+	1	+	2	2	+	+	+	+		V	Бо-Ле
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Pinus sylvestris</i> L.				+		+						I	Бо-Оп
С	<i>Rubus idaeus</i> L.	+						+		+	+	+	III	Бо-Оп
С	<i>Acer platanoide</i> s L.		+	+	+		+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.				+	+							I	Не-Ле
С	<i>Asarum europaeum</i> L.							+	+				I	Не-Ле
С	<i>Convallaria majalis</i> L.			+	+		+	+					II	Не-Ле
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	+	+	+	+	+		+		+	+	V	Не-Ле
С	<i>Cypripedium calceolus</i> L.			+			+	r					II	Не-Ле
С	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	+	+	+	+	+							III	Не-Ле
С	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz		+		+			r	r				II	Не-Ле
С	<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.							+					I	Не-Ле
С	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	+		+	+		+		+	IV	Не-Ле
С	<i>Geranium robertianum</i> L.	1	1	+		+		+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.					+	+	2	+		2		III	Не-Ле
С	<i>Milium effusum</i> L.										+		I	Не-Ле
С	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.									+			I	Не-Ле
С	<i>Padus avium</i> Mill.	+					+			+	+	+	III	Не-Ле
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.			+				+					I	Не-Ле
С	<i>Populus tremula</i> L.	+			+							+	II	Не-Ле
С	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.							+					I	Не-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	He-Ле
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+				+			+	+		III	He-Ле
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+		+	+					+			II	He-Ле
С	<i>Viburnum opulus</i> L.	+	+	+	1	+	1	+	+		+	+	V	He-Ле
С	<i>Viola mirabilis</i> L.		1	+	+	+		+	+	+	+		IV	He-Ле
С	<i>Viola odorata</i> L.							+					I	He-Ле
С	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	+				+	+	+	+	+		+	IV	Че-Ле
С	<i>Carex elongata</i> L.		+				+		+				I	Че-Ле
С	<i>Carex loliacea</i> L.										+		I	Че-Ле
С	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	+	+	+	+		+	+		+	+		IV	Че-Ле
С	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	3	2	2	2	2	3	1	1	1	+	1	V	Че-Ле
С	<i>Humulus lupulus</i> L.	+								+		+	II	Че-Ле
С	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	2	+			+		+	+	+	2	1	IV	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	1	+	+	+	2	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.									+			I	Че-Ле
С	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench									+			I	Че-Ле
С	<i>Poa remota</i> Forsell.	+	+	+						+		+	III	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.		+	+	+	2	1		2	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Salix pentandra</i> L.					+							I	Че-Ле
С	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.					+	+						I	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.	2	2	2	+	+	+	+	1	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	2	2	1	+	2	+	+	1	+	1	+	V	Че-Ле
С	<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.						+		+				I	Че-Ле
С	<i>Urtica dioica</i> L.	+	+			+	+		1	3	3		IV	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	2	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	5	4	3	3	2	2	3	+	4	3	3	V	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	+	+	+	+		+	+	+		+	+	V	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	1	+	+		+		+	+	+	2	+	V	Че-Оп
С	<i>Galium aparine</i> L.				+					+			I	Че-Оп
С	<i>Geranium palustre</i> L.					+							I	Че-Оп
С	<i>Valeriana officinalis</i> L.	+	+		+	+							II	Че-Оп

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	1	+	+	+	+	1		+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Angelica palustris</i> (Boiss.) Hoffm.						+						I	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	1	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Cardamine amara</i> L.	+	+			+		+	+	+	+	1	IV	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	+	1	+	+	+	+	1	+	+	+	1	V	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.	+	+	+	+	+	+				+		IV	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex disticha</i> Huds.							+		+	+	+	II	Тр-Бл
С	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard		+				+						I	Тр-Бл
С	<i>Carex riparia</i> Curt.									+	+		I	Тр-Бл
С	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.					+			+				I	Тр-Бл
С	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray					+	+	+				+	II	Тр-Бл
С	<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+	+	+	+							III	Тр-Бл
С	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.				+	+							I	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.	+	+	+		+	+						III	Тр-Бл
С	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	+		+				+	+	1	+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	2	+	1	+	1	1	+	2	1	1	+	V	Тр-Бл
С	<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.			+	+	+	+		+			+	III	Тр-Бл
С	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.										+		I	Тр-Бл
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	1	2	1	3	4	3	2	3	2	2	2	V	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	1	2	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Fragaria vesca</i> L.				+								I	Су-Лу
С	<i>Phalacrologium annuum</i> (L.) Dumort.		+										I	Су-Лу
С	<i>Prunella vulgaris</i> L.						+						I	Су-Лу
С	<i>Agrostis canina</i> L.							+			+		I	Вл-Лу
С	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+				+	+						II	Вл-Лу
С	<i>Cardamine dentata</i> Schult.		+	+		+	+						II	Вл-Лу
С	<i>Carex flava</i> L.							+					I	Вл-Лу
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+	+		+	+	+		+	+	+	+	V	Вл-Лу

