RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 2 (3), 2017

УДК 581.555+581.524.343+574.472 DOI 10.21685/2500-0578-2017-3-3 ORIGINAL RESEARCH Open Access

ЕЛЬНИКИ ВЫСОКОТРАВНЫЕ – КЛИМАКСНЫЕ СООБЩЕСТВА НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ БРЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

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

TALL HERB SPRUCE FORESTS AS CLIMAX COMMUNITIES ON LOWLAND SWAMPS OF BRYANSK POLESIE

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. В Брянском полесье черноольшаники крапивные – один из господствующих типов леса на низинных болотах. Они сформировались в результате неоднократных рубок на месте ельников высокотравных. В современном растительном покрове ельники высокотравные чрезвычайно редки из-за рубок, мелиорации и торфоразработок. В работе проведена оценка сукцессионного состояния ельников высокотравных и черноольшаников крапивных. Использованы критерии климаксного и сукцессионного состояния сообществ, которые разработаны для Восточноевропейских лесов. В их основе лежит степень выраженности следующих признаков сообщества: 1) полнота видового состава древесной синузии; 2) онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев; 3) парцеллярная структура; 4) разнообразие микросайтов в почвенном покрове; 5) полнота видового состава и эколого-ценотического разнообразия сосудистых растений. Показано, что ельники высокотравные, в отличие от черноольшаников, близки к сообществам климаксного типа. Об этом свидетельствуют следующие особенности ценоза. Во-первых, в ельниках представлены все виды деревьев (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Salix pentandra*, *Sorbus aucuparia*, *Ulmus glabra*), ареал которых охватывает Брянское полесье и которые способны произрастать на низинных болотах. Во-вторых, в ценопопуляциях основных эдификаторов (*Picea abies* и *Alnus glutinosa*) осуществляется устойчивый оборот поколений. Об этом свидетельствует полночленная и левосторонняя структура их онтогенетического спектра. В-третьих, в сообществах сформирована система асинхронно развивающихся окон (парцелл), которые образуются на месте вывалов старых деревьев. Эта система обеспечивает непрерывное возобновление в популяциях ели и ольхи, а также создает условия для возобновления других видов деревьев. В-четвертых, в почвенном покрове сформирована структура биогенных микросайтов: валежника, вывальных бугров и западин, осоковых и древесных кочек, настила из поверхностных корней деревьев. Эти микросайты определяют стабильное существование в сообществе видов контрастных эколого-ценотических групп от травяно-болотных, черноольховых и влажно-луговых до неморальных и бореальных. В-пятых, благодаря развитой оконной структуре и системе микросайтов показатели видового и эколого-ценотического разнообразия ельников высокотравных максимальны среди всех типов леса на низинных болотах Брянского полесья. Все это позволяет предположить, что высокотравные ельники – это климаксная (финальная) стадия в развитии черноольшаников на низинных болотах в пределах ареалов *Picea abies* и *Alnus glutinosa*. Показано, что производные черноольшаники крапивные, в отличие от ельников высокотравных, находятся на первых этапах восстановления. На это указывают следующие признаки. Во-первых, в ольшаниках присутствуют не все виды деревьев, которые могут произрастать на низинных болотах Брянского полесья. Чаще всего это связано с тем, что источники семян (плодоносящие деревья) отсутствуют в ближайшем окружении. Во-вторых, в ценопопуляциях всех присутствующих видов деревьев нет нормального оборота поколений. В-третьих, в сообществах не сформирована оконная (парцеллярная) структура, которая необходима для устойчивого оборота поколений в популяциях деревьев. В-четвертых, в почвенном покрове не развита система микросайтов. Из-за этого состав травяного покрова ограничен в основном видами травяно-

© 2017 Евстигнеев О. И., Горнова М. В. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

болотной и черноольховой групп, которые терпимы к заболоченному субстрату. В-пятых, черноольшаники отличаются относительно низкими показателями видового состава и эколого-ценотического разнообразия. Это обусловлено неразвитой мозаикой парцелл и микросайтов. Следует подчеркнуть, что небольшой возраст рубок (60–70 лет) – основная причина «вечной» сукцессионной молодости черноольшаников. Рубки не позволяют сообществу достигнуть заключительных стадий развития с максимальным структурным, видовым и эколого-ценотическим разнообразием.

Ключевые слова: ельник высокотравный, черноольшаник крапивный, низинное болото, климакс, сукцессия, ценопопуляции, микросайты, видовое разнообразие, Брянское полесье.

Для цитирования: Евстигнеев, О. И. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья / О. И. Евстигнеев, М. В. Горнова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (3). – https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-3

Abstract. Nettle grey alder forests are a dominant forest type on lowland swamps in the Bryansk Polesie. They are formed as a result of repeated cuttings in the place of tall herb spruce forests. Tall herb spruce forests are very rare communities in the vegetation cover in this area due to clear cutting, melioration and peat extraction. An assessment of the succession status of tall herb spruce forests and nettle grey alder forests was carried out in this paper. The criteria of climax state and succession state of communities, developed for Eastern European forests, were used. These criteria are based on the degree of intensity of the following signs in the community: 1) the completeness of species composition of tree synusia; 2) the ontogenetic structure of tree species cenopopulation; 3) the gap-mosaic stand structure; 4) the diversity of microsites in soil cover; 5) the completeness of species composition and ecological-coenotic diversity of vascular species. We showed that tall herb spruce forest, as opposed to black alder forest, is close to communities of the climax type. This is evidenced by the following features of cenosis: firstly, all tree species in the area that covers the Bryansk Polesie and that are able to grow on lowland swamps are represented in the spruce forest (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior, Padus avium*, *Picea abies*, *Salix pentandra*, *Sorbus aucuparia, Ulmus glabra*). Secondly, a steady turnover of generations is carried out in the cenopopulations of main edificators (*Picea abies* and *Alnus glutinosa*). This is evidenced by the complete and left-sided structure of their ontogenetic spectrum. Thirdly, a system of asynchronously developing gaps (parcels), which are formed on the site of old tree falls, is formed in the community. This ensures the continuous renewal of spruce and alder populations and creates conditions for the regeneration of other tree species. Fourthly, the structure of biogenic microsites has been formed in the soil cover: fallen logs, treefall pits and mounds, sedge tussocks, tree hummocks and substrate composed of the surface tree roots. These microsites determine the stable existence of species of contrasting ecological-cenotic species groups (from water-marsh and nitrophilous groups to wet-meadow, nemoral and boreal groups) in the community. Finally, thanks to the well-developed treefall gap structure and system of microsites, the parameters of the species and ecology-cenotic diversity of tall herb spruce forests are maximal among all forest types in the lowland swamp of the Bryansk Polesie. All this suggests that tall herb spruce forests are the climax (final) stage in the development of black alder forests in lowland swamps within the areas of *Picea abies* and *Alnus glutinosa*. We showed that the derivative nettle black alder forest, in contrast to the tall herb spruce forest, is in the first stages of restoration. This is indicated by the following signs: firstly, in the black alder forests, not all tree species that can grow on the lowland swamps of the Bryansk Polesie are present. This is often due to the fact that seed sources (generative trees) are absent in the immediate surroundings. Secondly, there is no normal turnover of generations in the cenopopulations of all tree species. Thirdly, a treefall gap structure (parcel mosaic) is not formed in the communities, which is necessary for the stable turnover of generations in tree populations. Fourthly, the system of biogenic microsite is not developed in the soil cover. Because of this, the composition of the ground cover is limited mainly by plant species of the water-marsh and the nitrophilous groups that are tolerant to the swampy substrate. Fifthly, black alder is distinguished by relatively low indicators of species richness and ecological-coenotic diversity. This is due to the undeveloped mosaic of parcels and microsites. It should be emphasised that the low age of felling (60–70 years) is the main reason for the «eternal» succession youth of black alder forests. Felling does not allow the community to reach the final stages of succession with the maximum structural, species and ecological-cenotic diversity.

Key words: tall herb spruce forest, nettle grey alder forest, lowland swamp, climax, succession, coenopopulations, microsites, species diversity, Bryansk Polesie.

For citation: Evstigneev O.I., Gornova M.V. Tall herb spruce forests as climax communities on lowland swamps of Bryansk polesie. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017;2(3). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-3

Введение

Изучение современных лесов, которые коренным образом преобразованы человеком, вскрыло необходимость решения задач, связанных с оценкой их сукцессионного состояния и прогнозов развития. В основе оценок и прогнозов должны лежать представления о структуре и составе климаксных (первичных, ненарушенных, девственных) лесов, которые существовали в доагрикультурный период [1, 2]. В насто-

ящее время разработаны критерии климаксного и сукцессионного состояний Восточноевропейских лесов. В их основе лежит степень выраженности следующих признаков сообщества: 1) полнота видового состава древесной синузии; 2) онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев; 3) парцеллярная структура; 4) разнообразие микросайтов в почвенном покрове; 5) полнота видового состава и эколого-ценотического разнообразия сосудистых растений [3–15]. Насколько нам известно, сукцессионное состояние лесных сообществ на низинных болотах никогда не оценивали с использованием перечисленных критериев.

В связи с этим в статье поставлена задача – оценить сукцессионное состояние лесных сообществ на низинных болотах, опираясь на ранее разработанные критерии.

Район, объекты и методы исследования

Район и объекты исследования. В ботанико-географическом плане Брянское полесье относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области [16]. В качестве объектов исследования выбраны два типа леса – ельник высокотравный и черноольшаник крапивный (рис. 1). Эти сообщества принадлежат к болотно-травяной группе типов леса [17]. Они произрастают на низинных болотах с глубиной торфа 1–3 м и более.

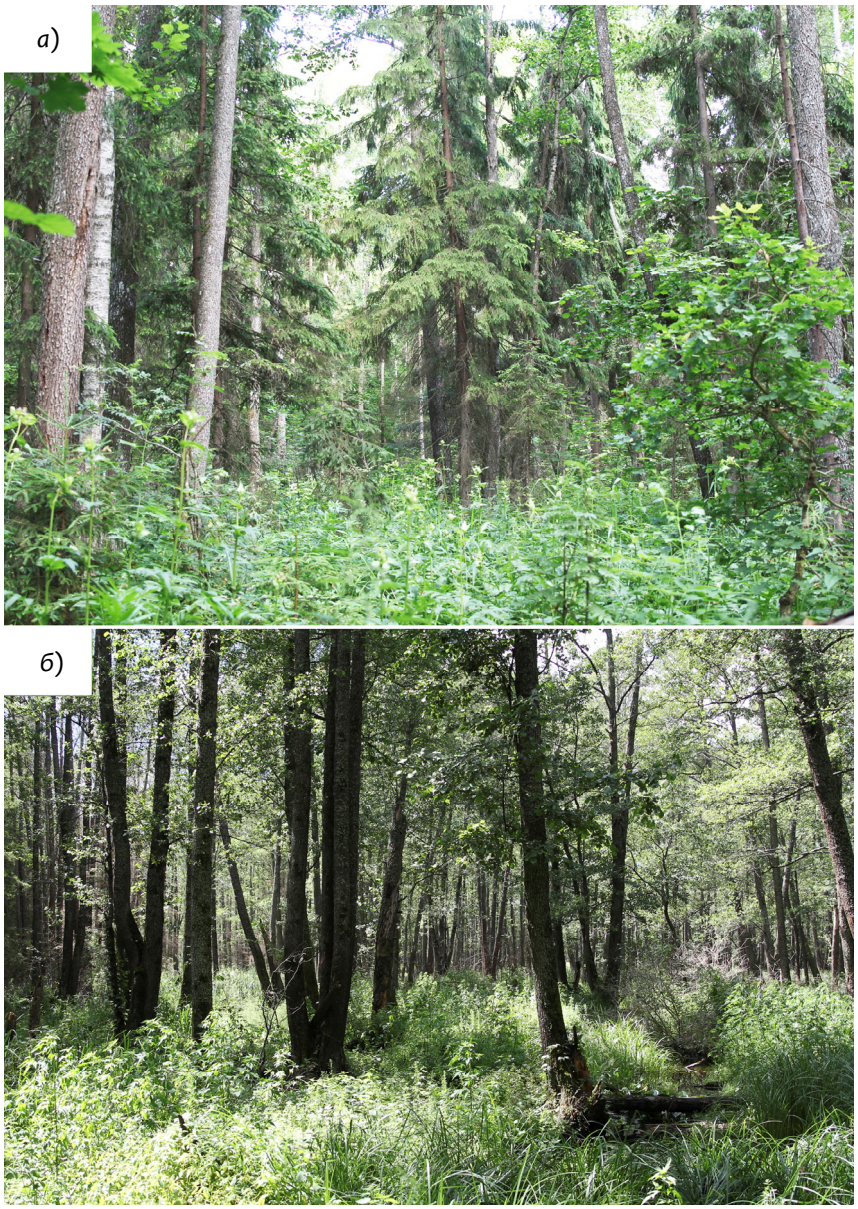


Рис. 1. Объекты исследования – ельник высокотравный (*а*) и ольшаник крапивный (*б*) на низинном болоте в Брянском полесье

