МИКРОСАЙТЫ И ПОДДЕРЖАНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВЫСОКОТРАВНЫХ ЕЛЬНИКОВ (НА ПРИМЕРЕ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «БОЛОТО РЫЖУХА», БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

О. И. Евстигнеев

Заповедник «Брянский лес», Россия, 242180, Брянская область, Нерусса

E-mail: quercus_eo@mail.ru

М. В. Горнова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117485, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

MICROSITES AND MAINTENANCE OF FLORISTIC DIVERSITY OF TALL-HERB SPRUCE FOREST (ON THE EXAMPLE OF THE RYZHUKHA SWAMP NATURAL MONUMENT, BRYANSK REGION)

O. I. Evstigneev

Bryansky Les State Nature Reserve, Nerussa Station, the Bryansk Region, 242180, Russia

E-mail: quercus_eo@mail.ru

M. V. Gornova

Center for Problems of Ecology and Productivity of Forest, Russian Academy of Sciences (RAS),

84/32 Profsoyuznaya street, Moscow, 117997, Russia

E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Аннотация. Исследования проводили на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Брянская область). На этом болоте сохранились уникальные сообщества – ельники высокотравные. Эти ценозы – финальная (климаксная) стадия развития черноольшаников на низинных болотах в пределах ареалов ели обыкновенной (*Picea abies*) и ольхи черной (*Alnus glutinosa*). Однако из-за рубок, мелиорации и торфоразработок высокотравные ельники практически полностью исчезли из современного растительного покрова. Геоботанические описания свидетельствуют о том, что разнообразие сосудистых растений в ельниках высокотравных в два-три раза выше, чем в ольшаниках. Картографирование почвенного покрова показало, что это связано с развитой системой микросайтов (микроместообитаний) в ельнике высокотравном, которые формируются в результате жизни и смерти растений. В таком ельнике переувлажненная торфяная почва на значительной площади (80 % и более) перекрыта микросайтами биогенного происхождения: вывальными ямами (западинами), осоковыми кочками, валежником, настилом (каркасом) из поверхностных корней деревьев, черноольховыми кочками, приствольными повышениями и др. Эти биогенные микросайты, в отличие от переувлажненных торфяных почв, характеризуются меньшей избыточностью увлажнения, лучшей аэрацией субстрата, а также реже подвергаются затоплению во время половодья. В результате формируются микроместообитания, контрастные по экологическим условиям. Это обеспечивает совместное существование видов разных эколого-ценотических групп в сообществе. Переувлажненные торфяные почвы, вывальные западины, осоковые кочки и валежник поддерживают в сообществе черноольховые, травяно-болотные и влажно-луговые виды растений. Черноольховые кочки, настил из поверхностных корней и приствольные повышения создают благоприятные условия для видов неморальной и бореальной групп. Исследования показали, что сформированная система микросайтов – необходимое условие для существования редких видов в сообществе. Так, *Cypripedium calceolus* приживается в основном на каркасе из поверхностных корней деревьев и на приствольных повышениях, *Neottia nidus-avis* – на приствольных повышениях, *Corallorrhiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata* и *Malaxis monophyllos* – на настиле из поверхностных корней деревьев, *Daphne mezereum* – на черноольховых кочках и на каркасе из поверхностных корней, а *Melandrium dioicum* – на осоковых кочках, валежинах, вывальных буграх и ямах. По причине благоприятных экологических условий видовое богатство на биогенных микросайтах в полтора-два раза больше, чем на переувлажненном торфяном субстрате. При сплошных рубках на месте высокотравных ельников формируются монодоминантные черноольшаники. В этих сообществах абсолютное доминирование переходит к переувлажненной торфяной почве, занимающей три четверти почвенного покрова. Экологическая ситуация на значительном пространстве сообщества становится неблагоприятной для поселения растений. Это проявляется в избыточном переувлажнении, в частом затоплении во время половодий, в ограниченном поступлении кислорода к корням растений и т.д. В результате в сообществах полностью исчезают редкие растения,

число бореальных видов сокращается в два раза, а неморальных и луговых – в полтора. Уменьшается видовое разнообразие и собственно болотных растений – черноольховых и травяно-болотных, что связано с исчезновением микросайтов, необходимых для семенного возобновления этих видов.

Ключевые слова: высокотравный ельник, низинное болото, видовое разнообразие, эколого-ценотические группы, биогенные микросайты, валежник, осоковые кочки, черноольховые кочки, древесные кочки, вывальные ямы.

Для цитирования: Евстигнеев, О. И. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокотравных ельников (на примере памятника природы «Болото рыжуха», Брянская область) / О. И. Евстигнеев, М. В. Горнова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (2). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-2>

Abstract. Studies were carried out on the area of the Ryzhukha Swamp Natural Monument (the Bryansk region). Unique communities – tall-herb spruce forests – are preserved in this swamp. A tall-herb spruce forest is the final stage (climax) of the succession of black alder swamp forest for the area of *Picea abies* and *Alnus glutinosa*. However, tall-herb spruce forests have almost completely disappeared due to felling, melioration and peat extraction. Geobotanical descriptions indicate that vascular plant species richness in tall-herb spruce forests is two or three times higher than in black alder forests. Mapping of the soil cover showed that this is due to the developed system of microsites in the tall-herb spruce forest. A significant proportion of the organic soil area (80 % or more) is covered by microsites of biogenic origin: treefall mounds, sedge tussocks, fallen logs, black alder hummocks, substrate composed of the surface tree roots and elevated base of trees. These biogenic microsites are characterised by a lower moisture excess, better aerated substrate, and also, less frequent flooding during high water in comparison with wet organic soil. Ecologically contrasting microsites are formed as a result of plant life and death. This ensures the joint existence of different ecological-coenotic species group in the community. Wet peat soils, treefall pits, sedge tussocks and fallen logs are favourable to species of nitrophilous, moist-meadow and water-marsh ecological-coenotic groups. Black alder hummocks, substrate composed of the surface roots and elevated base of trees are suitable for species of nemoral and boreal groups. Studies have shown that the system of microsites is necessary for the existence of rare species in the community. Thus, *Cypripedium calceolus* grows mainly on substrate composed of the surface roots and on elevated base of trees; *Neottia nidus-avis*, on elevated base of trees; *Corallorrhiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata* and *Malaxis monophyllos*, on substrate composed of the surface roots; *Daphne mezereum*, on black alder hummocks and on substrate composed of the surface roots; *Melandrium dioicum*, on sedge tussocks and fallen logs. Due to favourable ecological conditions, the species richness in biogenic microsites is about two times higher than in wet organic soil. Microsites of biogenic origin are related. Thus, fallen logs are the basis for the formation of alder hummocks and sedge tussocks, as well as for substrate composed of the surface tree roots. In turn, sedge tussocks create conditions for the development of alder hummocks. Elevated base of trees (multi-trunk formations) of other species are formed later on the alder hummocks. Aging trees and treefalls of spruce, alder and other tree species are the next generation of fallen logs. Thus, the normal turnover of generations in tree populations is a condition for maintaining the structural and species diversity of tall-herb spruce forests.

Key words: tall-herb spruce forest, forest swamp, species diversity, ecological-coenotic groups, biogenic microsites, fallen logs, sedge tussocks, black alder hummocks, tree hummocks, treefall pits.

For citation: Evstigneev O.I., Gornova M.V. Microsites and maintenance of floristic diversity of tall-herb spruce forest (on the example of the Ryzhukha Swamp Natural Monument, Bryansk region). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017;2(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-2>

Введение

Высокотравные ельники – это финальная (климаксная) стадия в развитии черноольшаников на низинных болотах в пределах ареалов ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) и ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) [1, 2]. Эти сообщества чрезвычайно редки в современном растительном покрове. Они практически полностью исчезли из-за рубок, мелиорации и торфоразработок. В отличие от черноольшаников высокотравные ельники характеризуются значительным видовым и эколого-ценотическим разнообразием [3, 4]. Небольшие фрагменты высокотравных ельников сохранились на юго-востоке Брянской области

[5]. Эти уцелевшие сообщества – важный объект для изучения механизмов поддержания биологического разнообразия. Исследования слаборазрушенных лесов на водоразделах показали, что их высокое видовое разнообразие поддерживается благодаря развитой системе микросайтов в почвенном покрове [6–10].

Под микросайтами (микроместообитаниями) понимают мелкую внутриценотическую неоднородность среды, которая не охватывает всех ярусов лесного сообщества. Эта мозаичность порождается экотопическими и биотическими причинами [11–13]. К микросайтам экотопического происхождения относятся, например, мелководья и переувлажненные участки черноольшаников [14]. К биогенным микросайтам

принадлежат разные элементы ветровально-почвенных комплексов, выбросы и порою животных, заросли травянистых растений [15–17]. Размеры микросайтов сравнительно небольшие, от квадратных дециметров до нескольких квадратных метров. Время их существования относительно короткое – от одного до нескольких десятков лет [18]. На микросайтах формируются уникальные микрогруппировки растений и животных (микроценозы), благодаря которым поддерживается высокое видовое разнообразие сообществ [19–22].