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Dactylis glomerata</i> L.					+							I	Вл-Лу
С	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	+	+	2	+	2	3	2	3	2	3	V	Вл-Лу
С	<i>Geum rivale</i> L.	3	2	2	2	2	3	2	2	2	2	1	V	Вл-Лу
С	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.		+	+	+			+	+		+		III	Вл-Лу
С	<i>Lysimachia nummularia</i> L.								+				I	Вл-Лу
С	<i>Mentha arvensis</i> L.		+	+	+	+	+		+	+		+	IV	Вл-Лу
С	<i>Poa palustris</i> L.	+	+	+	+	1	+						III	Вл-Лу
С	<i>Poa trivialis</i> L.							+	+	1	+	+	III	Вл-Лу
С	<i>Polemonium caeruleum</i> L.				+	+			+			+	II	Вл-Лу
С	<i>Polygonum bistorta</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
С	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	+	+	+	+	+	+		+			+	IV	Вл-Лу
С	<i>Ranunculus repens</i> L.	+	1	1	+	+	+	+	+	+	1	+	V	Вл-Лу
С	<i>Succisa pratensis</i> Moench				+								I	Вл-Лу
С	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.					+	+						I	Вл-Лу
С	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.								+				I	Вл-Лу
С	<i>Veronica longifolia</i> L.			+						+			I	Вл-Лу
С	<i>Vicia cracca</i> L.				+								I	Вл-Лу

D. Ярус мохообразных

D	Проективное покрытие D, %	60	60	40	35	30	75	55	60	50	40	50		ГМС
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.						1						I	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.				+	+	+	+	+			+	III	Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	3	2	2	2	+	+	2	2	2	2	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.						2	+	+	+	1	1	III	Эпф, Эпк
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1	2	1	+	2	+	1	2	1	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	1	+	+	2	2	+	1	2	2	+	+	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	3	3	2	1	1	3	2	1	3	3	4	V	Эпк, Эпг
D	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.							+					I	Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	+	+	1	1	+	+	1				IV	Эпк, Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.		+	+	+	1	2	1	1	1	1	2	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	3	3	3	3	2	2	3	3	2	2	2	V	Эпф, Эпк, Эпг

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.4.2 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.			1	+	1		1	+	+	+	1	IV	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.			+	+	r	+	+	1	1	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.		+	+	1	+	+	+	1	1	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphys subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.		+	1	2	3	2	+	+	+	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Riccardia pinguis</i> (L.) Gray	2	2	2	+	+	r	1	1	1	1	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	V	Эпф

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Су-Лу – сухолуговая; Вл-Лу – влажно-луговая. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.5

Геоботанические описания высокотравного черноольшаника вблизи высокотравного ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2012 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.5 Номер описания												БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
А. Ярус древостоя															
A	Сомкнутость крон	0.8	0.7	0.8	0.6	0.6	0.8	0.7	0.6	0.6	0.8	0.7			
A	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	3		3	4		3	3	4	1	1		IV	Бо-Ле	
A	<i>Populus tremula</i> L.					+							I	Не-Ле	
A	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	4	4	4	3	4	4	4	3	4	5	4	V	Че-Ле	
В. Ярус кустарников и подроста деревьев															
В	Сомкнутость крон	0.1	0.4	0.1	0.3	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1			
В	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.						+					+	I	Бо-Ле	
В	<i>Frangula alnus</i> Mill.		+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	V	Бо-Ле	
В	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	2	3	+	2	1	+	2	2	+	1	+	V	Бо-Ле	
В	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+		1	+	+	+	+			+	IV	Бо-Ле	
В	<i>Acer platanoides</i> L.	+								+	+	+	II	Не-Ле	
В	<i>Corylus avellana</i> L.	+		+	+	+	+	+	+	+	+		V	Не-Ле	
В	<i>Fraxinus excelsior</i> L.		+				+					+	II	Не-Ле	
В	<i>Padus avium</i> Mill.					+	+					+	II	Не-Ле	
В	<i>Quercus robur</i> L.	+					+	+				+	II	Не-Ле	
В	<i>Tilia cordata</i> Mill.		+							+			I	Не-Ле	
В	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	2	+	+	+	+	+	+	2	1	1	V	Че-Ле	
В	<i>Salix cinerea</i> L.				1	+	+	+		+		+	III	Че-Ле	
С. Ярус трав и кустарничков															
С	Проективное покрытие С, %	85	80	80	99	99	99	90	99	95	99	99			
С	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			+	+		+	+	+	+			III	Бо-Ле	
С	<i>Circaea alpina</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	V	Бо-Ле	
С	<i>Daphne mezereum</i> L.									+			I	Бо-Ле	
С	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	V	Бо-Ле	
С	<i>Frangula alnus</i> Mill.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле	
С	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt		+	+	+				+				II	Бо-Ле	
С	<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	r	+										I	Бо-Ле	