Fig. 1. Objects of research – tall herb spruce forest (*a*) and nettle grey alder forest (*b*) on the lowland swamp in the Bryansk Polesie

Первый объект исследования – ельник высокотравный (рис. 1,*а*). Этот тип леса встречается чрезвычайно редко. Небольшой фрагмент ельника (10 га) обнаружен на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Навлинский район, Брянская область), который был организован в 1995 г. на площади 2925 га. Формула древостоя – 4Е 3Б 3Олч+Я+В, где Е – *Picea abies* (L.) Karst., Б – *Betula pubescens* Ehrh., Олч – *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 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., *Padus avium* Mill., *Quercus robur* L., *Salix pentandra* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Tilia cordata* Mill. Ярус подлеска формируют *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill., *Salix cinerea* L. и *Viburnum opulus* L. Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Carex acuta* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Urtica dioica* L. и др.

Второй объект исследования – черноольшаник крапивный (рис. 1,*б*). Этот тип леса доминирует на низинных болотах Брянского полесья. Формула древостоя монодоминантных одновозрастных и одноярусных черноольшаников – 10Олч. Иногда до двух единиц примешивается береза пушистая. Относительная полнота древостоя – 0,6–0,8. Для изучения выбраны ценозы, возраст древостоев в которых 60–70 лет. Это максимальный возраст черноольшаников в эксплуатационных и защитных лесах. Подрост слабо развит и приурочен к древесным кочкам. Его иногда представляют единичные особи *Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior, Padus avium*, *Picea abies, Sorbus aucuparia* и *Ulmus glabra*. Подлесок может состоять из редких особей низкой жизненности *Frangula alnus*, *Salix cinerea*, *Ribes nigrum* L. и *Viburnum opulus*. В густом травяном покрове преобладает *Urtica dioica.* Содоминантом иногда выступает *Phragmites australis.* В сообществах обычны *Carex elongata* L., *C. vesicaria* L., *Equisetum fluviatile* L., *Galium palustre* L., *Iris pseudacorus* L., *Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Solanum dulcamara* L. и др.

Методы исследования. В работе применяли популяционные, геоботанические и картографические методы, а также измеряли освещенность под пологом леса.

Популяционные методы. При исследовании структуры ценопопуляций закладывали пробные площади от 0,25 до 2,00 га. При этом все деревья по высоте делили на две фракции: 1 – до 50 см, 2 – более 50 см. Учет численности первой фракции проводили на площадках 100 м^2 в пятикратной повторности, второй – сплошным пересчетом на всей пробе. У каждой особи дерева оценивали биологический возраст – онтогенетическое состояние с использованием специальных разработок [18–22]. Это состояние обозначали индексами: *p* – проростки, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, g_1, g_2, g_3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные, *s* – сенильные особи. У части растений определяли календарный возраст. Проростки в работе не учитывали, поскольку к середине сезона большинство из них или погибает, или переходит в следующее онтогенетическое состояние. Все данные пересчитаны на 1 га. Заложено 10 пробных площадей, которые охватили основные варианты возобновления деревьев в рассматриваемых типах леса. Тип онтогенетического спектра называли по классификации, предложенной ранее [8, 9].

Геоботанические методы. Геоботанические описания сообществ выполняли на площадках по 100 м^2. Описывали три яруса леса: древостой, подрост и подлесок, травяной покров. Участие видов в сообществе оценивали по шкале Ж. Браун-Бланке [23]. Было сделано по 11 описаний в следующих сообществах: 1) в недавно сформированных окнах ельника высокотравного (парцеллы окон); 2) в парцеллах сомкнутого древостоя; 3) в черноольшанике крапивном. Микрогруппировки растений, которые формируются на микросайтах, описывали на площадках по 0,25 м^2. При этом учтены все виды сосудистых растений, а также определено их участие в сообществе. Каждый тип микрогруппировок описан 11 раз. Геоботанические описания сообществ и микросайтов приведены в диссертации М. В. Горновой [17].

Для оценки видового разнообразия сообществ и микрогруппировок использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность и распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам [11]. Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли как суммарное число видов на 11 площадках, которые относятся к одному типу сообществ или одному варианту микрогруппировок. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [24], понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с

разными типами сообществ. В работе соотношение ЭЦГ определяли по списку всех видов, встреченных на 11 площадках. При этом использовали классификацию ЭЦГ видов сосудистых растений, предложенную для Европейской России [9]. Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова [25].

Картографические методы. Для выявления пространственной структуры ельника и черноольшаника картографировали их биогеоценотические парцеллы в понимании Н. В. Дылиса [26]. При этом использовали GPS-навигатор, с помощью которого определяли от 10 до 20 координат по периметру каждой парцеллы. Парцеллы в ельнике картографировали на площади 2,5 га, а в черноольшанике – на 2,0 га.

Методика составления карт микросайтов, на которых развиваются микрогруппировки растений, зависела от их размеров. Относительно крупные микросайты (древесные кочки, участки переувлажненных почв, валежник, вывальные комли и западины, настил из поверхностных корней деревьев) картографировали на площади 1 га. Их местоположение определяли с помощью GPS-навигатора в 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 м^2: площадь разбивали веревками на квадраты 2×2 м. Для осоковых кочек определяли вид растения и диаметр «тела» кочки. Карты размещения микросайтов, а также парцелл векторизовали в программе MapInfo.

Измерение освещенности под пологом леса. В окнах ельника, под пологом его древостоя, а также в черноольшанике с помощью люксметра LX1010BS изучали световой режим по методике И. С. Малкиной с соавторами [27]. В каждом сообществе закладывали трансекту длиной 40 м, и через каждые 5 м определяли освещенность на уровне травяного покрова. Измерения проводили в июле 2013 г. в безоблачный ясный день с 10:00 до 17:00 через каждый час. Одновременно определяли полную освещенность на поляне, которая не затенялась кронами деревьев. Затем измерения в люксах перевели в проценты от полной освещенности.

Результаты и обсуждение

Ранее проведенные исследования показали, что черноольшаники Брянского полесья без вмешательства человека могут преобразоваться в ельники высокотравные [10, 17, 28–30]. Однако эти сообщества чрезвычайно редки в современном растительном покрове. Это определяется тремя обстоятельствами. Во-первых, они практически полностью исчезли из-за рубок, мелиорации и торфоразработок. Во-вторых, черноольшаники не могут достигнуть финальной (климаксной) стадии в сукцессионном развитии, поскольку согласно приказу Рослесхоза возраст их рубок в эксплуатационных лесах Брянской области установлен в 61 год, а в защитных – в 71 год. В-третьих, для формирования высокотравных ельников необходимо длительное время, в течение которого сменится не менее двух-трех поколений *Picea abies* [10, 28, 29]. Это составляет примерно 200–300 лет. Небольшой фрагмент ельника высокотравного удалось найти на территории памятника природы «Болото Рыжуха».

Ниже приводится характеристика сукцессионного состояния двух типов леса, ельника высокотравного и черноольшаника крапивного, по пяти критериям, которые были перечислены в начале статьи.

Полнота видового состава синузии деревьев

Отечественные фитоценологи показали, что в климаксном сообществе должны присутствовать все виды деревьев, ареалы которых включают район исследования и экологические потребности которых соответствуют рассматриваемому экотопу [8, 9, 31].

Ельник высокотравный. В этом сообществе представлены все восемь видов деревьев, которые потенциально могут произрастать на низинных болотах Брянского полесья: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior, Padus avium*, *Picea abies*, *Salix pentandra*, *Sorbus aucuparia* и *Ulmus glabra*. Геоботаники показали, что эти виды обычны в заболоченных лесах [32–35]. Они способны нормально развиваться на болоте и пройти полный онтогенез от проростков до старых генеративных и сенильных особей [17, 28, 36].

Черноольшаник крапивный. В производных черноольшаниках, которые сформировались на месте высокотравных ельников в результате многократных рубок, видовой состав синузии деревьев чрезвычайно беден. Чаще всего древесную синузию формирует только

один вид – *Alnus glutinosa*. Иногда к нему примешивается *Betula pubescens.* В некоторых сообществах в подросте встречаются единичные особи *Picea abies, Padus avium* и *Sorbus aucuparia.* Внедрение *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra* в большинство черноольшаников крайне проблематично. Это связано с тем, что на значительной территории полесья генеративные особи ясеня и ильма отсутствуют. Эти деревья, обладая повышенной зольностью [37], последние три века активно истреблялись на производство поташа и стекла, а ильм – еще и на лыко [38]. В результате сейчас расстояние между плодоносящими особями этих видов в Брянском полесье стало чрезвычайно большим, иногда превышает 10 км [10, 28]. Известно, что скорость расселения ясеня и ильма составляет всего 2,5–5,0 м в год [39]. При этих скоростях ильм и ясень десятикилометровое расстояние освоят только за одну-две тысячи лет. Это недостижимые сроки для восстановления популяций, поскольку антропогенная деградация лесов идет значительно быстрее.

Анализ синузии деревьев показал, что ельник высокотравный по видовому составу близок к сообществам климаксного типа: в нем представлены все виды деревьев, ареал которых охватывает Брянское полесье и которые способны произрастать на евтрофных болотах. Обедненные черноольшаники, наоборот, находятся лишь на первых этапах сукцессии, поскольку видовой состав их деревьев только начал формироваться.

Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев

Демографы растений показали, что в климаксных сообществах ценопопуляции всех видов деревьев отличаются полночленным составом, в котором представлены все или почти все онтогенетические состояния – от проростков до старых генеративных и сенильных растений. Онтогенетический спектр ценопопуляций деревьев в климаксных лесах относится к левостороннему типу [9, 40]. Абсолютный максимум приходится на проростки и ювенильные растения. По мере взросления деревьев, увеличения их размеров и площади питания последовательно уменьшается численность особей. Полночленный и левосторонний спектр – свидетельство динамически устойчивого состояния ценопопуляций деревьев, при котором осуществляется непрерывный оборот поколений. К этой онтогенетической структуре ценопопуляции деревьев возвращаются после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий [3, 41, 42].