Насколько нам известно, исследование роли микросайтов в поддержании видового разнообразия высокотравных ельников на низинных болотах не проводилось. В связи с этим в статье поставлены следующие задачи: 1) описать микро мозаичную структуру высокотравных ельников на низинном болоте; 2) оценить вклад разных микросайтов в поддержание видового и эколого-ценотического разнообразия этих сообществ.

Район, объекты и методы исследования

Район исследования. В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области [23]. Исследование высокотравных ельников на низинных болотах проводили в 2012–2014 гг. (рис. 1). Глубина торфа составляет от 1 до 3 м. Эти сообщества находятся на территории Неруссо-Деснянского полесья (юго-восток Брянской области, памятник при-

роды «Болото Рыжуха»). Высокотравные ельники принадлежат к болотно-травяной группе типов леса [4]. Рассматриваемые ценозы отличаются хорошей сохранностью: по возрастной и пространственной структуре древостоя, флористическому составу и внутриценотической мозаичности они близки к климаксным сообществам [5]. Формула древостоя – 4Е 3Б 3Олч+Я+В, где Е – *Picea abies*, Б – *Betula pubescens* Ehrh., Олч – *Alnus glutinosa*, Я – *Fraxinus excelsior* L., В – *Ulmus glabra* Huds. Относительная полнота многоярусного и разновозрастного древостоя – 0,5–0,6. Диапазон возраста ели – от 60 до 120 лет. В подросте помимо видов яруса древостоя встречаются *Acer platanoides* L., *Quercus robur* L. и *Tilia cordata* Mill. Кустарниковый ярус формируют *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill., *Salix cinerea* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Viburnum opulus* L. Принадлежность ельников к высокотравным определяется значительным участием *Angelica sylvestris* L. (проективное покрытие до 5 %), *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (до 5 %), *Carex acuta* L. (до 10 %), *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. (до 15 %), *Eupatorium cannabinum* L. (до 5 %), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (до 10 %), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (до 5 %), *Urtica dioica* L. (до 5 %) и др. В травяном покрове встречаются виды, которые относятся к редким в европейской части России: *Cypripedium calceolus* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ., *Ligularia sibirica* (L.) Cass. и др. [24, 25].

Рис. 1. Объект исследования – ельник высокотравный на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха» (Брянская обл.)

Fig. 1. Object of research – tall herb spruce forest in lowland swamp. Natural monument “Ryzhukha Swamp” (Bryansk region)

Объекты исследования. Маршрутные наблюдения показали, что в почвенном покрове высокотравного ельника на болоте встречается восемь типов микросайтов: 1) переувлажненные торфяные почвы; 2) вывальные ямы (западины); 3) осоковые кочки; 4) валежник; 5) настил (каркас) из поверхностных корней деревьев; 6) черноольховые кочки; 7) приствольные повышения деревьев; 8) вывальные бугры. Перечисленные микросайты и формирующиеся на них микрогруппировки растений были объектами нашего исследования.

Методы исследования. На каждом типе микросайта, кроме вывальных бугров, выполнили по 11 геоботанических описаний. Этого числа описаний было достаточно для характеристики каждого типа микрогруппировок, по-

скольку число обнаруженных видов сосудистых растений выходило на плато («насыщалось») при увеличении числа площадок. Другими словами, встречены практически все виды данного типа микросайта, а также выявлены все константные виды, необходимые для различения микрогруппировок. Кроме того, в геоботанике эмпирически установлено: если проведена предварительная типизация сообществ, то достаточно сделать около десяти описаний [26]. Всего выполнили 77 геоботанических описаний. Охарактеризовать группировки на вывальных буграх не удалось, поскольку торфяной бугор быстро (за 1–2 года) подсыхает и осыпается, а группировки растений не успевают за это время сформироваться (рис. 2, з).

Рис. 2. Микрогруппировки растений на переувлажненной торфяной почве (а, б), вывальные бугры и западины (в, з)

Fig. 2. Microgroups of plants on water-logged boggy soil (а, б), soil paps and swallow holes (в, з)

Размер каждой геоботанической площадки – 0,25 м². На площадках был выявлен полный видовой состав сосудистых растений, а также определено их общее проективное покрытие. Участие видов в микрогруппировках оценивали с помощью баллов Ж. Браун-Бланке [26]. Для подтверждения выделенных групп геоботанических описаний, принадлежащих разным типам микрогруппировок, применяли ординацию методом бестрендового анализа соответствий – DCA (Detrended Correspondence Analysis). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний [27]. Расчеты проводили в программе PC-ORD.

Для оценки видового разнообразия микрогруппировок использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность, индекс разнообразия Симпсона, коэффициент видового сходства Сьеренсена, распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам [28]. Видовое богатство – общее число видов в сообществе. Этот показатель определялся как суммарное число видов на 11 площадках, которые относятся к одному типу микрогруппировок. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [29], понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе соотношение ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на 11 площадках. При этом использовали классификацию ЭЦГ видов сосудистых растений, предложенную для Европейской России [30]. Геоботанические описания обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [31] в программе SpeDiv [32]. Латинские названия сосудистых растений приведены по работе С. К. Черепанова [33].

Для выявления площади, занятой микросайтами, картографировали почвенный покров в ельнике высокотравном, а также в производном черноольшанике крапивном. Ольшаник сфор-

мировался на месте высокотравного ельника, который вырубали 60 лет назад. Методика составления карт зависела от размеров микросайтов. Относительно крупные микросайты (приствольные повышения, черноольховые кочки, участки переувлажненных почв, валежник и др.) картографировали на площади 1 га. Местоположение микросайтов определяли с помощью GPS-навигатора в конце октября – начале ноября, когда листва деревьев полностью опала. На планшеты наносили контуры микросайтов с указанием их размеров и направлений горизонтов света. Для валежника отмечали ориентацию в пространстве, вид дерева, длину ствола, диаметр ствола в основании, в середине и в верхней части. Учитывали валежник диаметром не менее 15 см в его основании. Для черноольховых кочек указывали два диаметра. Размещение относительно небольших микросайтов (осоковые кочки) картографировали на 400 м²: площадь разбивали веревками на квадраты 2×2 м. Для осоковых кочек определяли вид растения и диаметр «тела» кочки. Карты размещения микросайтов создавали в программе MapInfo.

Результаты исследования

Геоботанические описания, сделанные в Неруссо-Деснянском полесье, свидетельствуют о том, что разнообразие сосудистых растений в ельниках высокотравных в два-три раза больше, чем в черноольшаниках [2, 4, 34]. Высокое флористическое разнообразие ельников связано со значительной гетерогенностью фитогенной среды. Так, в высокотравном ельнике на болоте Рыжуха выражена парцеллярная (оконная) структура, которая возникает на месте вывалов одного или нескольких деревьев, а внутри парцелл сформирована система микросайтов (табл. 1). Ниже приводится экологическая и геоботаническая характеристика микросайтов, а также анализируется их вклад в формирование видового разнообразия высокотравных ельников.

Таблица 1

Характеристики микросайтов в ельнике высокотравном
и в черноольшанике крапивном на низинном болоте

Table 1

Characteristics of microsites in tall-herb spruce forest and nettle alder forest in lowland swamp

Типы микросайтов	Диапазон площади одного микросайта, м ²	Доля площади микросайта на 1 га сообщества, %	
		Черноольшаник крапивный	Ельник высокотравный
1	2	3	4
Переувлажненные торфяные почвы	1300,00–7500,00	74,7	13,3
Вывальные ямы (западины)	1,20–14,80	0,2	1,0
Осоковые кочки	0,04–0,34	0,3	0,1

Окончание табл. 1

End of table 1

1	2	3	4
Валежник	0,60–5,70	1,4	3,1
Настил из поверхностных корней деревьев	250,00–1000,00	5,2	38,2
Черноольховые кочки	1,20–12,70	14,6	8,4
Приствольные повышения	3,00–20,00	3,5	35,2
Вывальные бугры	0,80–10,40	0,1	0,7

Переувлажненные торфяные почвы. Этот микросайт характеризуется близким стоянием грунтовых вод, периодическим затоплением во время весеннего половодья, а также в периоды продолжительных летних и осенних дождей (рис. 2,а,б). Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам показала, что для торфяного субстрата по сравнению с другими микросайтами свойственны высокая влажность, широкие диапазоны переменности увлажнения и

солевого богатства (рис. 3). Почвоведомы показано, что для торфа на низинных болотах в отличие от верхового характерна большая степень разложения, повышенная зольность, меньшая влагоемкость и кислотность, а также высокое содержание кальция и азота. Болотистые почвы плохо проводят тепло: медленно промерзают в холодный период и неспешно оттаивают в теплое время. Перенасыщенность водой приводит к дефициту кислорода в субстрате [35].