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.5 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench				+				+				I	Бо-Ле
С	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Rubus saxatilis</i> L.	1	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	<i>Trientalis europaea</i> L.					+			+				I	Бо-Ле
С	<i>Rubus idaeus</i> L.	+	+	+	+	+	1	1	+	1	+	+	V	Бо-Оп
С	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+							+	+	+	III	Не-Ле
С	<i>Adoxa moschatellina</i> L.									+			I	Не-Ле
С	<i>Aegopodium podagraria</i> L.						+			+	+		II	Не-Ле
С	<i>Asarum europaeum</i> L.						+	+			+		II	Не-Ле
С	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.		+	+		+							II	Не-Ле
С	<i>Corylus avellana</i> L.	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott								+				I	Не-Ле
С	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz				r								I	Не-Ле
С	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	+	+	+	+		+		+	+			IV	Не-Ле
С	<i>Fraxinus excelsior</i> L.			+			+		+	+		+	II	Не-Ле
С	<i>Geranium robertianum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Mercurialis perennis</i> L.		+	+	+	+	+	+			+		IV	Не-Ле
С	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	+					+	+	+	+	+		III	Не-Ле
С	<i>Padus avium</i> Mill.					+	+	+			+	+	III	Не-Ле
С	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Не-Ле
С	<i>Poa nemoralis</i> L.	+	+			+		+		+	+	+	IV	Не-Ле
С	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.									+		+	I	Не-Ле
С	<i>Populus tremula</i> L.					+							I	Не-Ле
С	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	+					+			+		+	II	Не-Ле
С	<i>Quercus robur</i> L.		+	+	+	+	+	+	+				IV	Не-Ле
С	<i>Tilia cordata</i> Mill.		+	+						+			II	Не-Ле
С	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+							+		+	II	Не-Ле
С	<i>Viburnum opulus</i> L.									+			I	Не-Ле
С	<i>Viola mirabilis</i> L.									+			I	Не-Ле
С	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.									+			I	Не-Оп

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.5 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Carex elongata</i> L.	+	+	+		+	+	+		+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	2	1	+	+	1	+	+	1	2	1	+	V	Че-Ле
С	<i>Humulus lupulus</i> L.	+	+	+	+	1	1	+	1	+	+	2	V	Че-Ле
С	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	+	2	2	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	+			+	+	1	+	+			+	IV	Че-Ле
С	<i>Poa remota</i> Forsell.	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Ribes nigrum</i> L.			+	+	+	+	+			+	+	IV	Че-Ле
С	<i>Salix cinerea</i> L.				+	+	+	+		+	+	+	IV	Че-Ле
С	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.		+	+		2	+	1		+	+	3	IV	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.	+	+	+	1	1	1	1	+	+	+	1	V	Че-Ле
С	<i>Stachys palustris</i> L.	+	+		+	+	+	+		+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Willd.			+						+			I	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	3	3	4	3	2	1	3	3	1	3	2	V	Че-Ле
С	<i>Urtica dioica</i> L.		+		+	+	2	+	1	+	+	1	V	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	3	3	3	2	4	3	3	4	4	3	4	V	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo	+	+										I	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+	+	+	3	2	2	1	1	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+	+	+	+			+	+	+			IV	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	2	+	+	+	1	+	+	+	1	V	Тр-Бл
С	<i>Cardamine amara</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	3	2	2	2	2	2	2	1	3	3	2	V	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.	+	+	+	+	+	+	+	+		+		V	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+	+	2	+	1	1	2	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex juncella</i> (Fries) Th. Fries								+				I	Тр-Бл
С	<i>Carex riparia</i> Curt.	+		+		+	+		+		+	+	IV	Тр-Бл
С	<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray			+					+	+			II	Тр-Бл
С	<i>Epilobium palustre</i> L.	+	+		+	+					+		III	Тр-Бл