Ельник высокотравный. В этом сообществе виды деревьев по особенностям ценопопуляционной структуры можно разделить на четыре группы. Первую группу представляют *Alnus glutinosa* и *Picea abies*. Они занимают устойчивое положение в изучаемом сообществе. Их ценопопуляции характеризуются высокой численностью особей, а также полночленной и левосторонней онтогенетической структурой (рис. 2, *I*). Благодаря этому в популяциях ольхи и ели осуществляется непрерывный оборот поколений. В рассматриваемом ценозе численность ели почти в два раза больше, чем ольхи. Последнее, видимо, определяется большей теневыносливостью елового подроста [37, 43].

Вторая группа сформирована одним видом – *Betula pubescens*. Структура ценопопуляций березы – регрессивно-инвазионного типа: в большом числе присутствуют старые генеративные деревья, немного представлено молодых и средневозрастных генеративных особей, подрост сформирован только ювенильными растениями (рис. 2, *II*). Освещенность под пологом елового древостоя составляет всего 2 % от полной. При такой низкой освещенности развитие березы останавливается в ювенильном состоянии и она через год-другой погибает [43–45]. Из-за этого в онтогенетическом спектре березы отсутствуют имматурные и виргинильные особи. Однако с появлением подходящего окна в верхнем пологе леса и с увеличением освещенности подрост березы может выйти в ярус древостоя и пройти весь онтогенез.

К третьей группе относятся *Padus avium* и *Sorbus aucuparia.* Онтогенетическая структура ценопопуляций черемухи и рябины – инвазионного типа: в спектре представлены прегенеративные и молодые генеративные растения (рис. 2, *III*). Относительно большая численность их популяций поддерживается постоянным пополнением особями семенного и вегетативного происхождения. Инвазионные популяции черемухи и рябины находятся в стадии становления, и по мере улучшения фитоценотических условий (образования окон) способны сформировать нормальную полночленную и левостороннюю структуру.

Четвертую группу образуют *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*. Онтогенетическая структура их ценопопуляций – фрагментарного типа: в спектре представлены единичные особи одного или двух возрастных состояний – имматурного и/или виргинильного (рис. 2, *IV*). Это свидетельствует об эпизодическом приживании растений из семян, которые заносят птицы и ветер из соседних сообществ [46–48]. Однако появляющийся подрост дуба, липы и

клена из-за напряженных экологических условий погибает в имматурном или виргинильном состояниях. Молодые особи ясеня и вяза, наоборот, обладая большей терпимостью к затоплению и переувлажненному субстрату [49, 50], способны достигнуть верхнего яруса и приступить к плодоношению. Об этом свидетельствуют отдельные генеративные деревья ясеня и ильма, встреченные на болоте. Можно ожидать, что по мере накопления в сообществе плодоносящих особей в популяциях ясеня и ильма сформируется устойчивый оборот поколений.

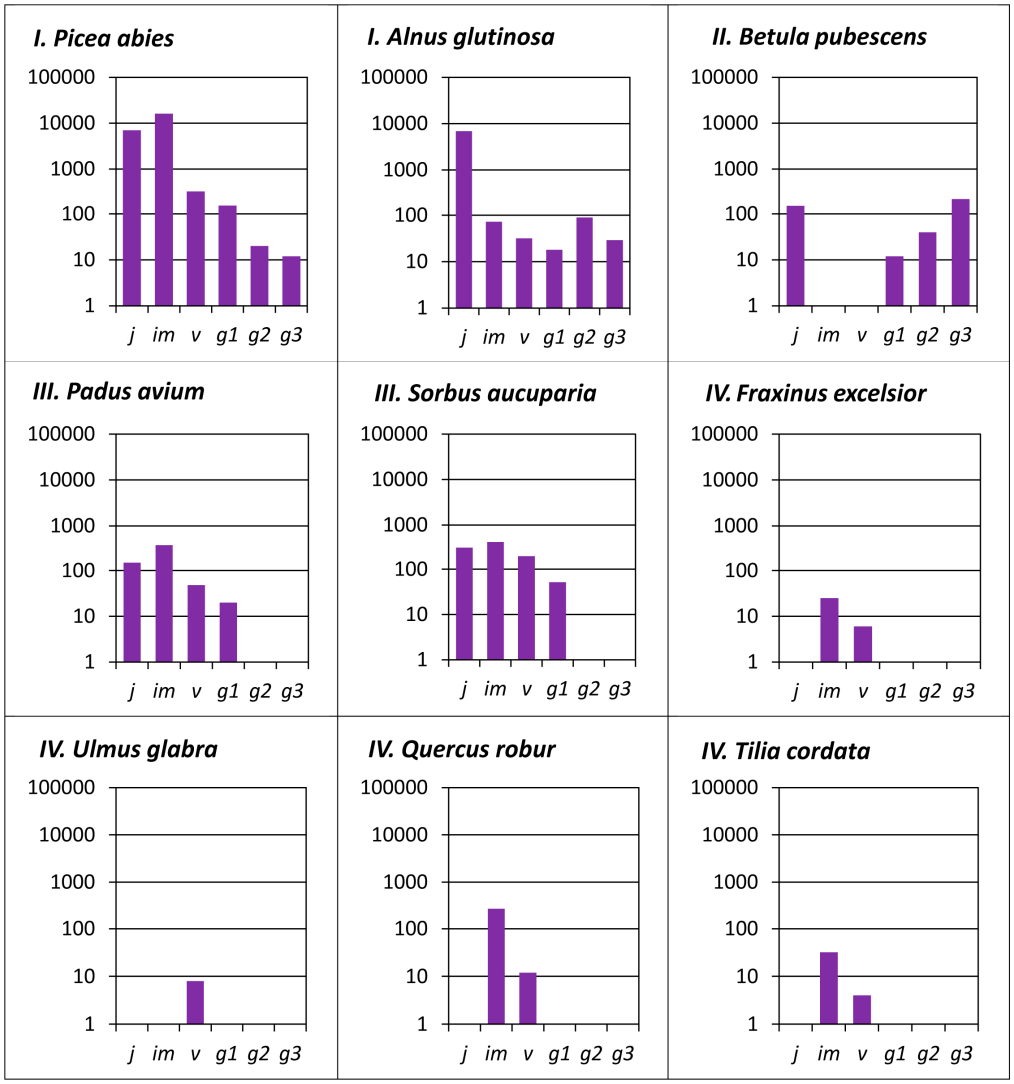


Рис. 2. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев в ельнике высокотравном на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Римские цифры – тип онтогенетического спектра: *I* – полночленный левосторонний (нормальный), *II* – регрессивно-инвазионный, *III* – инвазионный, *IV* – фрагментарный. По оси x – онтогенетические состояния, по оси y – число особей на 1 га в логарифмическом масштабе

Fig. 2. Ontogenetic structure of tree species cenopopulations in the tall herb spruce forest on the lowland swamp, the Nature Monument "Boloto Ryzhukha". Roman numerals – the type of ontogenetic spectrum: I – complete left-sided (normal), II – regressive-invasive, III – invasive, IV – fragmentary. On the X axis there are ontogenetic states, on the Y axis there is a number of stems per hectare, presented by the logarithmic scale

Черноольшаник крапивный. В этих сообществах онтогенетические спектры ценопопуляций *Alnus glutinosa* прерывисто неполночленные (рис. 3, *I*). Основную часть популяции составляют молодые и средневозрастные генеративные особи. В Брянском полесье ольха не доживает до старого генеративного и сенильного состояний, поскольку возраст рубки этого дерева установлен в 60–70 лет. Молодое поколение ольхи, представленное проростками и ювенильными особями, эпизодически приживается на немногочисленном валежнике. Однако подрост, как правило, не развивается до имматурного состояния. Основная причина гибели – низкая освещенность под пологом взрослых особей (3–5 % от полной). При такой освещенности слаботеневыносливая ольха отмирает на третий-четвертый год. В результате в

большинстве ценопопуляций ольхи отсутствуют имматурные и виргинильные особи.

Светолюбивая *Betula pubescens* внедряется в сомкнутые черноольшаники только через сплошные вырубки, приживаясь на пнях и древесных кочках, которые остались после срубленных деревьев. К 60–70 годам ценопопуляции березы становятся регрессивными, поскольку состоят исключительно из старых генеративных особей, а молодые растения из-за низкой освещенности отсутствуют (рис. 3, *II*). Структура ценопопуляций теневыносливых видов деревьев (*Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia* и *Ulmus glabra*) в ольшаниках зависит от дальности расположения источников их семян. Если генеративные деревья находятся рядом с черноольшаником, то в сообщество поступает большое число семян, и здесь формируются ценопопуляции инвазионного типа со значительным числом особей (рис. 3, *III*). В случае расположения плодоносящих деревьев на удалении 500–1000 м образуются ценопопуляции преимущественно фрагментарного типа, которые представлены единичными особями одного или двух онтогенетических состояний (рис. 3, *IV*). Когда источник семян оказывается на расстоянии свыше одного километра, то в черноольшаниках подрост теневыносливых видов деревьев, как правило, отсутствует.

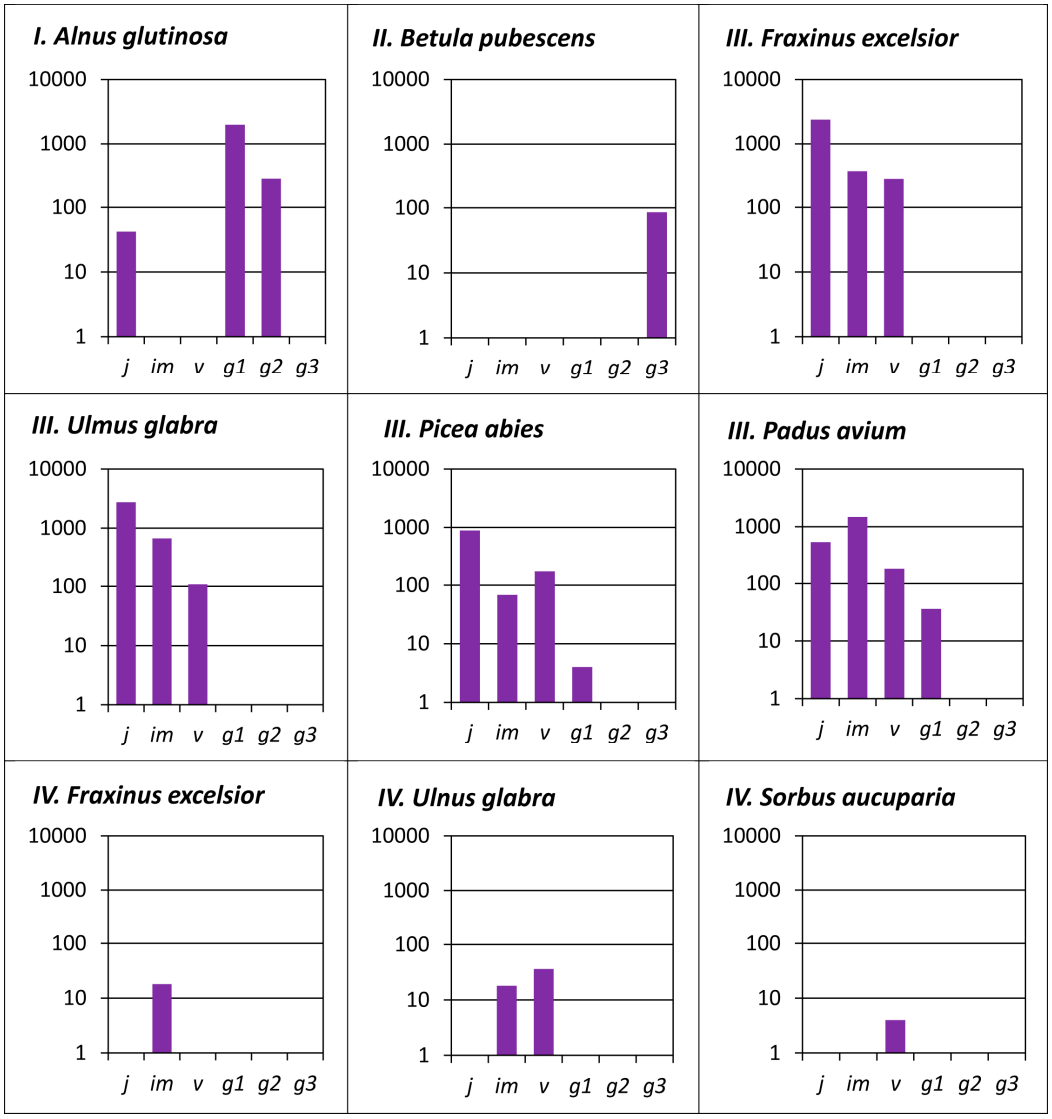


Рис. 3. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев в черноольшанике крапивном на низинном болоте. Заповедник «Брянский лес». Римские цифры – тип онтогенетического спектра: *I* – прерывисто неполночленный, *II* – регрессивный, *III* – инвазионный, *IV* – фрагментарный. По оси x – онтогенетические состояния, по оси y – число особей на 1 га в логарифмическом масштабе