Рис. 3. Диапазоны экологических факторов на разных типах микросайтов. Высотравный ельник на низинном болоте. По осям ординат показаны значения экологических факторов в баллах по Д. Н. Цыганову (1983): Hd – увлажнение, Fh – переменность увлажнения, Nt – богатство почв азотом, Rc – кислотность почвы, Tr – солевое богатство почв, Lc – освещенность. Типы микросайтов: I – переувлажненные торфяные почвы, II – вывальные ямы (западины), III – осоковые кочки, IV – валежник, V – настил из поверхностных корней деревьев, VI – черноольховые кочки, VII – приствольные повышения

Fig. 3. Ranges of ecological factors on different types of microsites. Tall-herb spruce forest in lowland swamp.

Axes of coordinates show the values of ecological factors in points according to D. N. Tsyganov (1983):

Hd – humidity, Fh – humidity variableness, Nt – richness of soil in nitrogen, Rc – soil acidity, Tr – saline richness of soil, Lc – light. Types of microsites: I – water-logged boggy soils, II – soil holes (swallow holes), III – sedge tussock, IV – brushwood, V – laying from surface roots of trees, VI – alder mounds, VII – trunk heights

На переувлажненных торфяных почвах из-за неблагоприятных экологических условий формируются микрогруппировки с самыми низкими значениями видовой насыщенности и видового богатства. На одной площадке насчитывается в среднем только 8 видов сосудистых растений, а на всех одиннадцати – всего 25 видов (табл. 2). Они принадлежат лишь трем экологическим группам: черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой (табл. 3). Бедный видовой состав и упрощенная экологическая структура микрогруппировок объ-

ясняются следующими причинами. Из-за недостатка кислорода в почве у растений нарушаются дыхание и всасывающая функция корней, в связи с этим в микрогруппировках преимущество получают виды с особыми приспособлениями к переувлажненному субстрату. Так, у растений на болоте значительная часть корней сосредоточена в верхнем слое торфа, который лучше насыщен кислородом. У многих растений в корнях и корневищах развивается воздухоносная ткань – аэренхима (*Cardamine amara* L., *Carex acuta*, *C. cespitosa* L., *Phragmites australis* и

др.), которая сообщается с надземными частями растения [36]. Большое число видов относится к длиннокорневищным (*Carex acuta*, *Carex riparia* Curt., *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus* L., *Thelypteris palustris* Schott и др.) и столонообразующим (*Chrysosplenium alternifolium* L., *Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris* L.) растениям. У этих видов часть особи благодаря длинным корневищам и столонам может забраться на микроповышение (валежник, кочки и т.п.) и снабжать кислородом другую, которая

осталась на переувлажненном субстрате. Некоторые виды осок (*Carex cespitosa*, *C. appropinquata* Schum. и *C. juncella* (Fries) Th. Fries.) формируют кочки, которые выносят их почвы возобновления выше уровня застоя воды. В результате на переувлажненных торфяных почвах из-за напряженных экологических условий формируются обычно монодоминантные микрогруппировки, в которых преобладает только один вид: например, или *Carex acuta*, или *Filipendula ulmaria*.

Таблица 2

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений в микрогруппировках на разных типах микросайтов. Ельник высокотравный на низинном болоте

Table 2

Characteristics of diversity of vascular plants species in microgroups at various types of microsites. Tall-herb spruce forest in hollow swamp

Показатели	Типы микросайтов						
	1	2	3	4	5	6	7
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	24	23	25	25	28	16

Примечание. Типы микросайтов: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы (западины), 3 – осоковые кочки, 4 – валежник, 5 – настил из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые кочки, 7 – приствольные повышения. Число описаний каждого типа микросайта – 11. Размер площадок – 0,25 м². M – среднее значение, m_M – ошибка среднего.

Таблица 3

Число видов (и доля в %) эколого-ценотических групп растений в микрогруппировках на разных типах микросайтов. Ельник высокотравный на низинном болоте

Table 3

Number of species (and their percentage) of ecological cenotic groups of plants in microgroups at various types of microsites. Tall-herb spruce forest in lowland swamp

Эколого-ценотические группы	Типы микросайтов						
	1	2	3	4	5	6	7
Черноольховая лесная	13 (52,0)	15 (35,6)	15 (40,6)	14 (30,4)	10 (22,2)	8 (18,6)	7 (19,4)
Травяно-болотная	9 (36,0)	10 (23,8)	6 (16,2)	13 (28,3)	6 (13,3)	9 (20,9)	3 (8,3)
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)
Бореальная лесная	–	2 (4,8)	3 (8,1)	7 (15,2)	9 (20,0)	8 (18,6)	12 (33,3)
Боровая	–	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 (30,6)
Прибрежно-водная	–	2 (4,8)	–	–	–	–	–

Примечание. Типы микросайтов: 1 – переувлажненные торфяные почвы, 2 – вывальные ямы (западины), 3 – осоковые кочки, 4 – валежник, 5 – настил из поверхностных корней деревьев, 6 – черноольховые кочки, 7 – приствольные повышения. Число описаний каждого типа микросайта – 11. Размер площадок – 0,25 м².

По мере преобразования черноольшаника в высокотравный ельник доля переувлажненной торфяной почвы сокращается до 13 % (см. табл. 1). Это связано с тем, что в ненарушенном ельнике переувлажненные торфяные почвы перекрыты другими микросайтами: настилом из поверх-

ностных корней, приствольными повышениями, валежником и т.д.

Вывальные ямы (западины). В результате вывала дерева на месте вывороченной корневой системы возникает западина. В вывальных ямах отсутствует верхний горизонт почвы. Выделя-

ются две группы западин: 1) без отсыпки земли с вывального бугра, возраст от 2 до 5 лет; 2) с отсыпкой земли с вывального бугра, возраст 3 года и более (см. рис. 2, в, г). Недавно возникшие вывальные ямы характеризуются избыточной влажностью и широким диапазоном переменности увлажнения. Со временем степень увлажнения западин снижается, поскольку с вывального бугра осыпается почва. Широкий диапазон переменности увлажнения определяется тем, что в середине лета, когда падает уровень грунтовых вод, торфяной субстрат подсыхает. По сравнению с предыдущим микросайтом в западинах выше балл богатства почвы азотом. Наибольшие вывальные ямы образует *Picea abies* – их глубина до 30 см, а площадь до 15 м². В ельнике высокотравном вывальные ямы занимают 1,0 % от площади почвенного покрова, а в ольшанике – только 0,2 % (см. табл. 1). Это связано с тем, что ольшаник был сформирован относительно недавно, 60 лет назад, и, в отличие от ельника, в нем отсутствует устойчивый оборот поколений деревьев, который необходим для непрерывного формирования западин.

Своеобразие экологического режима вывальных ям определяет уникальность формирующихся микрогруппировок. Об этом свидетельствует ординация геоботанических описаний. Западины занимают обособленное пространство в осях варьирования флористического состава: микрогруппировки размещены в правом верхнем углу (рис. 4). В западинах, по сравнению с переувлажненными торфяными почвами, выше показатели видового разнообразия (см. табл. 2). Это определяется двумя об-

стоятельствами. Во-первых, отсутствием сомкнутого травяного покрова, который не препятствует внедрению видов. Во-вторых, в середине лета из-за низкого стояния грунтовых вод торфяной субстрат западин подсыхает, на нем энергично прорастают семена многих видов растений, в т. ч. несвойственных болотам. В результате здесь встречаются растения самых разных эколого-ценотических групп – от травяно-болотных и черноольховых до неморальных, бореальных и сухолуговых (см. табл. 3). Среди неморальных растений отмечены молодые особи *Geranium robertianum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., в группе бореальных и борových – *Circaea alpina* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Rubus idaeus* L., а из сухолуговых прижился *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort. Несомненно, что большинство из этих видов погибнет при наполнении западины водой. Однако некоторые растения, например, монокарпические однолетники, могут успеть сформировать семена. В западинах встречаются прибрежно-водные растения – *Alisma plantago-aquatica* L. и *Veronica anagallis-aquatica* L. Расширяется видовой состав эколого-ценотических групп, характерных для низинных болот: в черноольховой появляются *Athyrium filix-femina*, *Eupatorium cannabinum*, *Impatiens noli-tangere* L., *Lycopus europaeus*, *Melandrium dioicum*, *Urtica dioica*, во влажно-луговой – *Carex flava* L., *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Lysimachia nummularia* L., *Mentha arvensis* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Poa palustris* L., *Ranunculus repens* L., в травяно-болотной – *Epilobium palustre* L. и *Myosotis palustris* (L.) L.