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.5 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
C	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	+											I	Тр-Бл
C	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
C	<i>Equisetum palustre</i> L.	+											I	Тр-Бл
C	<i>Galium palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
C	<i>Galium uliginosum</i> L.			+	+		+	+	+	+	+	+	IV	Тр-Бл
C	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.		+	1		+							II	Тр-Бл
C	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	1	+	2	1	1	1	1	+	+	1	V	Тр-Бл
C	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.			+						+			I	Тр-Бл
C	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	3	+	3	3	3	3	3	3	4	3	2	V	Тр-Бл
C	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
C	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	+											I	Вл-Лу
C	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.				+		+		+		+	+	III	Вл-Лу
C	<i>Carex flava</i> L.										+		I	Вл-Лу
C	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.							+	+	+	+		II	Вл-Лу
C	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	+	2	2	2	3	1	2	3	2	2	V	Вл-Лу
C	<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	+		+									I	Вл-Лу
C	<i>Geum rivale</i> L.	3	2	2	1	1	1	1	1	2	2	+	V	Вл-Лу
C	<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.								+				I	Вл-Лу
C	<i>Lythrum virgatum</i> L.	+	+	+	+			+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Mentha arvensis</i> L.	+								+			I	Вл-Лу
C	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	+	+		+	+		+					III	Вл-Лу
C	<i>Poa palustris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Polemonium caeruleum</i> L.	+											I	Вл-Лу
C	<i>Polygonum bistorta</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Ranunculus repens</i> L.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	+						+	+		+		II	Вл-Лу
D. Ярус мохообразных														
D	Проективное покрытие D, %	45	50	45	40	50	35	30	35	30	35	40		ГМС
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	2	1	2	2	2	1	+	1	2	2	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch et al.								1		+		I	Эпк, Эпг
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	1	1	2	1	+	1	1	1	+	+	1	V	Эпк, Эпг

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.5 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	2	2	+	2	+	1	1	1	2	+	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	3	3	3	2	4	4	4	4	3	3	3	V	Эпк, Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+	2	2	1	+	1	+		+		+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Lophocolea</i> sp.			+					+	+	+	+	III	Эпк, Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	1	2	2	2	+	1	+	1	+	1	1	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	2	2	2	2	+		1	1	3	1	2	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	2	2	2	4	2	1	1	+	2	2	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	2	2	2	2	1	2	2	+	1	1	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.				+			1	1	1		+	III	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphys subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	1	2	2	2	+	2	2	+	1	2	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphys triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.											2	I	Эпк, Эпг
D	<i>Riccardia pinguis</i> (L.) Gray		1	1				+	1	+	+	1	IV	Эпк, Эпг
D	<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	1	V	Эпф

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Не-Оп – неморальная опушечная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Вл-Лу – влажно-луговая; Тр-Бл – травяно-болотная. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.1.6

Геоботанические описания высокотравного черноольшаника вдали от высокотравного ельника. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. БВ – баллы встречаемости, "г", "+" и арабские цифры – баллы покрытия-обилия по шкале Браун-Бланке. Лето 2012 г.

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.6 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
А. Ярус древостоя														
А	Сомкнутость крон	0.8	0.7	0.9	0.7	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.8	0.8		
А	Betula pubescens Ehrh.					2	+			+	2		II	Бо-Ле
А	Populus tremula L.			1							+		I	Не-Ле
А	Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	5	4	5	4	5	5	4	4	4	5	5	V	Че-Ле
В. Ярус кустарников и подроста деревьев														
В	Сомкнутость крон	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1		
В	Betula pubescens Ehrh.		+					1		+			II	Бо-Ле
В	Frangula alnus Mill.	1	+			2	+	+	+		+	+	IV	Бо-Ле
В	Picea abies (L.) Karst.	2		2		2	+	+	+	+	+		IV	Бо-Ле
В	Sorbus aucuparia L.	1			+				+	+			II	Бо-Ле
В	Corylus avellana L.	+				+			+				II	Не-Ле
В	Fraxinus excelsior L.	+						+					I	Не-Ле
В	Padus avium Mill.	+	+	+	+	+		+		+	1	+	V	Не-Ле
В	Quercus robur L.			1									I	Не-Ле
В	Ulmus glabra Huds.		+				+		+				II	Не-Ле
В	Alnus glutinosa (L.) Gaertn.				1		+	+	+	+		+	III	Че-Ле
В	Salix cinerea L.	+	+						+	+	+		III	Че-Ле
С. Ярус трав и кустарничков														
С	Проективное покрытие С, %	99	95	80	99	95	99	99	99	99	99	99		
С	Betula pubescens Ehrh.			+						+			I	Бо-Ле
С	Circaea alpina L.	+	+	+	+	+	+				+	+	IV	Бо-Ле
С	Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Ле
С	Frangula alnus Mill.	+	+	+		+	+	+	+		+	+	V	Бо-Ле
С	Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	+	+	+				+	+				III	Бо-Ле
С	Picea abies (L.) Karst.			+			+	+		+	+		III	Бо-Ле
С	Rubus saxatilis L.			2	+	+		+	+	+		+	IV	Бо-Ле
С	Sorbus aucuparia L.	+	+		+	+		+	+	+	+		IV	Бо-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.6 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
C	<i>Rubus idaeus</i> L.	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Бо-Оп
C	<i>Acer platanoides</i> L.					+		+				+	II	He-Ле
C	<i>Aegopodium podagraria</i> L.									+		+	I	He-Ле
C	<i>Asarum europaeum</i> L.	+	+	+	+			+		+	+		IV	He-Ле
C	<i>Convallaria majalis</i> L.				+								I	He-Ле
C	<i>Corylus avellana</i> L.		+			+		+				+	II	He-Ле
C	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	He-Ле
C	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.			+	+			+	+		+		III	He-Ле
C	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+		+			+					II	He-Ле
C	<i>Geranium robertianum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	He-Ле
C	<i>Mercurialis perennis</i> L.	+	1		+	+	1	+	1	+	+	+	V	He-Ле
C	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	+	+	+				+		+			III	He-Ле
C	<i>Padus avium</i> Mill.	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	V	He-Ле
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	He-Ле
C	<i>Populus tremula</i> L.			+									I	He-Ле
C	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.		+					+			+	+	II	He-Ле
C	<i>Quercus robur</i> L.			+									I	He-Ле
C	<i>Ulmus glabra</i> Huds.			+			+			+	+		II	He-Ле
C	<i>Viburnum opulus</i> L.									+		+	I	He-Ле
C	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	V	Че-Ле
C	<i>Carex elongata</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
C	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	+	+		+	+	+	3	+	+	+		V	Че-Ле
C	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
C	<i>Humulus lupulus</i> L.	+	3	+	1	2	3	3	3	+	2	2	V	Че-Ле
C	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	Че-Ле
C	<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
C	<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.				+		+	+		+			II	Че-Ле
C	<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench							+					I	Че-Ле
C	<i>Poa remota</i> Forsell.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
C	<i>Ribes nigrum</i> L.		+	+	1	+	+	+			+	+	IV	Че-Ле
C	<i>Salix cinerea</i> L.	+	+	+			+		+	+	+		IV	Че-Ле