Fig. 3. Ontogenetic structure of tree species cenopopulations in the nettle grey alder forest on lowland swamps, Bryansky Les State Nature Reserve. Roman numerals –type of ontogenetic spectrum: I – discontinuous incomplete, II – regressive-invasive, III – invasive, IV – fragmentary. On the X axis there are ontogenetic stages, on the Y axis there is a number of stems per hectare, presented by the logarithmic scale

Ценопопуляционный анализ выявил разную степень сукцессионной продвинутости рассматриваемых сообществ. Ельник высокотравный в сукцессионном развитии находится ближе к климаксному состоянию. Об этом свидетельствует полночленная и левосторонняя структура ценопопуляций *Alnus glutinosa* и *Picea abies* – основных эдификаторов в лесах на низинных болотах. Черноольшаники крапивные, наоборот, находятся на первых этапах восстановления, поскольку в популяциях всех видов деревьев отсутствует устойчивый оборот поколений.

Парцеллярная структура сообщества

По представлениям отечественных биоценологов климаксное лесное сообщество – это сукцессионная мозаика разновозрастных асинхронно развивающихся окон, где каждое окно соответствует биогеоценотической парцелле в понимании В. Н. Дылиса [26]. Парцеллы (окна) возникают на месте вывалов одного или нескольких деревьев. Постоянное образование окон – необходимое условие для поддержания непрерывного возобновления в популяциях деревьев [4, 8, 13, 31, 51].

Ельник высокотравный. В горизонтальной структуре высокотравного ельника выделяется два варианта парцелл: 1) парцеллы окон; 2) парцеллы сомкнутого древостоя (рис. 4). Они отличаются экологическим режимом, онтогенетической (возрастной) структурой популяционных локусов деревьев и видовым составом растений.

Парцеллы окон. Эти парцеллы представляют собой начальные этапы зарастания окон, которые образуются на месте вывалов деревьев. Они недавно сформировались, здесь отсутствует древостой (рис. 4,*а*,*б*). Площадь одного окна – от 30 до 300 м^2, в среднем это 140 м^2. В сумме парцеллы окон занимают 26 % территории сообщества (рис. 5,*а*). Средняя освещенность в окнах на уровне травяного покрова относительно большая – 41 % от полной (табл. 1). Это связано с низкой сомкнутостью (0,1–0,6) подроста деревьев, который состоит из светолюбивых (*Betula pubescens, Salix pentandra*) и теневыносливых (*Picea abies, Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra, Padus avium*, *Sorbus aucuparia*) видов. Перечисленные деревья формируют молодые популяционные локусы, которые состоят в основном из имматурных и виргинильных особей.

Таблица 1

Освещенность (% от полной) в ельнике высокотравном и в ольшанике крапивном на уровне травяного покрова

Table 1

Luminance (% of total luminance in the open space) in the tall herb spruce forest and in the nettle black alder forest at the level of the ground vegetation

Показатели освещенности	Ельник высокотравный		Ольшаник крапивный
	Парцеллы окон	Парцеллы сомкнутого древостоя	
Средняя освещенность в течение дня, $M \pm m_M$	41,3±5,77	2,1±0,28	4,2±0,31
Диапазон освещенности в течение дня	13,2–60,2	0,9–2,9	2,7–5,2
Средняя освещенность с 10:00 до 11:00[1]	30,6	0,9	2,7
Средняя освещенность с 11:00 до 12:00	46,2	2,4	3,9
Средняя освещенность с 12:00 до 13:00	43,6	2,5	5,2
Средняя освещенность с 13:00 до 14:00	43,7	2,5	5,0
Средняя освещенность с 14:00 до 15:00	60,2	2,9	4,3
Средняя освещенность с 15:00 до 16:00	51,5	2,4	4,1
Средняя освещенность с 16:00 до 17:00	13,2	1,3	4,4

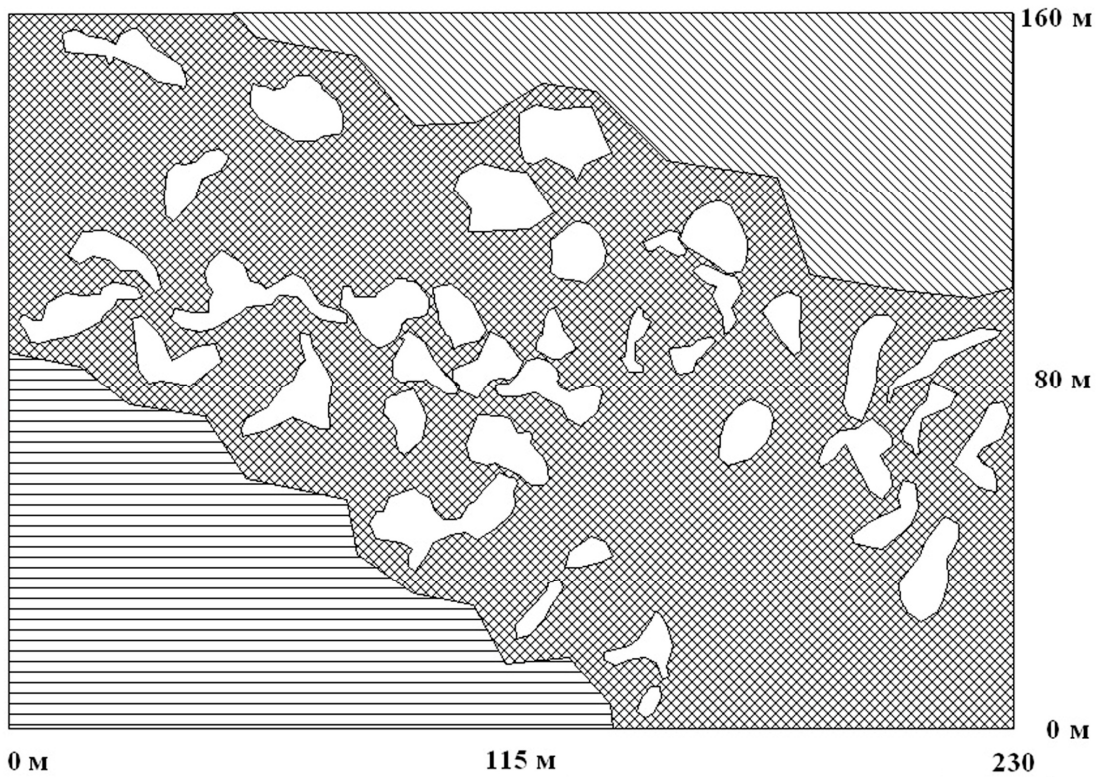
П р и м е ч а н и е. M – среднее арифметическое значение, m_M – стандартная ошибка среднего. [1] – во всех сообществах в каждом интервале времени выполнено по восемь измерений освещенности.

В окнах благодаря высокой освещенности проективное покрытие яруса трав достигает 100 %, а показатели видовой насыщенности и видового богатства характеризуются наибольшими значениями. Так, на 100 м^2 насчитывается в среднем 63 вида сосудистых растений, а на 11 площадках встречено 116 видов (табл. 2). Для этих парцелл характерно существенное участие видов травяно-болотной, влажнолуговой и черноольховой групп (табл. 3). Это проявляется в больших значениях встречаемости видов, а также их покрытия. Окна на

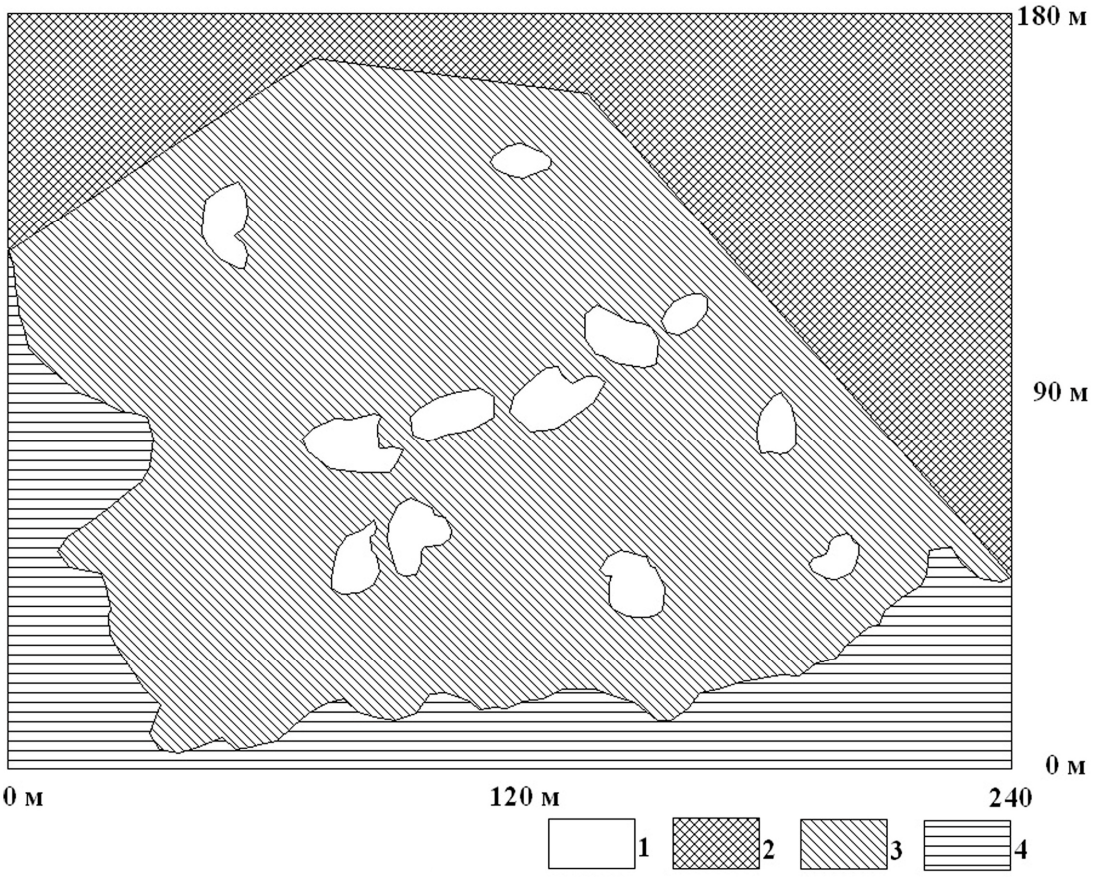
первых этапах зарастания – благоприятные места для развития высокотравья: *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Athyrium filix-femina*, *Carex acuta*, *Cirsium oleraceum*, *Eupatorium cannabinum* L., *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria* L., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ., *Phragmites australis*, *Polygonum bistorta* L., *Polemonium caeruleum* L., *Urtica dioica*, *Valeriana officinalis* L. и др. (см. рис. 4,*а*).