Рис. 4. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на разных микросайтах в осях наибольшего варьирования флористического состава. Высокотравный ельник на низинном болоте. Микросайты: I – переувлажненные торфяные почвы, II – вывальные ямы (западины), III – осоковые кочки, IV – валежник, V – настил из поверхностных корней деревьев, VI – черноольховые кочки, VII – приствольные повышения

Fig. 4. Results of DCA-ordination of geobotanical description of plant microgroups at various microsites in axes of the largest variability of flora composition. Tall-herb spruce forest in lowland swamp. Microsites: I – water-logged boggy soils, II – soil holes (swallow holes), III – sedge tussock, IV – brushwood, V – laying from surface roots of trees, VI – alder mounds, VII – trunk heights

Осоковые кочки. В высокотравном ельнике на низинном болоте встречается три вида осок, взрослые особи которых образуют кочки: *Carex cespitosa*, *C. appropinquata* и *C. juncella* (рис. 5, б, а, б). Экологический смысл создания кочки – вынести почки возобновления выше уровня застоя воды во время весеннего таяния снега и в период летне-осенних дождей [14, 22]. Молодые генеративные кочки характеризуются плотным «телом» цилиндрической формы. Они быстро растут по высоте благодаря раздвинутым по вертикали узлам кущения смежных лет (рис. 5, в). Длина годовых приростов корневища 3,0–5,0 см. В средневозрастном генеративном состоянии кочки перестают нарастать в высоту и растут только вширь. Это связано с тем, что узлы кущения смежных лет сближены. Длина годовых приростов корневища минимальна, 0,1–0,2 см. Высота кочек достигает предельных значений: например, у *Carex cespitosa* – 30 см. В средневозрастном генеративном состоянии внешний облик кочки становится другим. Ее тело имеет форму усеченного конуса, обращенного основанием вверх. Благодаря постоянному росту вширь поверхность кочки достигает 0,34 м² (см. табл. 1). Отличительная

черта средневозрастных осок – отмерший участок корневищ в центре кочки. Он облегчает заселение кочки муравьями и мелкими мышевидными грызунами. Животные создают внутри кочек гнездовые норы, камеры для запаса семян и других кормов, а также выносят на поверхность кочки частицы почвы. Верхняя часть кочек представлена вегетативными и генеративными побегами, которые выходят из узлов кущения. Узлы располагаются на укороченных и плотно прилегающих друг к другу вертикальных корневищах. От узлов кущения отходят придаточные корни (см. рис. 5, в). Одни корни, как правило, толстые, шнуровидные, спирально извитые, направлены вниз. Они проникают в субстрат на десятки сантиметров, их называют «почвенными». Другие корни преимущественно тонкие, обильно ветвятся и направлены вверх, выполняют функцию аэрации. Их именуют «воздушными». Оба типа корней обладают развитой аэренхимой [37]. Толстые, густо сплетенные, спирально извилистые придаточные корни связывают между собой корневища, исключают их полегание и создают целостное образование – кочку.

Рис. 5. Осоковые кочки
как микросайт:

а – средневозрастная кочка осоки;
б – осоковые кочки, на которых
поселяются деревья, со временем
превращаются в древесные кочки
[39]; в – вертикальные корневища,
извлеченные из молодой (1)
и средневозрастной (2) кочек *Carex*
cespitosa. Обозначения: а – узлы
кущения 1948 г., б – 1947 г.,
в – 1946 г., г – 1945 г. [37]

Fig. 5. Sedge tussocks as a microsite:
а – middle-aged sedge tussock;
б – sedge tussock on which trees grow
with time turn into wood tussocks
[39]; в – vertical rootstock produced
from young (1) and middle-aged (2)
tussocks *Carex cespitosa*. Indications:
а – tillering nodes 1948, б – 1947,
в – 1946, г – 1945 [37]

Рис. 6. Микросайты в ельнике высокотравном: а – осоковая кочка, образованная средневозрастной *Carex cespitosa* (начало мая); б – осоковая кочка, сформированная старой генеративной *Carex cespitosa*, на которой поселились *Angelica sylvestris*, *Dryopteris carthusiana* и др. (конец июня); в – валежник, покрытый зелеными мхами; г – валежник с *Oxalis acetosella*, *Lysimachia vulgaris*, *Dryopteris carthusiana*, *Picea abies* и др.

Fig. 6. Microsites in tall-herb spruce forest: а – sedge tussock, produced from middle-aged *Carex cespitosa* (beginning of May); б – sedge tussock, formed by old generative *Carex cespitosa*, on which *Angelica sylvestris*, *Dryopteris carthusiana* and others appeared (the end of June); в – brushwood, covered with green mosses; г – brushwood with *Oxalis acetosella*, *Lysimachia vulgaris*, *Dryopteris carthusiana*, *Picea abies*, etc.

Потенциальная длительность жизни кочкообразующих осок может превысить сто лет [38]. Долгожительство кочек характерно для светлых сообществ – травяных болот и лугов. В ельнике высокотравном они формируются преимущественно в окнах (прогалинах). Здесь существование кочек ограничено временем, которое необходимо ольхе и другим деревьям для формирования сомкнутого полога. На это уходит от 20 до 30 лет. После затягивания окна осоковые кочки разрушаются, их корневища отмирают и замещаются мертвыми оторфованными остатками. В результате кочки оседают, уменьшаются в размерах, и в конечном счете от них ничего не остается. Иногда о кочке напоминает слежавшаяся подстилка.

Средневозрастные и старые осоковые кочки – это благоприятный субстрат для поселения многих видов растений [14, 17, 22]. «Тело» кочки, как правило, состоит из живых и мертвых корневищ, между которыми скапливаются частицы почвы, занесенные сюда водой и роющими животными. Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам выявила отличие кочек от переувлажненных, плохо дренируемых торфяных почв: кочки содержат меньше влаги и характеризуются лучшими условиями аэрации, а также отличаются меньшей переменнойностью увлажнения (см. рис. 3). Другими словами, вероятность катастрофического затопления и вымокания растений, которые поселились на кочках, ниже, чем на заболоченных участках. При этом осоковые кочки отличаются меньшим почвенным богатством, чем торфяной субстрат. В окнах высокотравного ельника насчитывается до 80 кочек на 120 м². Это составляет 6 % от площади почвенного покрова в окнах [22].

На осоковых кочках по причине благоприятного экологического режима формируются особые микрогруппировки растений. Экологические различия между осоковыми кочками и переувлажненными торфяно-перегнойными участками настолько существенны, что ординация четко отделила микрогруппировки растений на кочках осок от заболоченных участков. Геоботанические описания кочек расположены преимущественно в центральной части рисунка, а переувлажненного торфяного субстрата – в нижней и правой частях (см. рис. 4). Значения видового богатства, видовой насыщенности и индекса Симпсона в полтора раза выше, чем на переувлажненных торфяных почвах (см. табл. 2). Коэффициент Сьеренсена показывает, что сходство видового состава на осоковых кочках и на сырых торфяных почвах составляет всего 60 %. На осоковых кочках преобладают растения трех эколого-ценотических групп – черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой (см. табл. 3). Повышенное разнообразие микро-

группировок определяется тем, что субстрат осоковых кочек подходит для приживания семенного поколения видов разных эколого-ценотических групп. Здесь обнаружены неморальные (*Geranium robertianum*, *Mercurialis perennis* L., *Paris quadrifolia* L., *Poa nemoralis* L.) и бореальные (*Dryopteris carthusiana*, *Rubus saxatilis* L., *Sorbus aucuparia*) виды. На кочках расширяется видовой состав влажно-луговой и черноольховой групп. Среди влажно-луговых растений появляются *Agrostis gigantea* Roth, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Coccyganthe flos-cuculi*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, а среди черноольховых – *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Melandrium dioicum*, *Urtica dioica*. На кочках осок часто приживаются молодые деревья – *Alnus glutinosa*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia* и др. (рис. 5,б). Со временем эти осоковые кочки могут превратиться в древесные.

Валежник. На болоте упавшие стволы, а затем перегнивающий валежник (рис. 6,в,г) содержат меньше влаги, чем окружающая почва. Корневая система растений, растущих на валежнике, защищена от избыточного переувлажнения [40]. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах [41]. Органический субстрат валежника обладает плохой теплопроводностью [42], поэтому растения не выжимаются морозами [15]. Время существования валежника в условиях повышенного увлажнения – от 15 до 25 лет. Число валежин разной степени разложения в ельнике высокотравном – 172 экз. на 1 га, что составляет 3 % от площади почвенного покрова (см. табл. 1; рис. 7). Интересно отметить, что такую же площадь валежник занимает и в слабонарушенных лесах на водоразделах [43]. В производных сообществах, например, в ольшаниках, валежник занимает площадь в два раза меньшую (см. табл. 1; рис. 8). Это связано с тем, что ольха еще не достигла предельного возраста и не начала активно вываливаться.