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.6 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
С	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.		1	+	2	1	4	+	3	2	1	2	V	Че-Ле
С	<i>Solanum dulcamara</i> L.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Ле
С	<i>Stachys palustris</i> L.			+	+	+	+	+	+			+	IV	Че-Ле
С	<i>Thelypteris palustris</i> Schott	1	2	4	2	2	+	+	+	+	1	2	V	Че-Ле
С	<i>Urtica dioica</i> L.			+		+	+	+	2	+			III	Че-Ле
С	<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	4	3	3	2	2	3	5	4	4	3	3	V	Че-Оп
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo		+	+									I	Че-Оп
С	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	V	Че-Оп
С	<i>Galium aparine</i> L.										+		I	Че-Оп
С	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+								+			I	Тр-Бл
С	<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth	+							+				I	Тр-Бл
С	<i>Caltha palustris</i> L.	2	3	3	3	2	1	1	+	1	2	1	V	Тр-Бл
С	<i>Cardamine amara</i> L.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex acuta</i> L.	2	3	2	4	1	1	2	2	3	3	3	V	Тр-Бл
С	<i>Carex appropinquata</i> Schum.		+						+	+			II	Тр-Бл
С	<i>Carex cespitosa</i> L.	2	1	3	+	+	+	+	1	1	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Carex pseudocyperus</i> L.											+	I	Тр-Бл
С	<i>Carex riparia</i> Curt.								+	+	+	+	II	Тр-Бл
С	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Equisetum palustre</i> L.					+	+				+	+	II	Тр-Бл
С	<i>Galium palustre</i> L.	1	+	+	+	1	+	+	+	1	+	+	V	Тр-Бл
С	<i>Galium uliginosum</i> L.	+					+		+				II	Тр-Бл
С	<i>Juncus effusus</i> L.	+											I	Тр-Бл
С	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1	+	+	+	+	+	2	+	+	1	+	V	Тр-Бл
С	<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	+			+	+		+				+	III	Тр-Бл
С	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	3	3	3	5	4	3	3	3	4	3	4	V	Тр-Бл
С	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	V	Тр-Бл
С	<i>Agrostis gigantea</i> Roth		+	+		+	+			+		+	III	Вл-Лы
С	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.					+			+				I	Вл-Лы
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	+								+			I	Вл-Лы
С	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+			+		+	+	+	+	IV	Вл-Лы