Рис. 4. Ельник высокотравный: *а* – парцелла окна с цветущим высокотравьем *Cirsium oleraceum* и *Filipendula ulmaria*; *б* – окно в ярусе древостоя; *в* – парцелла сомкнутого древостоя

Fig. 4. Tall herb spruce forest: *а* – the treefall gap parcel with the flowering tall herbs *Cirsium oleraceum* and *Filipendula ulmaria*; *б* – the treefall gap in the tree canopy; *в* – the parcel of closed canopy



а)



б)

Рис. 5. Парцеллы окон в ельнике высокотравном (*а*) и в черноольшанике крапивном (*б*):
1 – парцеллы окон; *2* – ельник высокотравный; *3* – ольшаник крапивный; *4* – березняк неморального состава

Fig. 5. Treefall gap parcels in the tall herb spruce forest (*a*) and in the nettle black alder forest (*б*):
1 – treefall gap parcels; *2* – tall herb spruce forest; *3* – nettle black alder forest; *4* – nemoral birch forest

Парцеллы сомкнутого древостоя. Эти парцеллы представлены окнами, которые находятся на конечных этапах зарастания древостоем (рис. 4,*в*). В них сформированы сомкнутые группировки взрослых деревьев, которые состоят из средневозрастных и старых генеративных особей *Picea abies, Alnus glutinosa, Betula pubescens.* Иногда в древостое встречаются *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra.* В этих парцеллах границу между ярусами древостоя и подроста трудно провести, поскольку популяции ели и ольхи абсолютно разновозрастны и заполняют все пространство по вертикали. Условная сомкнутость яруса подроста 0,5–0,8. Он включает молодое поколение деревьев верхнего яруса, а также подрост *Padus avium* и *Sorbus aucuparia.* В этих парцеллах отмечены неболотные виды деревьев – *Quercus robur*, *Acer platanoides* и *Tilia cordata*. Они приживаются исключительно на древесных кочках и не доживают до генеративного состояния. Средняя освещенность под пологом древостоя и подроста на уровне травяного покрова – всего 2 % от полной (см. табл. 1). Площадь парцелл сомкнутого древостоя – от 200 до 500 м^2. В сумме они занимают 74 % территории.

Таблица 2

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений в ельнике высокотравном и в черноольшанике крапивном

Table 2

Parameters of vascular species diversity in the tall herb spruce forest and in the nettle black alder forest

Показатели разнообразия	Ельник высокотравный		Ольшаник крапивный
	Парцеллы окон	Парцеллы сомкнутого древостоя	
Среднее число видов на площадке, $M \pm m_M$	63±0,8	60±1,0	24±1,7
Диапазон числа видов на площадке	59–68	55–67	16–33
Число видов на 11 площадках	116	103	79

П р и м е ч а н и е. Число описаний каждого сообщества – 11. Размер площадок, на которых делали описания – 100 м^2. M – среднее арифметическое значение, m_M – стандартная ошибка среднего.

В парцеллах, представленных сомкнутым древостоем, из-за низкой освещенности проективное покрытие яруса трав относительно небольшое (50–80 %), а показатели видовой насыщенности и видового богатства характеризуются несколько меньшими значениями, чем в окнах. На 100 м^2 насчитывается в среднем 60 видов сосудистых растений, а на 11 площадках встречено 103 вида (см. табл. 2). Некоторое сокращение видового разнообразия связано с меньшим участием светолюбивых видов из черноольховой, травяно-болотной и влажнолуговой групп (см. табл. 3). Высокотравье в этих парцеллах угнетено и разрежено. Однако по сравнению с окнами в этих парцеллах выше участие теневыносливых видов неморальной и бореальной групп. Из неморальных видов отмечены *Aegopodium podagraria* L., *Convallaria majalis* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L., *Paris quadrifolia* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viola mirabilis* L. и др. Среди бореальных видов встречаются *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Circaea alpina* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L. и др.

Со временем древостой в сомкнутых парцеллах стареет и вываливается. На его месте снова формируются окна, в которых приживается и развивается следующее поколение деревьев. Благодаря чередованию во времени и пространстве парцелл в виде окон и парцелл в виде сомкнутого древостоя в сообществе поддерживаются популяции светолюбивых и теневыносливых видов растений.

Черноольшаник крапивный. В производных 60 и 70-летних ольшаниках, которые сформировались на месте вырубленных высокотравных ельников, парцеллярная структура, как правило, слабо выражена (рис. 5,*б*). Рубки изменили пространственную структуру сообщества. Доминант яруса древостоя, *Alnus glutinosa*, образует сплошной и выровненный полог с сомкнутостью крон 0,8–0,9. Окна в верхнем пологе в основном отсутствуют. Это связано с тем, что в ценопопуляциях ольхи еще не сформировались старые генеративные и сенильные деревья, которые падают и образуют прогалины (окна) в ярусе древостоя. В результате в черноольшаниках, образованных молодыми и средневозрастными генеративными деревьями, средняя освещенность на уровне травяного покрова составляет всего 4 % от полной (см. табл. 1). Низкое световое довольствие не позволяет подросту ольхи и других видов выйти в ярус древостоя.

Таблица 3

Число видов (и доля в %) эколого-ценотических групп растений в ельнике высокотравном и в черноольшанике крапивном

Table 3

Ecological-coenotic structure of the tall herb spruce forest and the nettle black alder forest (number [%] of vascular plant species on the 11 sample plots)

Эколого-ценотические группы	Ельник высокотравный		Ольшаник крапивный
	Парцеллы окон	Парцеллы сомкнутого древостоя	
Бореальная лесная	12 (10,3)	14 (13,6)	7 (8,9)
Боровая	2 (1,7)	3 (2,9)	–
Неморальная лесная	26 (22,4)	27 (26,2)	4 (5,1)
Черноольховая лесная	19 (16,4)	17 (16,5)	19 (24,0)
Черноольховая опушечная	7 (6,1)	5 (4,9)	3 (3,8)
Травяно-болотная	24 (20,7)	18 (17,5)	35 (44,3)
Влажно-луговая	23 (19,8)	16 (15,5)	8 (10,1)
Прибрежно-водная	–	–	3 (3,8)
Сухолуговая	3 (2,6)	2 (1,9)	–
Адвентивная	–	1 (1,0)	–

П р и м е ч а н и е. Число описаний каждого сообщества – 11. Размер площадок, на которых делали описания – 100 м^2.

Исследование парцеллярной структуры сообществ показало, что в ельнике высокотравном сформирована внутриценотическая система асинхронно развивающихся окон, которые образуются на месте вывалов старых деревьев. Эта система обеспечивает устойчивое возобновление ели и ольхи, а также поддерживает в травяном покрове светолюбивые и теневыносливые виды. В производных черноольшаниках к 60–70 годам все еще отсутствует внутриценотическая гетерогенность, которая необходима для обеспечения устойчивого оборота поколений в популяциях деревьев.

Разнообразие микросайтов в почвенном покрове

Исследования слабонарушенных лесов показали, что сообщества, которые длительное время развивались без вмешательства человека, отличаются развитой системой микросайтов в почвенном покрове [13, 52–55]. Микросайты – это элементы внутрипарцеллярной неоднородности почвенного покрова. В лесах на водоразделах микросайты создают роющие животные (кабаны, кроты, мелкие мышевидные грызуны), а также вывалы деревьев. На месте вывалов формируется валежник разной степени разложения, вывальные ямы и бугры. Размеры микросайтов сравнительно небольшие, от нескольких квадратных дециметров до нескольких квадратных метров. Время их существования относительно короткое, от одного до нескольких десятков лет [56]. На разных типах микросайтов формируются уникальные микрогруппировки растений и животных (микроценозы), благодаря которым поддерживается высокое видовое разнообразие сообществ [57, 58].

Ельник высокотравный. В этом сообществе развита система микросайтов биогенного происхождения [59–61]. Микросайты представлены валежником на разных стадиях разложения, разновозрастными осоковыми кочками, вывальными западинами (ямами) и буграми, настилом (каркасом) из поверхностных корней деревьев, черноольховыми кочками и приствольными повышениями (рис. 6, 7). Биогенные микросайты перекрывают переувлажненную торфяную почву на значительной площади – 80 % и более (табл. 4). Эти микросайты в сравнении с переувлажненными торфяными почвами отличаются меньшей избыточностью увлажнения, лучшей аэрированностью субстрата, а также реже подвергаются затоплению во время половодья [61]. В результате формируются контрастные по экологическим условиям микроместообитания. Это обеспечивает совместное существование в сообществе растений разных эколого-ценотических групп. Переувлажненные торфяные почвы, вывальные западины, осоковые кочки и валежник поддерживают в сообществе черноольховые, травяно-болотные и влажно-луговые растения. Черноольховые кочки, настил из поверхностных корней деревьев и приствольные повышения создают благоприятные условия для видов неморальной и бореальной групп. Неморальную группу представляют *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum* L., *Convallaria majalis*, *Elymus caninus* (L.) L., *Festuca gigantea*,

Geranium robertianum L., *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Ulmus glabra*, *Viburnum opulus*, *Viola mirabilis* и др. (рис. 7). Бореальная группа состоит из *Circaea alpina*, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Picea abies*, *Pyrola rotundifolia, Rubus idaeus* L., *R. saxatilis* L., *Trientalis europaea* и др.