Вклад валежника в поддержание видового состава сообществ зависит от степени его разложения. В перегнивании валежника выделяют несколько стадий [44–46]. К первой относится валежник с начавшейся деструкцией: древесина на нижней стороне колоды становится рыхлой, поскольку здесь поселяются пионерные грибы ксилофиты; кора частично отслаивается; ветви, поддерживающие упавшую колоду, подгнивают и ломаются. На второй стадии валежник полностью опускается на землю и начинается его интенсивная деструкция: кора сохраняется только частично, древесина легко расслаивается и становится рыхлой, на верхней стороне начинается гумификация. На третьей стадии древесина полностью деструктурирована: легко

крошится и окрашена в бурый цвет, гумификация охватывает значительную часть колоды. На четвертой стадии от упавшего ствола остается только небольшое повышение, разложившаяся колода слабо отличима от гумусового горизонта, только верхний слой напоминает слежавшуюся подстилку. Ранее показано, что наибольший вклад в поддержание видового разнообразия сообществ вносит валежник промежуточных стадий разложения [21]. Рассмотрим значение валежника средних стадий разложения в формировании видового состава высокотравного ельника.

Ординация четко отделила микрогруппировки валежника от заболоченных участков. Микрогруппировки растений на валежнике, как и на осоковых кочках, расположены в центральной части рисунка и перекрываются между собой (см. рис. 4). Однако валеж вносит наибольший вклад в видовое разнообразие по сравнению с другими микросайтами (см. табл. 2). Значения видового богатства, видовой насыщенности и индекса Симпсона почти в два раза выше, чем на переувлажненных торфяных почвах. На одной площадке (0,25 м²) насчитывается в среднем 16 видов сосудистых растений. Согласно коэффициенту Сьеренсена видовой состав микрогруппировок на валеже сходен с группировками на сырых торфяных почвах

только на 60 %. Эколого-ценотическая структура на валежнике близка к микрогруппировкам на осоковых кочках: преобладают виды черноольховой, травяно-болотной и влажно-луговой групп (см. табл. 3). При этом увеличивается видовой состав бореальной и травяно-болотной групп. Среди бореальных видов появляются *Circaea alpina*, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Rubus idaeus*. Спектр травяно-болотных видов расширяется в основном за счет растений, которые не формируют длинные корневища и столоны: например, *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray и *Ligularia sibirica*. Заростки и проростки этих видов успешно приживаются и развиваются на перегнивающих колодах. Повзрослевшие растения, которые обладают более широким диапазоном толерантности, чем молодые особи, после перегнивания валежника оказываются на переувлажненном торфяном субстрате и спокойно переживают неблагоприятные экологические условия. Такой способ внедрения в сообщество характерен для многих болотных растений (*Angelica sylvestris*, *Carex elongata* L., *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa* (L.) Moench и др.). Разлагающиеся колоды – благоприятный субстрат для семенного возобновления древесных растений: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*.

Рис. 7. Фрагмент горизонтальной структуры почвенного покрова в ельнике высокотравном на низинном болоте:
1 – группировки из многих приствольных повышений деревьев, соединенных между собой поверхностными корнями деревьев, формирующих настил;
2 – переувлажненные торфяные почвы;
3 – валежник 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

Fig. 7. Frangment of a horizontal structure of soil cover in tall-herb spruce forest in lowland swamp:
1 – groups of many trunk heights of trees connected with each other by surface roots of trees which form a laying;
2 – water-logged boggy soils; 3 – brushwool of different level of decomposition ; 4 – base of trunks of *Picea abies*;
5 – base of trunks of *Alnus glutinosa*; 6 – base of trunks of *Betula pubescens*; 7 – dry wood; 8 – stumps;
9 – sedge tussocks. Ares – 400 m². Horizontally and vertically – metres

Рис. 8. Микросайты почвенного покрова в черноольшанике крапивном на низинном болоте: 1 – переувлажненные торфяные почвы; 2 – валежник разных стадий 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 настилем из поверхностных корней деревьев; 7 – группировки из десяти и более приствольных повышений деревьев, соединенных между собой настилем из поверхностных корней. Площадь – 1 га

Fig. 8. Microsites of soil cover in nettle sticky alder forest in lowland swamp: 1 – water-logged boggy soils; 2 – brushwool of different level of decomposition; 3 – stumps in places of windfalls; 4 – soil holes (swallow holes) and soil hills (butt-ends); 5 – alder tussocks; 6 – group of two-five tussocks of *Alnus glutinosa*, connected with each other by a laying formed of surface roots of trees; 7 – groups of ten and more trunk heights of trees connected with each other by a laying formed of surface roots of trees. Area – 1 ga

Настил из поверхностных корней деревьев. Этот микросайт формируется на поверхности переувлажненных торфяных почв. Сначала корни молодых деревьев растут внутри валежника, который лежит на поверхности переувлажненной торфяной почвы. Затем по мере взросления деревьев, превращения их растущих корней в скелетные, а также с разложением валежника корни оказываются на поверхности субстрата. В течение двух-трех поколений деревьев на болоте образуется настил, который выполняет функцию прочного каркаса. На нем накапливаются мертвые остатки растений и образуется гумус. В производном ольшанике, кото-

рый возник на месте вырубленного ельника, доля этого микросайта незначительна (см. рис. 8) или он полностью отсутствует. В ельнике высоко-травном настил перекрывает значительную площадь торфяной залежи – 38 % (см. табл. 1). Это определяется двумя обстоятельствами. Во-первых, в старом ельнике, в противоположность 60-летнему ольшанику, много трухлявого валежника поздних стадий разложения, который активно используется корнями деревьев для поверхностного разрастания. Во-вторых, в ельнике представлено большое число взрослых деревьев *Picea abies*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*,

Ulmus glabra. Их многочисленные поверхностные корни активно создают настил и накрывают переувлажненную торфяную почву на большой площади.

Экологические условия настила благоприятны для поселения растений. Здесь нет чрезмерной обводненности, растения меньше страдают от резкой переменности увлажнения (см. рис. 3), их корни получают достаточное количество кислорода. Ординация резко отделила микрогруппировки на настиле от переувлажненных торфяных почв и вывальных ям (см. рис. 4). Оригинальность микрогруппировкам настила придают бореальные и неморальные растения, которые здесь так же многочисленны, как и черноольховые растения (см. табл. 3). Среди бореальных видов встречены *Dryopteris carthusiana*, *Frangula alnus*, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Picea abies*, *Pyrola rotundifolia* L., *Rubus saxatilis*, *Sorbus aucuparia*. В группе неморальных видов отмечены *Aegopodium podagraria* L., *Convallar-*

ia majalis L., *Elymus caninus* (L.) L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Geranium robertianum*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Ulmus glabra*, *Viburnum opulus*, *Viola mirabilis* L. Судя по баллам встречаемости и покрытию, настил усиливает позиции влажно-луговых видов: *Filipendula ulmaria*, *Cardamine dentata* Schult., *Geum rivale* L., *Polygonum bistorta* L. и др. Маршрутные наблюдения и геоботанические описания показали, что на каркасе из поверхностных корней предпочитают поселяться многие виды редких растений: *Corallorrhiza trifida* Chatel., *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos* и др. (рис. 9). Таким образом, настил вместе с валежником принимает наибольшее участие в формировании видового состава ельника высокотравного. Об этом свидетельствуют относительно большие значения видовой насыщенности и видового богатства его микрогруппировок (см. табл. 2).

Рис. 9. Редкие виды растений, произрастающие на каркасе (настиле) из поверхностных корней деревьев:

- a – *Malaxis monophyllos*;
- б – *Corallorrhiza trifida*;
- в – *Dactylorhiza fuchsii*;
- г – *Cypripedium calceolus*

Fig. 9. Rare plant species growing on a laying of surface roots of trees: a – *Malaxis monophyllos*; б – *Corallorrhiza trifida*; в – *Dactylorhiza fuchsii*; г – *Cypripedium calceolus*

Черноольховые кочки. В условиях избыточного увлажнения взрослые деревья *Alnus glutinosa* формируют кочки (рис. 10). Ольховая кочка – это многоствольная структура, которая возникает в результате порослевого возобновления. В основании этой структуры формируется мощный пьедестал, он состоит из базальной части стволов и придаточных корней. Между корнями и стволами накапливается опад, который со временем перерабатывается в гумус. Кочки ольхи значительно выступают над поверхностью переувлажненных торфяных почв, их высота достигает 1,2 м, а диаметр – 4,5 м [2, 4]. Ольха вынуждена выносить основания стволов со спящими почками, из которых время от времени пробуждаются порослевые побеги, и часть корневой системы выше уровня

застаивающихся вод для того, чтобы защищать их от вымокания. Живой ольховый пьедестал постоянно нарастает в высоту. Это стабилизирует экологическую ситуацию на кочках. Длительность существования черноольховых кочек велика, если учесть, что у ольхи образование поросли, в результате которой формируется пьедестал, отмечается даже в 200-летнем возрасте [47]. В ольшаниках этот микросайт занимает 15 % от площади сообщества, при этом на 1 га насчитывается 90 кочек (см. рис. 8). В ельнике ольховые кочки покрывают только 8 % площади (см. табл. 1). Это определяется тем, что с восстановлением сообщества часть ольховых кочек преобразуется в другой микросайт – приствольное повышение.