Ярус	Названия растений	Приложение V.1.6 Номер описания											БВ	ЭЦГ
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	3	3	3	+	2	3	3	2	2	3	V	Вл-Лу
C	<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.				+			+					I	Вл-Лу
C	<i>Galium mollugo</i> L.					+							I	Вл-Лу
C	<i>Geum rivale</i> L.	2	3	2	+	+	+	1	+	1	2	1	V	Вл-Лу
C	<i>Lythrum virgatum</i> L.	+	+	+	+	+	1			+	+	+	V	Вл-Лу
C	<i>Mentha arvensis</i> L.				+	+	+	+					II	Вл-Лу
C	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert							+					I	Вл-Лу
C	<i>Poa palustris</i> L.	+	+	+		+	+	+	+	+	+		V	Вл-Лу
C	<i>Poa trivialis</i> L.						+						I	Вл-Лу
C	<i>Polygonum bistorta</i> L.	+	+	+					+		+	+	III	Вл-Лу
C	<i>Ranunculus repens</i> L.		+	+	+	+	+	+	+	+	+		V	Вл-Лу
C	<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.									+			I	Вл-Лу

D. Ярус мохообразных

D	Проективное покрытие D, %	10	10	15	20	15	15	15	10	10	10	10		ГМС
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.			+		r			+				II	Эпк, Эпг
D	<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	5	5	5	5	3	3	3	3	3	5	3	V	Эпк, Эпг
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	2	+	1	1	+	1	+	1	+	+	1	V	Эпк, Эпг
D	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	1	1	1	2	2	2	2	3	3	2	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr			+	+	1	+	1					III	Эпк, Эпг
D	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	1	1	1	1	1	1		1	+	2	+	V	Эпк, Эпг
D	<i>Lophocolea</i> sp.			+	+								I	Эпк, Эпг
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	+			+	+	1						II	Эпг
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	+	1	+	1		+	1	+	+		+	V	Эпг
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	+	+	1	1	3	2	3	2	2	2	2	V	Эпф, Эпк, Эпг
D	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.				+	+	+	+	+	1	+	+	IV	Эпк, Эпг
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.		+			+	+	+					II	Эпк, Эпг
D	<i>Rhytidiadelphys subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	+		1	1	+	1	1	1	2	2	2	V	Эпк, Эпг
D	<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	V	Эпф

Примечание. ЭЦГ – эколого-ценотические группы: Бо-Ле – бореальная лесная; Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая); Не-Ле – неморальная лесная; Че-Ле – черноольховая лесная; Че-Оп – черноольховая опушечная; Тр-Бл – травяно-болотная; Вл-Лу – влажно-луговая. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

Приложение V.2.1

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га) на открытом разнотравно-осоковом болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	Всего особей
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	—	—	—	6 100.0	—	—	6 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	—	39 54.9	—	32 45.1	—	—	71 100.0
<i>Pinus sylvestris</i>	Абсол. число %	—	19 100.0	—	—	—	—	19 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	—	—	—	45 100.0	—	—	45 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	—	—	13 10.6	110 89.4	—	—	123 100.0
<i>Salix pentandra</i>	Абсол. число %	—	—	6 19.4	6 19.4	13 41.9	6 19.3	31 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Приложение V.2.2

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га) в разреженном разнотравно-осоковом березово-еловом лесу. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	Всего особей
<i>Acer platanoides</i>	Абсол. число %	- -	- -	3 100.0	- -	- -	- -	3 100.0
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	5924 99.9	- -	3 0.1	- -	- -	- -	5927 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	1481 88.7	66 3.9	21 1.2	6 0.4	93 5.6	3 0.2	1670 100.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	Абсол. число %	- -	33 45.8	39 54.2	- -	- -	- -	72 100.0
<i>Picea abies</i>	Абсол. число %	1481 39.1	2075 54.8	208 5.5	18 0.5	6 0.1	- -	3788 100.0
<i>Pinus sylvestris</i>	Абсол. число %	- -	99 67.3	42 28.6	- -	6 4.1	- -	147 100.0
<i>Quercus robur</i>	Абсол. число %	- -	33 100.0	- -	- -	- -	- -	33 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	12475 66.4	1452 7.7	2046 10.9	2805 15.0	- -	- -	18778 100.0
<i>Malus sylvestris</i>	Абсол. число %	- -	- -	- -	33 100.0	- -	- -	33 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	- -	99 7.9	495 39.5	495 39.5	165 13.1	- -	1254 100.0
<i>Salix pentandra</i>	Абсол. число %	- -	- -	165 52.9	132 42.3	6 1.9	9 2.9	312 100.0
<i>Sorbus aucuparia</i>	Абсол. число %	- -	99 33.3	198 66.7	- -	- -	- -	297 100.0
<i>Viburnum opulus</i>	Абсол. число %	6353 65.8	2013 20.8	1155 12.0	132 1.4	- -	- -	9653 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Приложение V.2.3

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га)
в сомкнутом разнотравно-осоковом березово-еловом лесу.

Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	Всего особей
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	15810 99.9	- -	6 0.1	- -	- -	- -	15816 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	7440 50.4	6132 41.6	985 6.7	139 0.9	61 0.4	- -	14757 100.0
<i>Picea abies</i>	Абсол. число %	2790 22.0	8840 69.9	985 7.8	36 0.3	- -	- -	12651 100.0
<i>Pinus sylvestris</i>	Абсол. число %	- -	100 30.3	224 67.9	- -	6 1.8	- -	330 100.0
<i>Quercus robur</i>	Абсол. число %	- -	67 100.0	- -	- -	- -	- -	67 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	8463 0 94.0	867 0.9	1500 1.7	3000 3.3	67 0.1	- -	90064 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	- -	33 0.8	1033 23.8	2900 66.9	333 7.7	33 0.8	4332 100.0
<i>Salix pentandra</i>	Абсол. число %	67 3.5	67 3.5	500 26.2	967 50.7	306 16.1	- -	1907 100.0
<i>Sorbus aucuparia</i>	Абсол. число %	2790 98.8	33 1.2	- -	- -	- -	- -	2823 100.0
<i>Viburnum opulus</i>	Абсол. число %	930 56.0	433 26.0	167 10.0	100 6.0	33 2.0	- -	1663 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Приложение V.2.4

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га) в ельнике высокотравном. Памятник природы «Болото Рыжуха».

Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	Всего особей
<i>Acer platanoides</i>	Абсол. число %	- -	4 33.3	8 66.7	- -	- -	- -	12 100.0
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	13100 98.6	20 0.2	12 0.1	28 0.2	100 0.7	20 0.2	13280 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	150 36.2	- -	- -	12 2.9	40 9.7	212 51.2	414 100.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	Абсол. число %	- -	4 50.0	4 50.0	- -	- -	- -	8 100.0
<i>Picea abies</i>	Абсол. число %	6957 29.5	16090 68.4	308 1.3	152 0.6	20 0.1	12 0.1	23539 100.0
<i>Populus tremula</i>	Абсол. число %	100 58.8	58 34.1	- -	- -	8 4.7	4 2.4	170 100.0
<i>Quercus robur</i>	Абсол. число %	- -	260 95.6	12 4.4	- -	- -	- -	272 100.0
<i>Tilia cordata</i>	Абсол. число %	- -	32 88.9	4 11.1	- -	- -	- -	36 100.0
<i>Ulmus glabra</i>	Абсол. число %	- -	8 100.0	- -	- -	- -	- -	8 100.0
<i>Corylus avellana</i>	Абсол. число %	100 78.1	12 9.4	12 9.4	- -	4 3.1	- -	128 100.0
<i>Daphne mezereum</i>	Абсол. число %	9 90.0	1 10.0	- -	- -	- -	- -	10 100.0
<i>Euonymus verrucosa</i>	Абсол. число %	- -	50 71.4	12 17.2	8 11.4	- -	- -	70 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	400 19.7	858 42.4	444 21.9	316 15.6	8 0.4	- -	2026 100.0
<i>Padus avium</i>	Абсол. число %	150 25.9	360 62.3	48 8.3	20 3.5	- -	- -	578 100.0
<i>Ribes nigrum</i>	Абсол. число %	100 27.3	250 68.3	16 4.4	- -	- -	- -	366 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	50 28.1	8 4.5	24 13.5	20 11.2	- -	76 42.7	178 100.0
<i>Sorbus aucuparia</i>	Абсол. число %	300 31.0	420 43.4	196 20.2	52 5.4	- -	- -	968 100.0
<i>Viburnum opulus</i>	Абсол. число %	50 16.7	250 83.3	- -	- -	- -	- -	300 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Приложение V.2.5

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га)
в высокотравном черноольшанике вблизи высокотравного ельника.
Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	Всего особей
<i>Acer platanoides</i>	Абсол. число %	- -	50 94.3	3 5.7	- -	- -	- -	53 100.0
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	594 66.4	125 14.0	52 5.8	7 0.8	79 8.8	38 4.2	895 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	- -	- -	- -	3 1.2	138 54.1	114 44.7	255 100.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	Абсол. число %	- -	25 80.6	6 19.4	- -	- -	- -	31 100.0
<i>Picea abies</i>	Абсол. число %	- -	1171 65.0	604 33.5	21 1.1	3 0.2	3 0.2	1802 100.0
<i>Populus tremula</i>	Абсол. число %	- -	- -	- -	- -	- -	3 100.0	3 100.0
<i>Quercus robur</i>	Абсол. число %	50 37.0	75 55.6	10 7.4	- -	- -	- -	135 100.0
<i>Corylus avellana</i>	Абсол. число %	- -	- -	25 100.0	- -	- -	- -	25 100.0
<i>Euonymus verrucosa</i>	Абсол. число %	- -	75 60.0	50 40.0	- -	- -	- -	125 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	842 38.9	225 10.4	250 11.5	825 38.1	25 1.1	- -	2167 100.0
<i>Padus avium</i>	Абсол. число %	250 17.8	1050 74.9	103 7.3	- -	- -	- -	1403 100.0
<i>Ribes nigrum</i>	Абсол. число %	- -	- -	- -	50 100.0	- -	- -	50 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	- -	75 11.5	375 57.7	125 19.2	25 3.9	50 7.7	650 100.0
<i>Sorbus aucuparia</i>	Абсол. число %	248 10.3	1425 58.8	650 26.8	100 4.1	- -	- -	2423 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное

Приложение V.2.6

Численность и онтогенетический состав деревьев и кустарников (число особей на 1 га)
в высокотравном черноольшанике вдали от высокотравного ельника.
Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье

Вид	Единицы измерения	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	Всего особей
<i>Acer platanoides</i>	Абсол. число %	20 2.1	919 97.0	8 0.9	- -	- -	947 100.0
<i>Alnus glutinosa</i>	Абсол. число %	12907 95.1	- -	68 0.5	320 2.4	272 2.0	13567 100.0
<i>Betula pubescens</i>	Абсол. число %	- -	- -	24 11.0	120 54.5	76 34.5	220 100.0
<i>Fraxinus excelsior</i>	Абсол. число %	1331 98.2	12 0.9	12 0.9	- -	- -	1355 100.0
<i>Picea abies</i>	Абсол. число %	888 78.4	68 6.0	172 15.2	4 0.4	- -	1132 100.0
<i>Quercus robur</i>	Абсол. число %	- -	40 76.9	12 23.1	- -	- -	52 100.0
<i>Ulmus glabra</i>	Абсол. число %	- -	460 100.0	- -	- -	- -	460 100.0
<i>Corylus avellana</i>	Абсол. число %	20 15.1	92 69.7	8 6.1	8 6.1	4 3.0	132 100.0
<i>Daphne mezereum</i>	Абсол. число %	11 84.6	- -	1 7.7	- -	1 7.7	13 100.0
<i>Frangula alnus</i>	Абсол. число %	1351 80.6	116 6.9	68 4.1	132 7.9	8 0.5	1675 100.0
<i>Padus avium</i>	Абсол. число %	540 24.2	1476 66.1	180 8.1	36 1.6	- -	2232 100.0
<i>Ribes nigrum</i>	Абсол. число %	300 38.7	460 59.3	12 1.5	4 0.5	- -	776 100.0
<i>Salix cinerea</i>	Абсол. число %	- -	- -	8 25.0	24 75.0	- -	32 100.0
<i>Sorbus aucuparia</i>	Абсол. число %	1331 87.6	104 6.8	80 5.3	4 0.3	- -	1519 100.0
<i>Viburnum opulus</i>	Абсол. число %	- -	8 100.0	- -	- -	- -	8 100.0

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное

Приложение V.3



Открытое разнотравно-осоковое болото.
Август 2014 г.

Приложение V.4



Сомкнутый разнотавно-осоковый
березово-еловый лес. Август 2014 г.

Приложение V.5



Темные парцеллы высокотравного ельника.
Август 2011 г.



Август 2012 г.

Приложение V.6



Светлые парцеллы («окна») высокотравного ельника.
Май 2013 г.



Август 2013 г.



Светлые парцеллы («окна») высокотравного ельника.
Август 2012 г.



Июль 2013 г.

Приложение V.7



Высокотравный черноольшаник.
Май 2013 г.

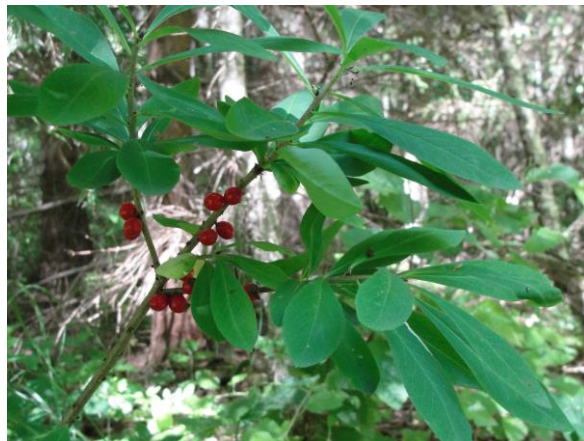


Июль 2013 г.

Приложение V.8



Cypripedium calceolus L. Май 2013 г.



Daphne mezereum L. Июль 2012 г.



Malaxis monophyllos (L.) Sw. Июнь 2012 г.



Corallorrhiza trifida Chatel. Июль 2013 г.



Epipactis helleborine (L.) Crantz.
Июль 2012 г.



Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó.
Июнь 2012 г.



Melandrium dioicum (L.) Coss. & Germ.
Май 2014 г.



Chimaphila umbellata (L.) W. Barton
Июль 2012 г.



Ligularia sibirica (L.) Cass. в ельнике высокотравном.
Август 2013 г.