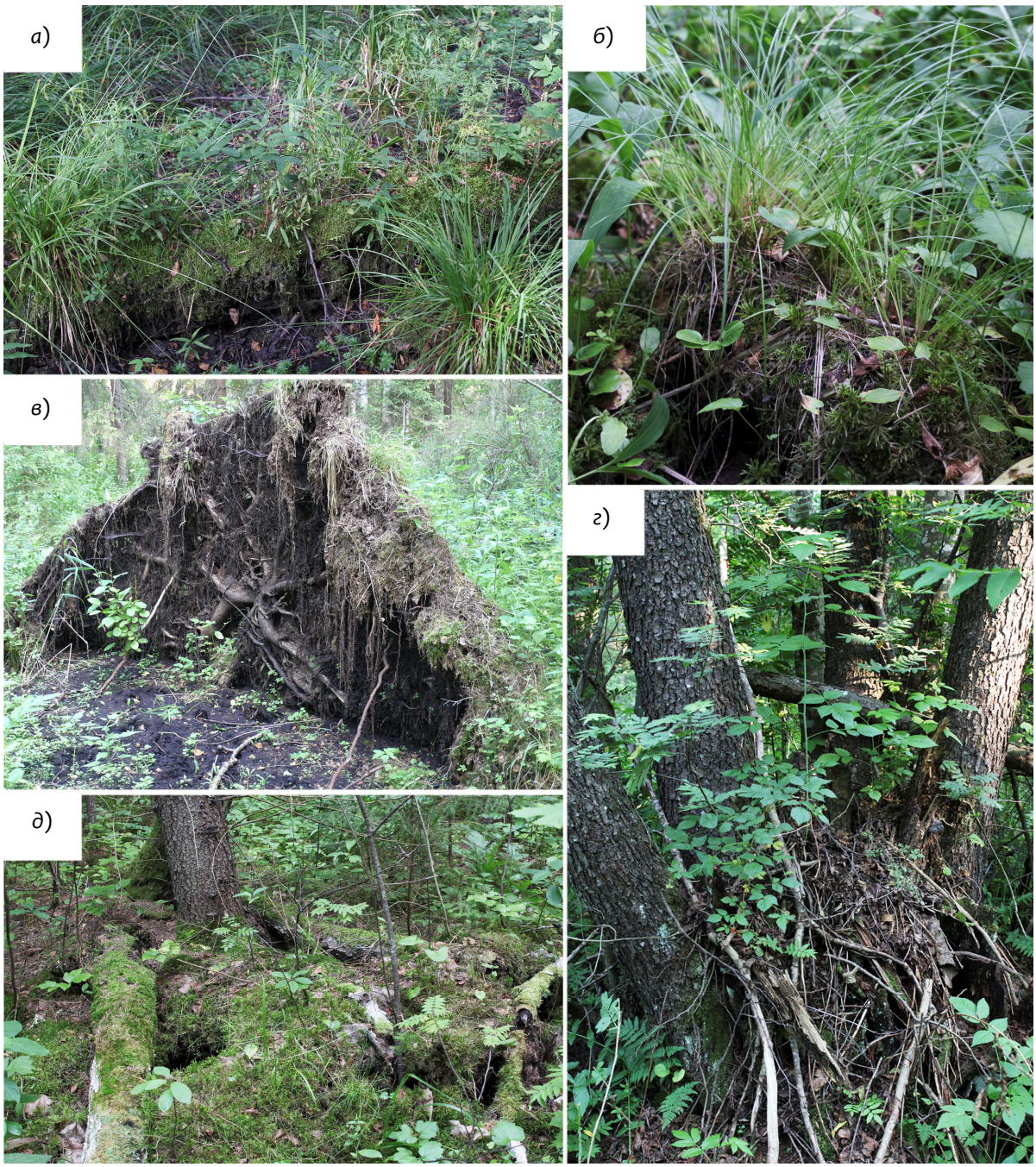


Рис. 6. Микросайты биогенного происхождения в ельнике высокотравном: *а* – валежник на промежуточном этапе разложения с *Carex elongata*, *Comarum palustre*, *Carex elongata* и др.; *б* – старая кочка *Carex cespitosa*, на которой поселились *Maianthemum bifolium* и *Pyrola rotundifolia* и др.; *в* – вывальный бугор и западина с проростками и ювенильными особями *Cardamine amara* L., *Cirsium oleraceum*, *Galium palustre* и др.; *г* – кочка черной ольхи с *Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia* и др.; *д* – приствольное повышение, на котором прижились *Sorbus aucuparia, Frangula alnus, Viburnum opulus, Ligularia sibirica* и др.

Fig. 6. Microsites of biogenic origin in the tall herb spruce forest: *a* – fallen log of middle stage of wood decomposition with *Carex elongata*, *Comarum palustre*, *Carex elongata* and other species; *б* – old *Carex cespitosa* tussock with *Maianthemum bifolium* and *Pyrola rotundifolia* and other species; *в* – treefall mound and pit with seedling and juvenile individuals of *Cardamine amara* L., *Cirsium oleraceum*, *Galium palustre* and other species; *г* – black alder hummock with *Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia* and other species; *д* – elevated base of tree with *Sorbus aucuparia, Frangula alnus, Viburnum opulus, Ligularia sibirica* and other species

Рис. 7. *Asarum europaeum* (*а*) и *Cypripedium calceolus* (*б*) прижились на каркасе (настиле) из поверхностных корней деревьев в ельнике высокотравном на низинном болоте

Fig. 7. *Asarum europaeum* (*a*) and *Cypripedium calceolus* (*б*) grow on substrate composed of the surface tree roots in the tall herb spruce forest on lowland swamps

Таблица 4

Доля (%) площади микросайтов в почвенном покрове в разных типах леса на низинном болоте [61]

Table 4

Area ratio (%) of different microsites in the soil cover of different forest types on lowland swamps [61]

Типы микросайтов	Тип леса	
	Ельник высокотравный	Черноольшаник крапивный
Переувлажненные торфяные почвы	13,3	74,7
Вывальные ямы (западины)	1,0	0,2
Осоковые кочки	0,1	0,3
Валежник	3,1	1,4
Настил из поверхностных корней деревьев	38,2	5,2
Черноольховые кочки	8,4	14,6
Приствольные повышения	35,2	3,5
Вывальные бугры	0,7	0,1

Сформированная система микросайтов – необходимое условие для поддержания популяций редких видов [61–63]. Так, на приствольных повышениях приживаются *Cypripedium calceolus* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., на каркасе из поверхностных корней – *Corallorrhiza trifida* Chatel., *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Daphne mezereum* L., *Ligularia sibirica, Listera ovata* (L.) R. Br. и *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., на черноольховых кочках – *Daphne mezereum* L. *Melandrium dioicum* предпочитает развиваться 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 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 кочки (многоствольные образования) других видов деревьев. Стареющие и выпадающие стволы деревьев – это следующая генерация валежника. Таким образом, нормальный оборот поколений в популяциях деревьев – одно из необходимых условий для поддержания системы микросайтов в почвенном покрове и значительного видового разнообразия ельников высокотравных.

Черноольшаник крапивный. При сплошных рубках на месте высокотравных ельников формируются монодоминантные черноольшаники. В этих сообществах три четверти площади почвенного покрова занимает переувлажненная торфяная почва (см. табл. 4). Экологическая ситуация на значительном пространстве сообщества неблагоприятна 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 [61].

Изучение микросайтов показало, что в почвенном покрове ельника высокотравного сформирована система биогенных микросайтов. Эта система обеспечивает устойчивое существование в сообществе видов разных эколого-ценотических групп от травяно-болотных, черноольховых и влажно-луговых до неморальных и бореальных. Во вторичных черноольшаниках к 60–70 годам все еще не развита система микросайтов. Из-за этого видовой состав их напочвенного покрова ограничен в основном видами травяно-болотной и черноольховой групп.

Полнота видового состава и эколого-ценотического разнообразия сосудистых растений

Геоботаники установили, что климаксные сообщества, которые в течение нескольких поколений деревьев развивались самопроизвольно, отличаются бóльшим видовым и эколого-ценотическим разнообразием, чем производные ценозы, которые относительно недавно сформировались на месте рубок и представлены первым поколением позднесукцессионных деревьев [13, 64–66]. Значительное видовое разнообразие климаксных ценозов исследователи связывают с тем, что в сообществах развита парцеллярная (оконная) структура, а также сформирована система микросайтов в почвенном покрове.

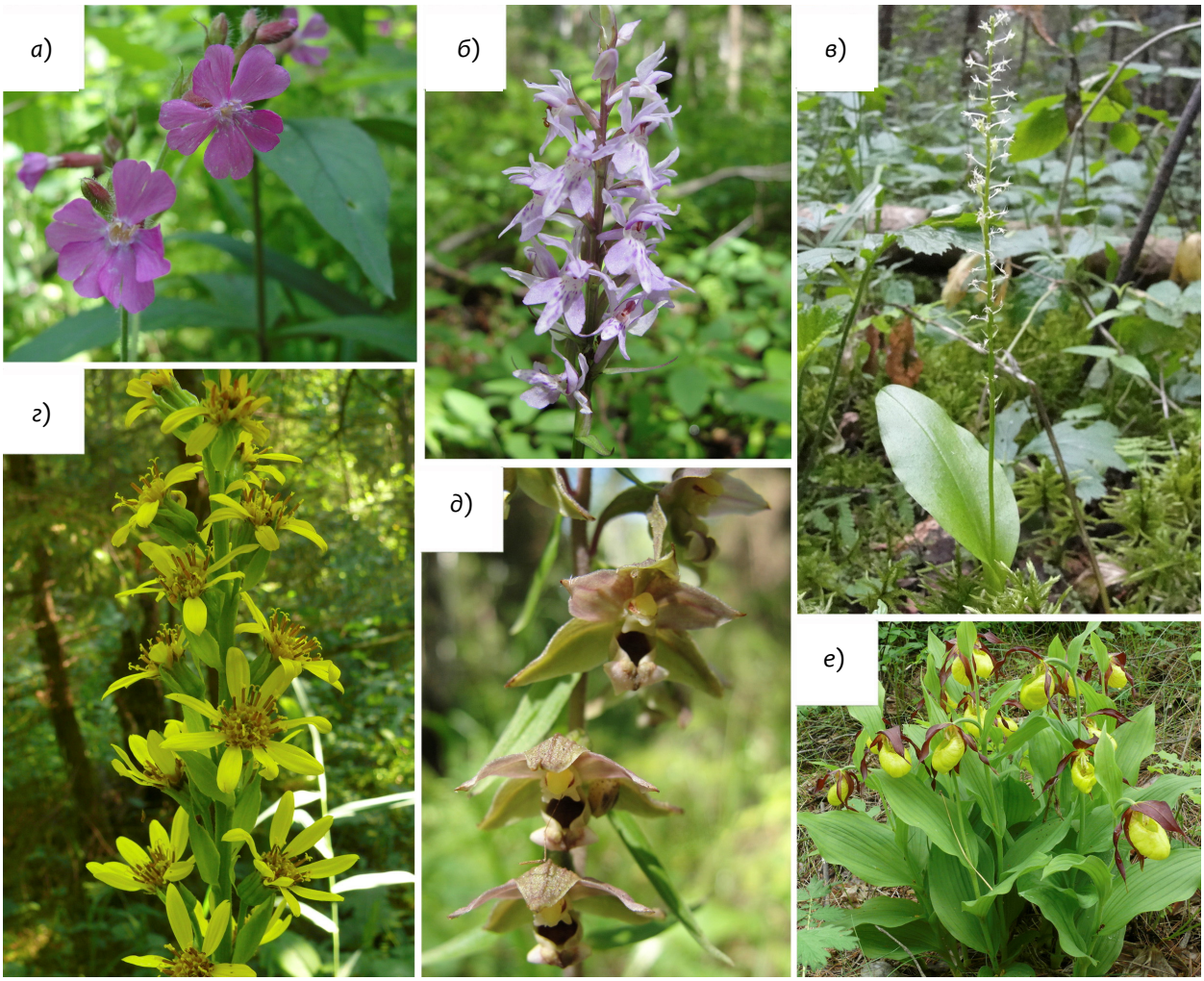


Рис. 8. Редкие виды растений в ельнике высокотравном: *а* – Melandrium dioicum; *б* – Dactylorhiza fuchsii; *в* – Malaxis monophyllos; *г* – Ligularia sibirica; *д* – Epipactis helleborine; *е* – Cypripedium calceolus

Fig. 8. Rare plant species in the tall herb spruce forest: *а* – Melandrium dioicum; *б* – Dactylorhiza fuchsii; *в* – Malaxis monophyllos; *г* – Ligularia sibirica; *д* – Epipactis helleborine; *е* – Cypripedium calceolus

Ельник высокотравный. Геоботанические описания показали, что эти сообщества отличаются значительным видовым разнообразием (см. табл. 2). Это свидетельствует о том, что высокотравные ельники по крайней мере в течение двух поколений ели развивались в спонтанном режиме без вмешательства человека. За это время в сообществе сформировалась система асинхронно развивающихся окон и восстановилась структура микросайтов. В результате ельники высокотравные по сравнению с черноольшаниками отличаются более широким эколого-ценотическим составом растений: наряду с травяно-болотными и черноольховыми видами отмечаются боровые (*Chimaphila umbellata*, *Pinus sylvestris* L., *Rubus idaeus*) и сухолуговые (*Fragaria vesca* L., *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Prunella vulgaris* L.) растения. В ельниках значительно больше представлено видов в составе бореальной, неморальной и влажно-луговой групп (см. табл. 3). Важный признак хорошо сохранившегося сообщества, в т.ч. климаксного – это большое число редких видов растений [30]. В ельнике высокотравном обнаружили 18 редких видов сосудистых растений, часть из которых занесена в Красную книгу Брянской области [68, 69]: *Angelica palustris* (Boiss.) Hoffm., *Carex disticha* Huds., *C. loliacea* L., *Chimaphila umbellata*, *Corallorrhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Daphne mezereum*, *Epipactis helleborine*, *Juniperus communis* L., *Ligularia sibirica*, *Listera ovata*, *Malaxis monophyllos*, *Melandrium dioicum*, *Neottia nidus-avis*, *Ophioglossum vulgatum* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Trisetum sibiricum* Rupr. Недаром анализ литературы показал, что видовое разнообразие рассматриваемого сообщества существенно выше по сравнению с другими типами леса на евтрофных болотах Брянского полесья [32, 33, 67].