Рис. 10. Черноольховая кочка с подростом *Padus avium* (1), *Fraxinus excelsior* (2) и *Tilia cordata* (3).

В основании стволов ольхи видны молодые порослевые побеги, которые сформировались из спящих почек. Фотография Е. Ф. Ситниковой

Fig. 10. Alder tussock with undergrowth *Padus avium* (1), *Fraxinus excelsior* (2) and *Tilia cordata* (3).

At the base of alder trunks young coppice shoots can be seen which were formed from dormant buds.

Photo by E. F. Sitnikova

На ольховых кочках отсутствует избыточное переувлажнение, их верхняя часть не подвержена затоплению во время весеннего половодья (см. рис. 3), разрыхленный субстрат пьедестала обеспечивает непрерывный доступ кислорода к корням растений и усиливает микробиологическую активность почвы, а также способствует образованию гумусового слоя. Здесь формируются специфические микрогруппировки растений. Ординация показала, что эти микрогруппировки четко отделены от переувлажненных торфяных почв и вывальных западин, существенно отличаются от микрогруппировок на осоковых кочках и располагаются ближе к левой части рисунка (см. рис. 4). Уникальность микрогруппировок на ольховых кочках в том, что их видовой состав формируют почти в равной мере виды четырех контрастных эколого-ценотических групп: травяно-болотной, черноольховой, бореальной и неморальной (см. табл. 3). Наибольший вклад ольховые кочки вносят в формирование видowego состава неморальной группы, которую представляют *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum* L., *Convallaria majalis*, *Elymus caninus*, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Geranium robertianum*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea* L., *Viola mirabilis*. Существенное участие ольховые кочки принимают в сложении видowego состава бореальных видов, среди которых встречены *Circaea alpina*, *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Picea abies*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Trientalis europaea* L. Геоботанические описания и маршрутные наблюдения показывают, что ольховые кочки – это места приживания на болоте практически всех древесных растений: *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Daphne mezereum* L., *Frangula alnus*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies* и др.

Приствольные повышения. Этот микросайт относится к группе древесных кочек. Как и черноольховые кочки, приствольные повышения образуются в условиях избыточного увлажнения вследствие выноса основания стволов и частично корневой системы выше поверхности торфа и уровня временно застаивающихся вод (рис. 11). В образовании приствольных повышений принимает участие несколько видов деревьев. Основа формирования приствольных повышений – преимущественно кочки черной ольхи. Сначала на кочках ольхи поселяется подрост *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus glabra* и других деревьев. Затем по мере взросления поселившегося подроста пьедестал черной ольхи дряхлеет, загнивает,

отмирает и замещается корнями и ксилоризомами (одревесневшими корневищами) подрастающих деревьев. В конечном итоге от ольховой кочки ничего не остается, она преобразуется в другой микросайт – приствольное повышение, которое приподнято над поверхностью торфяной залежи. Приствольное повышение – это сплошное переплетение корней, корневых «лап» и ксилоризомов, пространство между которыми заполнено остатками перегнивающих растений и торфом. Сверху приствольные повышения перекрыты каркасом из поверхностных корней разных видов деревьев. В сложении каркаса немалую роль играют корни и ксилоризомы кустарников *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* и др. Таким образом, приствольное повышение – это комплексное образование, в формировании которого принимают участие разные виды древесных растений.

Площадь отдельных приствольных повышений – от 3 до 20 м². В ельнике высокотравном этот микросайт перекрывает 35 % площади торфяной залежи, а в производных черноольшаниках его покрытие в десять раз меньше (см. табл. 1, рис. 8), или он вовсе отсутствует. Это связано с тем, что в ольшаниках отсутствует набор видов деревьев, образующих приствольные повышения. Благодаря приподнятости над переувлажненным торфом и особой структуре приствольные повышения характеризуются наименьшей влажностью субстрата, незначительной переменной увлажнением, низкими значениями солевого богатства, повышенным содержанием азота и наибольшей кислотностью почвы (см. рис. 3). Это определяет формирование оригинальных микрогруппировок растений. Ординация установила, что микрогруппировки приствольных повышений занимают самое левое положение в осях наибольшего варьирования флористического состава и относительно слабо перекрываются с микросайтами ольховых кочек и настила, не перекрываются с микрогруппировками растений на валежнике, осоковых кочках, вывальных западинах и переувлажненных торфяных почвах (см. рис. 4). Некоторые показатели видowego разнообразия микрогруппировок (индекс Симпсона, видовая насыщенность) на приствольных повышениях несущественно отличаются от переувлажненных торфяных почв (см. табл. 2). Однако сходство видowego состава с этим микросайтом составляет всего 30 %. Это определяется тем, что приствольные повышения вносят наибольший вклад в формирование видowego состава бореальной группы (см. табл. 3). Здесь встречены *Circaea alpina*, *Daphne*

mezereum, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea*, *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* и др. Приствольные повышения способствуют поддержанию на низинном болоте также неморальных видов: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Cypripedium calceolus*, *Festuca gigantea*, *Mercurialis perennis*, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Paris quadrifolia*, *Viola mirabilis* и др. Участие черноольховых и

травяно-болотных видов на этом микросайте минимально. Геоботанические описания и маршрутные наблюдения показали, что на приствольных повышениях приживаются проростки, ювенильные и имматурные особи большинства видов деревьев, в т. ч. несвойственных низинным болотам: *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Populus tremula* L. и *Tilia cordata*.

Рис. 11. Приствольные повышения деревьев, образованные елью (а), а также елью и березой (б)

Fig. 11. Trunk heights of trees formed by spruce (a), by spruce and birch tree (б)

Заключение

Для высокотравных ельников, которые представляют собой финальную (климаксную) стадию в развитии черноольшаников на низинном болоте, в почвенном покрове характерна развитая система микросайтов биогенного происхождения. В этом ельнике переувлажненная торфяная почва на значительной площади (80 % и более) перекрыта валежником, осоковыми кочками, вывальными ямами (западинами), настилом (каркасом) из поверхностных корней деревьев, приствольными повышениями и др. Эти биогенные микросайты в сравнении с переувлажненными торфяными почвами отличаются меньшей избыточностью увлажнения, лучшей аэрированностью субстрата, а также реже подвергаются затоплению во время

половодья. В результате формируются контрастные по экологическим условиям микроестообитания. Это обеспечивает совместное существование в сообществе видов разных эколого-ценотических групп. Переувлажненные торфяные почвы, вывальные западины, осоковые кочки и валежник поддерживают в сообществе черноольховые, травяно-болотные и влажно-луговые виды растений. Черноольховые кочки, настил из поверхностных корней деревьев и приствольные повышения создают благоприятные условия для видов неморальной и бореальной групп. Исследования показали, что сформированная система микросайтов – необходимое условие для существования редких видов в сообществе. Так, *Cypripedium calceolus* приживается в основном на каркасе из поверхностных корней деревьев и на при-

ствольных повышениях, *Neottia nidus-avis* – на приствольных повышениях, *Corallorrhiza trifida*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Ligularia sibirica*, *Listera ovata* и *Malaxis monophyllos* – на настиле из поверхностных корней деревьев, *Daphne mezereum* – на черноольховых кочках и на каркасе из поверхностных корней, а *Melandrium dioicum* – на осоковых кочках, валежинах, вывальных буграх и ямах. По причине благоприятных экологических условий видовое разнообразие на биогенных микросайтах в полтора-два раза больше, чем на переувлажненном торфяном субстрате.

Микросайты могут как существовать изолированно друг от друга, так и находиться в пределах других микросайтов. Например, осоковые и черноольховые кочки могут существовать на переувлажненных торфяных почвах. Кроме того, осоковые кочки часто размещаются на ольховых пьедесталах и на валежнике. Перегнивающие стволы могут располагаться на переувлажненных участках, приствольных повышениях, на черноольховых кочках и на каркасе из поверхностных корней деревьев. Другими словами, микросайты высокотравных ельников образуют вложенные мозаики. Микросайты биогенного происхождения связаны между собой. Так, валеж – основа для формирования ольховых и осоковых кочек, а также для настила из поверхностных корней деревьев. В свою очередь осоковые кочки создают условия для развития черноольховых кочек, а на основе последних возникают приствольные повышения (многоствольные образования) других видов деревьев. Стареющие и выпадающие стволы ели, ольхи, березы, ильма и ясени – это следующая генерация валежника.

Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях деревьев – одно из необходимых условий для поддержания структурного и видового разнообразия высокотравных ельников.

При сплошных рубках на месте высокотравных ельников формируются монодоминантные черноольшаники. В этих сообществах три четверти площади почвенного покрова занимает переувлажненная торфяная почва. Экологическая ситуация на значительном пространстве сообщества становится неблагоприятной для поселения растений. Это проявляется в избыточном переувлажнении, в частом затоплении во время половодий, в затрудненном поступлении кислорода к корням растений и т.д. В результате в сообществах полностью исчезают редкие растения, число бореальных видов сокращается в два раза, а неморальных и луговых – в полтора. Уменьшается видовое разнообразие и собственно болотных растений – черноольховых и травяно-болотных. Это связано с тем, что исчезают микросайты, необходимые для семенного возобновления этих видов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность В. Н. Короткову за просмотр рукописи и критические замечания, Е. Ф. Ситниковой за фотографию. Работа М. В. Горновой выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Сохранение и восстановление экологических функций лесных почв», а также поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 15-29-02697 офи_м) и Российским научным фондом (проект № 16-17-10284).

Библиографический список

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 2. – 575 с.
2. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Евстигнеев О. И. – Нижний Новгород, 2010. – 48 с.
3. Кутенков, С. А. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского севера России / С. А. Кутенков, О. Л. Кузнецов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. – Кн. 2. – С. 152–204.
4. Горнова, М. В. Структурное и видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Брянского Полесья : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Горнова М. В. – Брянск, 2014. – 22 с.
5. Харлампиева, М. В. Состав и структура высокотравного ельника в урочище «Болото Рыжуха» (Брянская область) / М. В. Харлампиева, О. И. Евстигнеев // Ученые записки Орловского государственного университета. – 2013. – № 6 (56). – С. 145–151.
6. Горнов, А. В. Роль роющих животных в поддержании флористического разнообразия лесных сообществ / А. В. Горнов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. – Кн. 2. – С. 265–276.
7. Луговая, Д. Л. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника / Д. Л. Луговая, О. В. Смирнова, М. В. Запрудина, А. А. Алейников, В. Э. Смирнов // Экология. – 2013. – № 1. – С. 3–10.
8. Смирнова, О. В. Типологическое и структурное разнообразие среднетаежных лесов Урала / О. В. Смирнова, А. А. Алейников, А. А. Семиколенных, А. Д. Бовкунов, М. В. Запрудина, Н. С. Смирнов // Разнообразие и динамика лесных экосистем. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. – Кн. 2. – С. 42–66.

9. Aleinikov, A. A. Tall-Herb Boreal Forests on North Ural / A. A. Aleinikov, N. S. Smirnov, O. V. Smirnova // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). – P. 1–13.
10. Evstigneev, O. I. Pine Forest Succession on Sandy Ridges within Outwash Plain (Sandur) in Nerussa-Desna Polesie / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). – P. 1–18.
11. Быков, Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. – Алма-Ата : АН Казахской ССР, 1953. – 458 с.
12. Ярошенко, П. Д. Геоботаника / П. Д. Ярошенко. – М. ; Л. : АН СССР, 1969. – 474 с.
13. Воронов, А. Г. Геоботаника / А. Г. Воронов. – М. : Высш. школа, 1973. – 384 с.
14. Евстигнеев, О. И. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, К. В. Беляков, Т. Ю. Браславская, А. М. Романовский, Г. Е. Рубашко, Е. П. Сарычева, Ю. П. Федотов. – Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. – 176 с.
15. Скворцова, Е. Б. Экологическая роль ветровалов / Е. Б. Скворцова, Н. Г. Уланова, В. Ф. Басевич. – М. : Лесн. пром-сть, 1983. – 190 с.
16. Евстигнеев, О. И. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Неруссо-Деснянского полесья) / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Т. Ю. Браславская, В. Г. Чупаченко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1999. – Т. 104 (6). – С. 3–8.
17. Горнов, А. В. Зоогенная и фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского полесья / А. В. Горнов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2011. – Т. 116 (6). – С. 64–69.
18. Смирнова, О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов / О. В. Смирнова // Успехи соврем. биол. – 1998. – Т. 118 (2). – С. 148–165.
19. Гиляров, В. Г. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорнополевой растительности / В. Г. Гиляров // Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 79 (4). – С. 669–671.
20. Сарычева, Е. П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья / Е. П. Сарычева // Бот. журн. – 1998. – Т. 83 (10). – С. 65–72.
21. Евстигнеев, О. И. Валеж и поддержание флористического разнообразия в ельниках на низинном болоте / О. И. Евстигнеев, М. В. Харлампиева, Л. Н. Анищенко // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Брянск : Десяточка, 2012. – Вып. 7. – С. 150–160.
22. Евстигнеев, О. И. Осоковые кочки и поддержание флористического разнообразия в болотных ельниках (Брянская область) / О. И. Евстигнеев, М. В. Харлампиева, Л. Н. Анищенко // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Брянск : Десяточка, 2013. – Вып. 8. – С. 106–120.
23. Растительность европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 429 с.
24. Евстигнеев, О. И. Онтогенез и состояние популяций *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в ненарушенных ельниках на низинных болотах (Брянская область) / О. И. Евстигнеев, М. В. Харлампиева // Бот. журн. – 2014. – Т. 99 (6). – С. 670–681.
25. Горнова, М. В. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melandrium dioicum* (Caryophyllaceae) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область) / М. В. Горнова, О. И. Евстигнеев // Бот. журн. – 2016. – Т. 101 (8). – С. 896–910.
26. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М. : Наука, 1989. – 223 с.
27. Джонгман, Р. Г. Г. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов / Р. Г. Г. Джонгман, С. Дж. Ф. Тер Браак, О. Ф. Р. Ван Тонгерен. – М. : Ин-т вод. проблем РАН, 1999. – 306 с.
28. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольновой, Т. Ю. Браславской. – М. : Научный мир, 2000. – 185 с.
29. Ниценко, А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Бот. журн. – 1969. – Т. 54 (7). – С. 1002–1014.
30. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
31. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М. : Наука, 1983. – 198 с.
32. Смирнов, В. Э. *SpreDiv* – программа для анализа разнообразия растительности / В. Э. Смирнов // Принципы и способы сохранения разнообразия. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2006. – С. 142–143.
33. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб : Мир и семья, 1995. – 992 с.
34. Браславская, Т. Ю. Биологическое разнообразие и динамика растительности в пойме малой реки Южного Нечерноземья (на примере р. Нерусса, Брянская область) : дис. ... канд. биол. наук / Браславская Т. Ю. – М., 2001. – 278 с.
35. Почвоведение. – М. : Агропромиздат, 1989. – 719 с.
36. Горышина, Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М. : Высш. школа, 1979. – 368 с.

37. Куркин, К. А. Некоторые био-экологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) / К. А. Куркин // Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. физ.-мат. и естеств. наук. – 1954. – № 12. – С. 83–93.
38. Егорова, А. А. Биологические особенности кочкообразующих осок в низовьях Колымы / А. А. Егорова // Растительность и почвы субарктической тундры. – Новосибирск : Наука, 1980. – С. 44–65.
39. Абатуров, А. М. Полесья Русской равнины в связи с проблемой их освоения // А. М. Абатуров. – М. : Мысль, 1968. – 246 с.
40. Декатов, Н. Е. Влияние микрорельефа на возобновление ели / Н. Е. Декатов // Опытно-исследовательские работы по общему лесоводству. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. – С. 251–295.
41. Обновленский, В. М. О влиянии микрорельефа на возобновление ели / В. М. Обновленский // Советская ботаника. – 1935. – № 3. – С. 90–95.
42. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике / О. В. Смирнова, А. А. Алейников, А. А. Семиколенных, А. Д. Бовкунов, М. В. Запрудина, Н. С. Смирнов // Лесоведение. – 2011. – № 6. – С. 67–78.
43. Запрудина, М. В. Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова среднетаежных темнохвойных лесов Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Запрудина М. В. – М., 2012. – 23 с.
44. Особенности гумификации валежа и динамика напочвенного покрова в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья / А. И. Широков, В. А. Спирин, А. А. Шестакова, М. Е. Походяева // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Биология. – 2001. – № 1. – С. 18–24.
45. Спирин, В. А. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области / В. А. Спирин, А. И. Широков // Микология и фитопатология. – 2002. – Т. 36 (3). – С. 25–31.
46. Стороженко, В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент / В. Г. Стороженко. – Тула : Гриф и К, 2007. – 192 с.
47. Капустинская, Т. К. Естественное возобновление черноольшаников и влияние осушения на их рост в Липтовской ССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Капустинская Т. К. – Каунас, 1959. – 16 с.