Черноольшаник крапивный. Геоботанические описания свидетельствуют, что видовая насыщенность черноольшаников в два с половиной раза меньше, чем высокотравных ельников, а видовое богатство – в полтора раза (см. табл. 2). Относительно низкое видовое разнообразие черноольшаников – это следствие сукцессионной молодости сообществ. О начальном этапе восстановления ценозов свидетельствует сомкнутый и выровненный ярус древостоя ольхи, в котором отсутствуют большие вывальные окна с высокой освещенностью (40 % от полной и более). Эти светлые окна необходимы для поддержания синузии высокотравья. Однако освещенность под сомкнутым пологом черной ольхи низкая (см. табл. 1). В результате видовой состав высокотравья меньше на 20 % по сравнению с ельниками. Участие в сообществе сохранившихся видов высокотравья минимально. Об этом свидетельствуют низкие баллы их встречаемости и обилия. При этом в травяном покрове часто доминирует один вид из высокотравья – теневыносливая *Urtica dioica*. О сукцессионной молодости сообщества свидетельствует также отсутствие развитой системы микросайтов в почвенном покрове. Эта система необходима для поддержания в сообществе видов разных эколого-ценотических групп. Если в ельнике высокотравном насчитывается девять эколого-ценотических групп, то в производных ольшаниках – только семь (см. табл. 3). При этом в ценозах с разрушенной системой микросайтов существенно сокращен видовой состав отдельных эколого-ценотических групп: число неморальных видов меньше в восемь раз, влажно-луговых – в три раза, а бореальных – в два раза. Геоботанические исследования, проведенные разными авторами, показали, что в производных черноольшаниках редкие и охраняемые виды растений, как правило, отсутствуют. Лишь иногда можно встретить уязвимый вид *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. [32, 35, 36, 67, 70].

Значительное видовое и эколого-ценотическое разнообразие ельника высокотравного свидетельствует о том, что это сообщество длительное время, возможно, в течение нескольких поколений ели, существовало без катастрофического воздействия человека. Небольшое видовое разнообразие черноольшаников – это признак того, что сообщество находится на первых этапах восстановления после недавних сплошных рубок, и в нем не сформировались условия, необходимые для активного внедрения видов из соседних сообществ.

Заключение

Оценка сукцессионного состояния показала, что ельники высокотравные, в отличие от черноольшаников, близки к сообществам климаксного типа. Об этом свидетельствуют следующие признаки ценоза. Во-первых, в ельниках представлены все виды деревьев, ареал которых охватывает Брянское полесье и которые способны произрастать на низинных болотах. Во-вторых, в ценопопуляциях *Picea abies* и *Alnus glutinosa*, основных эдификаторов, осуществляется устойчивый оборот поколений. Об этом свидетельствует полночленная и левосторонняя структура их онтогенетического спектра. В-третьих, в сообществах сформирована внутриценотическая система асинхронно развивающихся окон (парцелл), которые обра-

зуются на месте вывалов старых деревьев. Эта система обеспечивает непрерывное возобновление в популяциях ели и ольхи. В-четвертых, в почвенном покрове сформирована структура биогенных микросайтов. Она определяет стабильное существование в сообществе видов из контрастных эколого-ценотических групп от травяно-болотных, черноольховых и влажно-луговых до неморальных и бореальных. В-пятых, благодаря развитой парцеллярной структуре и системе микросайтов показатели видового состава и эколого-ценотического разнообразия ельников высокотравных отличаются максимальными значениями по сравнению с другими типами леса на низинных болотах Брянского полесья.

Анализ сукцессионного статуса черноольшаников крапивных выявил, что эти сообщества находятся на первых этапах восстановления. На это указывают следующие признаки. Во-первых, в ольшаниках присутствуют не все виды деревьев, которые могут произрастать на низинных болотах Брянского полесья. Чаще всего это связано с тем, что источники семян (плодоносящие деревья) отсутствуют в ближайшем окружении. Во-вторых, в ценопопуляциях всех присутствующих видов деревьев нет нормального оборота поколений. В-третьих, в сообществах не сформирована оконная (парцеллярная) структура, которая необходима для обеспечения устойчивого оборота поколений в популяциях деревьев. В-четвертых, в почвенном покрове не развита система микросайтов. Из-за этого состав травяного покрова ограничен в основном видами травяно-болотной и черноольховой групп, которые терпимы к заболоченному субстрату. В-пятых, черноольшаники отличаются относительно низкими показателями видового и эколого-ценотического разнообразия. Это обусловлено неразвитыми мозаиками парцелл и микросайтов. Следует подчеркнуть, что основная причина «вечной» сукцессионной молодости черноольшаников – это небольшой возраст рубок, который не позволяет сообществу достигнуть заключительных стадий в развитии с максимальным структурным, видовым и эколого-ценотическим разнообразием.

Изучение сукцессионного статуса лесных сообществ на низинных болотах Брянского полесья позволяет предположить, что высокотравные ельники – это климаксная (финальная) стадия в развитии черноольшаников в пределах ареалов *Picea abies* и *Alnus glutinosa*. Благодаря хорошей сохранности ельник высокотравный можно считать эталоном при оценке сукцессионного состояния производных сообществ.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность О. В. Смирновой и В. Н. Короткову за просмотр рукописи и критические замечания, А. В. Горнову и А. В. Коротковой – за фотографии. 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. Смирнова, О. В. Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника / О. В. Смирнова, М. В. Бобровский, Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов // Тр. Печоро-Илычского заповедника. – Сыктывкар, 2007. – Вып. 15. – С. 28–47.
2. Smirnova, O. V. Potential ecosystem cover – a new approach to conservation biology / O. V. Smirnova, N. A. Toropova // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (1). – P. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-1.
3. Смирнова, О. В. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Т. И. Дробышева // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48. – № 2. – С. 200–212.
4. Смирнова, О. В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк // Биологические науки. – 1989. – № 11. – С. 48–58.
5. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) / О. В. Смирнова, Р. Р. Возняк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Н. Я. Носач, Р. В. Попадюк, В. К. Самойленко, Н. А. Торопова // Ботанический журнал. – 1991. – Т. 76. – № 6. – С. 68–79.
6. Смирнова, О. В. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов / О. В. Смирнова, М. В. Бобровский, Л. Г. Ханина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2001. – Т. 106. – Вып. 5. – С. 25–33.
7. Смирнова, О. В. Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России / О. В. Смирнова, М. В. Бобровский, Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов // Успехи современной биологии. – 2006. – № 1. – С. 26–48.

8. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
9. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
10. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 2. – 575 с.
11. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольновой, Т. Ю. Браславской. – М. : Научный мир, 2000. – 185 с.
12. Смирнова, О. В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) / О. В. Смирнова // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 15–27.
13. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / под ред. Л. Б. Заугольновой, Т. Ю. Браславской. – М. : КМК, 2010. – 383 с.
14. 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. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-3-2.
15. Коротков, В. Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы / В. Н. Коротков // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (1). – P. 1–18. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-1.
16. Растительность европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 429 с.
17. Горнова, М. В. Структурное и видовое разнообразие высокотравных ельников на низинных болотах Брянского Полесья : дис. ... канд. биол. наук / Горнова М. В. – Брянск, 2014. – 207 с. – URL: https://istina.msu.ru/
18. Заугольнова, Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) / Л. Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М. : Наука, 1968. – С. 81–102.
19. Чистякова, А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А. А. Чистякова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1979. – Т. 84. – Вып. 1. – С. 85–98.
20. Романовский, А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье / А. М. Романовский // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86. – № 8. – С. 72–85.
21. Евстигнеев, О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 2014. – № 2. – С. 69–77.
22. Evstigneev, O. I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
23. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М. : Наука, 1989. – 223 с.
24. Ниценко, А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54 (7). – С. 1002–1014.
25. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб : Мир и семья, 1995. – 992 с.
26. Дылис, Н. В. Основы биогеоценологии / Н. В. Дылис. – М. : Изд-во МГУ, 1978. – 151 с.
27. Малкина, И. С. Фотосинтез и дыхание подроста (методические подходы к изучению баланса органического вещества) / И. С. Малкина, Ю. Л. Цельникер, А. И. Якшина. – М. : Наука, 1970. – 184 с.
28. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : автореф. дис. … д-ра биол. наук / Евстигнеев О. И. – Н. Новгород, 2010. – 48 с.
29. Евстигнеев, О. И. Долговременный прогноз изменения растительного покрова в заповеднике «Брянский лес» / О. И. Евстигнеев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М . : Наука, 2004. – Кн. 2. – С. 278–286.
30. 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.
31. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР) / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, М. В. Митрофанова, Е. В. Пономаренко. – Пущино, 1990. – 92 с.
32. Морозова, О. В. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика) / О. В. Морозова. – Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. – 98 с.
33. Булохов, А. Д. Эколого-флористическая классификация лесов Юго-Западного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск : Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
34. 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. : КМК, 2013. – Кн. 2. – С. 152–204.
35. Панченко, С. М. Лесная растительность национального парка «Деснянско-Старогутский» / С. М. Панченко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 312 с.
36. 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.

37. Погребняк, П. С. Общее лесоводство / П. С. Погребняк. – М. : Колос, 1968. – 440 с.
38. Евстигнеев, О. И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования / О. И. Евстигнеев. – Брянск : Гос. природный биосферный заповедник «Брянский лес», 2009. – 139 с.
39. Удра, И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии / И. Ф. Удра. – Киев : Наукова думка, 1988. – 195 с.
40. Чистякова, А. А. Структурно-динамические аспекты устойчивости популяций лиственных деревьев / А. А. Чистякова // Журнал общей биологии. – 1994. – Т. 55. – № 4–5. – С. 564–572.
41. Евстигнеев, О. И. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Л. В. Бакалына // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1992. – Т. 97. – Вып. 2. – С. 81–89.
42. Евстигнеев, О. И. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага / О. И. Евстигнеев, М. В. Почитаева, С. Е. Желонкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1993. – Т. 98. – Вып. 5. – С. 80–87.
43. Евстигнеев, О. И. Световой минимум подроста деревьев хвойно-широколиственного леса / О. И. Евстигнеев // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. – Самара : ПГСГА, 2012. – С. 181–184.
44. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 26.
45. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету / О. И. Евстигнеев // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 20.
46. Евстигнеев, О. И. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы / О. И. Евстигнеев, П. В. Воеводин, В. Н. Коротков, И. А. Мурашев // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133. – № 4. – С. 392–400.
47. Евстигнеев, О. И. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточноевропейских лесов / О. И. Евстигнеев, И. А. Мурашев, В. Н. Коротков // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 45–52.
48. Evstigneev, O. I. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov, I. A. Murashev, P. V. Voevodin // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (1). – P. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2.
49. Лобанова, М. В. Отношение некоторых древесных пород к затоплению / М. В. Лобанова // Ученые записки Казанского университета. – 1955. – Т. 118. – Кн. 5. – С. 95–110.
50. Бяллович, Ю. П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению / Ю. П. Бяллович // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42. – № 5. – С. 734–740.
51. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7.
52. Ярошенко, А. Ю. Малонарушенные лесные территории европейского Севера России / А. Ю. Ярошенко, П. В. Потапов, С. А. Турубанова. – М. : Гринпис России, 2001. – 75 с.
53. Бобровский, М. В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования / М. В. Бобровский. – М. : КМК, 2010. – 359 с.
54. 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.
55. Рипа, С. И. Роль ветровально-почвенных комплексов в возобновлении древесных видов и в поддержании биологического разнообразия природных буковых и темнохвойно-буковых лесов Украинских Карпат / С. И. Рипа // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (2). – P. 1–33. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-2-3.
56. Смирнова, О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов / О. В. Смирнова // Успехи современной биологии – 1998. – Т. 118 (2). – С. 148–165.
57. 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.
58. 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. – Вып. 6. – С. 3–8.
59. 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. – Брянск : Десяточка, 2012. – Вып. 7. – С. 150–160.
60. 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. – Брянск : Десяточка, 2013. – Вып. 8. – С. 106–120.
61. 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). – P. 1–21. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-2-2.