References

1. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East European forests: history in Holocene and modern times] Red. resp. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 2, 575 p.
2. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: avtoref. dis. d-ra. biol. nauk* [Mechanisms of maintaining biological diversity of forest biogeocenosis: abstract of the thesis of candidate of biological sciences]. Nizhny Novgorod, 2010, 48 p.
3. Kutenkov S. A., Kuznetsov O. L. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* [Diversity and dynamics of forest ecosystems of Russia]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, bk. 2, pp. 152–204.
4. Gornova M. V. *Strukturnoe i vidovoe raznoobrazie vysokotravnykh el'nikov na nizinykh bolotakh Bryanskogo Poles'ya: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Structural and species diversity of tall-herb spruce forests on lower swamps of the Bryansk forest region: abstract of thesis of candidate of biological sciences]. Bryansk, 2014, 22 p.
5. Kharlampieva M. V., Evstigneev O. I. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Oryol State University]. 2013, no. 6 (56), pp. 145–151.
6. Gornov A. V. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* [Diversity and dynamics of forest ecosystems]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, bk. 2, pp. 265–276.
7. Lugovaya D. L., Smirnova O. V., Zaprudina M. V., Aleynikov A. A., Smirnov V. E. *Ekologiya* [Ecology]. 2013, no. 1, pp. 3–10.
8. Smirnova O. V., Aleynikov A. A., Semikolennykh A. A., Bovkunov A. D., Zaprudina M. V., Smirnov N. S. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem* [Diversity and dynamics of forest ecosystems]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, bk. 2, pp. 42–66.
9. Aleinikov A. A., Smirnov N. S., Smirnova O. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (3), pp. 1–13.
10. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (3), pp. 1–18.
11. Bykov B. A. *Geobotanika* [Geobotany]. Alma-Ata: AN Kazakhskoy SSR, 1953, 458 p.
12. Yaroshenko P. D. *Geobotanika* [Geobotany]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1969, 474 p.
13. Voronov A. G. *Geobotanika* [Geobotany]. Moscow: Vyssh. shkola, 1973, 384 p.
14. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Belyakov K. V., Braslavskaya T. Yu., Romanovskiy A. M., Rubashko G. E., Sarycheva E. P., Fedotov Yu. P. *Biogeotsenoticheskiy pokrov Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* [Biogeocenotic cover of Nerussa Desna forest area: mechanisms of maintaining biological diversity]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 176 p.
15. Skvortsova E. B., Ulanova N. G., Basevich V. F. *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* [Ecological role of windfalls]. Moscow: Lesn. prom-st', 1983, 190 p.
16. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Braslavskaya T. Yu., Chupachenko V. G. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Ecologists. Biological series]. 1999, vol. 104 (6), pp. 3–8.
17. Gornov A. V. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Ecologists. Biological series]. 2011, vol. 116 (6), pp. 64–69.
18. Smirnova O. V. *Uspekhi sovrem. biol.* [Achievements of modern biology]. 1998, vol. 118 (2), pp. 148–165.
19. Gilyarov V. G. *Dokl. AN SSSR* [Proceedings of Academy of Sciences of the USSR]. 1951, vol. 79 (4), pp. 669–671.

20. Sarycheva E. P. *Bot. zhurn.* [Botanical journal]. 1998, vol. 83 (10), pp. 65–72.
21. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V., Anishchenko L. N. *Izucheniye i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti. Materialy po vedeniyu Krasnoy knigi Bryanskoy oblasti* [Studies and protection of biological diversity of the Bryansk Region. Proceedings of Red Book of the Bryansk Region]. Bryansk: gruppa kompaniy «Desyatochka», 2012, iss. 7, pp. 150–160.
22. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V., Anishchenko L. N. *Izucheniye i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti. Materialy po vedeniyu Krasnoy knigi Bryanskoy oblasti* [Studies and protection of biological diversity of the Bryansk Region. Proceedings of Red Book of the Bryansk Region]. Bryansk: gruppa kompaniy «Desyatochka», 2013, iss. 8, pp. 106–120.
23. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
24. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V. *Bot. zhurn.* [Botanical journal]. 2014, vol. 99 (6), pp. 670–681.
25. Gornova M. V., Evstigneev O. I. *Bot. zhurn.* [Botanical journal]. 2016, vol. 101 (8), pp. 896–910.
26. Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* [Dictionary of terms and concepts of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1989, 223 p.
27. Dzhongman R. G. G., Ter Braak C. J. F., Van Tongeren O. F. R. *Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshaftov* [Data analysis in community and landscape ecology]. Moscow: In-t vod. Problem RAN, 1999, 306 p.
28. *Otsenka i sokhraneniye bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeyskoy Rossii* [Assessment and maintenance of biodiversity of forest covers in nature reserves of European part of Russia]. Ed. by L. B. Zaugol'nova, T. Yu. Braslavskaya. Moscow: Nauchnyy mir, 2000, 185 p.
29. Nitsenko A. A. *Bot. zhurn.* [Botanical journal]. 1969, vol. 54 (7), pp. 1002–1014.
30. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East European forests: history in Holocene and modern times]. Red. resp. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p.
31. Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynno-shirokolistvennykh lesov* [Phyto indication of ecological regimes in the subzone of coniferous broad-leaved forests]. Moscow: Nauka, 1983, 198 p.
32. Smirnov V. E. *Printsipy i sposoby sokhraneniya raznoobraziya* [Principles and approaches of preserving diversity]. Yoshkar-Ola: MarGU, 2006, pp. 142–143.
33. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv* [Vascular plants of Russia and neighbouring countries]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995, 992 p.
34. Braslavskaya T. Yu. *Biologicheskoe raznoobraziye i dinamika rastitel'nosti v poyme maloy reki Yuzhnogo Nechernozem'ya (na primere r. Nerussa, Bryanskaya oblast'): dis. kand. biol. nauk* [Biological diversity and plant dynamics in the floodplain of a small river of Southern non-black earth zone (on the example of the Nerussa river, the Bryansk region): thesis of candidate of biological sciences]. Moscow, 2001, 278 p.
35. *Pochvovedeniye* [Soil studies]. Moscow: Agropromizdat, 1989, 719 p.
36. Goryshina T. K. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow: Vyssh. shkola, 1979, 368 p.
37. Kurkin K. A. *Vestn. Mosk. gos. un-ta. Ser. fiz.-mat. i estestv. nauk* [Proceedings of Moscow State University. Physical and mathematical and natural sciences]. 1954, no. 12, pp. 83–93.
38. Egorova A. A. *Rastitel'nost' i pochvy subarkticheskoy tundry* [Flora and soils of subarctic tundra]. Novosibirsk: Nauka, 1980, pp. 44–65.
39. Abaturov A. M. *Poles'ya Russkoy ravniny v svyazi s problemoy ikh osvoeniya* [Forest areas of the Russian plain in connection with the issue of their exploration]. Moscow: Mysl', 1968, 246 p.
40. Dekatov N. E. *Opytno-issledovatel'skie raboty po obshchemu lesovodstvu* [Experimental and research work on general forest studies]. Moscow; Leningrad: Sel'kolkhozhgiz, 1931, pp. 251–295.
41. Obnovlenskiy V. M. *Sovetskaya botanika* [Soviet botany]. 1935, no. 3, pp. 90–95.
42. Smirnova O. V., Aleynikov A. A., Semikolennykh A. A., Bovkunov A. D., Zaprudina M. V., Smirnov N. S. *Lesovedeniye* [Forest studies]. 2011, no. 6, pp. 67–78.
43. Zaprudina M. V. *Mikromozachnaya organizatsiya travyano-kustarnichkovogo i mokhovogo pokrova srednetayzhnykh temnokhvoynnykh lesov Urala: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Micromosaic organization of herbal bushy and mosscover of middle taiga dark coniferous forests of the Urals: abstract of thesis of candidate of biological sciences]. Moscow, 2012, 23 p.
44. Shirokov A. I., Spirin V. A., Shestakova A. A., Pokhodyaeva M. E. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. Biologiya* [Proceedings of Nizhny Novgorod University. Biology]. 2001, no. 1, pp. 18–24.
45. Spirin V. A., Shirokov A. I. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and phytopathology]. 2002, vol. 36 (3), pp. 25–31.
46. Storozhenko V. G. *Ustoychivye lesnye soobshchestva. Teoriya i eksperiment* [Substantial forest communities. Theory and experiment]. Tula: Grif i K, 2007, 192 p.
47. Kapustinskaya T. K. *Estestvennoe vozobnovleniye chernool'shanikov i vliyaniye osusheniya na ikh rost v Litovskoy SSR: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Natural restoration of sticky alder forests and affect of drying on their growth in Litva SSR: abstract of thesis of candidate of biological sciences]. Kaunas, 1959, 16 p.