62. Евстигнеев, О. И. Онтогенез и состояние популяций *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в ненарушенных ельниках на низинных болотах (Брянская область) / О. И. Евстигнеев, М. В. Харлампиева // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99 (6). – С. 670–681.
63. Горнова, М. В. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melandrium dioicum* (Caryophyllaceae) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область) / М. В. Горнова, О. И. Евстигнеев // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101 (8). – С. 896–910.
64. Смирнова, О. В. Структурно-динамическая организация лесных экосистем / О. В. Смирнова, М. В. Бобровский // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. – М. : Наука, 2008. – С. 58–70.
65. Смирнова, О. В. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128 (2). – С. 129–144.
66. 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. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-3-3.
67. Федотов, Ю. П. Болота Неруссо-Деснянского полесья (ландшафты, флора и растительность) / Ю. П. Федотов. – Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. – 105 с.
68. Красная книга Брянской области. Растения / О. И. Евстигнеев, Ю. П. Федотов, Н. Н. Панасенко, Э. М. Величкин, С. А. Кругликов, А. В. Горнов, Л. А. Радченко, В. М. Бовкунов, А. К. Горохова. – Брянск : Читай-город, 2004. – 272 с.
69. Красная книга Брянской области. – Брянск : РИО БГУ, 2016. – 432 с.
70. Евстигнеев, О. И. Проект Красной книги Брянской области. Сосудистые растения / О. И. Евстигнеев. – Трубчевск : Кириллица, 2004. – 252 с.

References

1. Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E. *Tr. Pechoro-Ilychskogo zapovednika* [Proceedings of Pechora-Ilych Nature Reserve]. Syktyvkar, 2007, iss. 15, pp. 28–47.
2. Smirnova O. V., Toropova N. A. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (1), pp. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-1.
3. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Drobysheva T. I. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 1987, vol. 48, no. 2, pp. 200–212.
4. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Popadyuk R. V. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1989, no. 11, pp. 48–58.
5. Smirnova O. V., Voznyak R. R., Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Nosach N. Ya., Popadyuk R. V., Samoylenko V. K., Toropova N. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1991, vol. 76, no. 6, pp. 68–79.
6. Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V., Khanina L. G. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* [Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 2001, vol. 106, iss. 5, pp. 25–33.
7. Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Achievements of modern biology]. 2006, no. 1, pp. 26–48.
8. *Vostochnoevropeyskie shirokolistvennye lesa* [East-European broad-leaved forests]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 1994, 364 p.
9. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: history in Holocene and modern times]. Execut. ed. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p.
10. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: history in Holocene and modern times]. Execut. ed. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 2, 575 p.
11. *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeyskoy Rossii* [Assessment and preservation of biological diversity of forest cover in European Russian nature reserves]. Eds. L. B. Zaugol'nova, T. Yu. Braslavskaya. Moscow: Nauchnyy mir, 2000, 185 p.
12. Smirnova O. V. *Lesovedenie* [ ]. 2004, no. 3, pp. 15–27.
13. *Metodicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v basseyne maloy reki* [Methodological approaches to ecological assessment of forest cover in a minor river basin]. Eds. L. B. Za-ugol'nova, T. Yu. Braslavskaya. Moscow: KMK, 2010, 383 p.
14. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (3), pp. 1–18. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-3-2.
15. Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (1), pp. 1–18. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-1.
16. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation in the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
17. Gornova M. V. *Strukturnoe i vidovoe raznoobrazie vysokotravnykh el'nikov na nizinnykh bolotakh Bryanskogo Poles'ya: dis. kand. biol. nauk* [Structural and species diversity of tall herb spruce forests on lowland swamps of the Bryansk polesie: thesis of Candidate of biological Sciences]. Bryansk, 2014, 207 p. Available at: https://istina.msu.ru/
18. Zaugol'nova L. B. *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroeniya ikh populyatsiy* [Issues of flowering plants morphogenesis and structure of their population]. Moscow: Nauka, 1968, pp. 81–102.

19. Chistyakova A. A. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* [Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1979, vol. 84, iss. 1, pp. 85–98.
20. Romanovskiy A. M. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2001, vol. 86, no. 8, pp. 72–85.
21. Evstigneev O. I. *Lesovedenie* [Forest science]. 2014, no. 2, pp. 69–77.
22. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
23. Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1989, 223 p.
24. Nitsenko A. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1969, vol. 54 (7), pp. 1002–1014.
25. 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.
26. Dylis N. V. *Osnovy biogeotsenologii* [Principles of biogeocenology]. Moscow: Izd-vo MGU, 1978, 151 p.
27. Malkina I. S., Tsel'niker Yu. L., Yakshina A. I. *Fotosintez i dykhanie podrosta (metodicheskie podkhody k izucheniyu balansa organicheskogo veshchestva)* [Photosynthesis and breathing of young plantation (methodological approaches to studying the balance of organic matter]. Moscow: Nauka, 1970, 184 p.
28. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Mechanisms of preserving biological diversity of forest biogeocenoses: abstract of thesis of Doctor of Biological Sciences]. Nizhny Novgorod, 2010, 48 p.
29. Evstigneev O. I. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: history in Holocene and modern times]. Moscow: Nauka, 2004, bk. 2, pp. 278–286.
30. Kharlampieva M. V., Evstigneev O. I. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Oryol State University]. 2013, no. 6 (56), pp. 145–151.
31. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Popadyuk R. V., Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Mitrofanova M. V., Ponomarenko E. V. *Populyatsionnaya organizatsiya rastitel'nogo pokrova lesnykh territoriy (na primere shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR)* [Populational organization of forest area vegetation cover (on the example of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Pushchino, 1990, 92 p.
32. Morozova O. V. *Lesa zapovednika «Bryanskiy les» i Nerusso-Desnyanskogo poles'ya (sintaksonomicheskaya kharakteristika)* [Forests of Bryansky Les Nature Reserve and Nerussa-Desna Polesie (syntaxonomic characteristics)]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 98 p.
33. Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya Rossii* [Ecological floristic classification of Russian South-Western Nonblack Soil Zone forests]. Bryansk: Izd-vo BGU, 2003, 359 p.
34. Kutenkov S. A., Kuznetsov O. L. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* [Diversity and dynamics of forest ecosystems of Russia]. Moscow: KMK, 2013, bk. 2, pp. 152–204.
35. Panchenko S. M. *Lesnaya rastitel'nost' natsional'nogo parka «Desnyansko-Starogutskiy»* [Forest vegetation of Desnyansko-Starogutsky National Park]. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013, 312 p.
36. Braslavskaya T. Yu. *Biologicheskoe raznoobrazie i dinamika rastitel'nosti v poyme maloy reki Yuzhnogo Nechernozem'ya (na primere r. Nerussa, Bryanskaya oblast'): dis. kand. biol. nauk* [Biological diversity and vegetation dynamics in a minor river floodplain of Southern Nonblack Soil Zone (on the example of Nerussa river, the Bryansk Region]. Moscow, 2001, 278 p.
37. Pogrebnyak P. S. *Obshchee lesovodstvo* [ ]. Moscow: Kolos, 1968, 440 p.
38. Evstigneev O. I. *Nerusso-Desnyanskoe poles'e: istoriya prirodopol'zovaniya* [ ]. Bryansk: Gos. prirodnyy biosfernyy zapovednik «Bryanskiy les», 2009, 139 p.
39. Udra I. F. *Rasselenie rasteniy i voprosy paleo- i biogeografii* [Plant dissemination and issues of paleo- and biogeography]. Kiev: Naukova dumka, 1988, 195 p.
40. Chistyakova A. A. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 1994, vol. 55, no. 4–5, pp. 564–572.
41. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Bakalyna L. V. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* [Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological Series]. 1992, vol. 97, iss. 2, pp. 81–89.
42. Evstigneev O. I., Pochitaeva M. V., Zhelonkin S. E. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* [Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological Series]. 1993, vol. 98, iss. 5, pp. 80–87.
43. Evstigneev O. I. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika rastitel'nogo pokrova* [Structural and functional organization and dynamics of vegetation cover]. Samara: PGSGA, 2012, pp. 181–184.
44. Evstigneev O. I. *Lesovedenie* [Forest science]. 1996, no. 6, p. 26.
45. Evstigneev O. I. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1991, no. 8, p. 20.
46. Evstigneev O. I., Voevodin P. V., Korotkov V. N., Murashev I. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Achievements of modern biology]. 2013, vol. 133, no. 4, pp. 392–400.
47. Evstigneev O. I., Murashev I. A., Korotkov V. N. *Lesovedenie* [Forest science]. 2017, no. 1, pp. 45–52.
48. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (1), pp. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2.
49. Lobanova M. V. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta* [Proceedings of Kazan University]. 1955, vol. 118, bk. 5, pp. 95–110.
50. Byallovich Yu. P. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1957, vol. 42, no. 5, pp. 734–740.

51. Korotkov V. N. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1991, no. 8, p. 7.
52. Yaroshenko A. Yu., Potapov P. V., Turubanova S. A. *Malonarushennye lesnye territorii evropeyskogo Severa Rossii* [Low-disturbed forest areas of Russian European North]. Moscow: Grinpis Rossii, 2001, 75 p.
53. Bobrovskiy M. V. *Lesnye pochvy Evropeyskoy Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya* [Forest soils of European Russia: biotic and anthropogenic factors of formation]. Moscow: KMK, 2010, 359 p.
54. Lugovaya D. L., Smirnova O. V., Zaprudina M. V., Aleynikov A. A., Smirnov V. E. *Ekologiya* [Ecology]. 2013, no. 1, pp. 3–10.
55. Ripa S. I. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (2), pp. 1–33. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-2-3.
56. Smirnova O. V. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 1998, vol. 118 (2), pp. 148–165.
57. 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 Polesie: mechanisms of preserving biological diversity]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 176 p.
58. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Braslavskaya T. Yu., Chupachenko V. G. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy* [Proceedings of Moscow Society of Naturalists. Biological Series]. 1999, vol. 104, iss. 6, pp. 3–8.
59. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V., Anishchenko L. N. *Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti* [Studying and preserving biological diversity of the Bryansk Region]. Bryansk: Desyatochka, 2012, iss. 7, pp. 150–160.
60. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V., Anishchenko L. N. *Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti* [Studying and preserving biological diversity of the Bryansk Region]. Bryansk: Desyatochka, 2013, iss. 8, pp. 106–120.
61. Evstigneev O. I., Gornova M. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (2), pp. 1–21. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-2-2.
62. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2014, vol. 99 (6), pp. 670–681.
63. Gornova M. V., Evstigneev O. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2016, vol. 101 (8), pp. 896–910.
64. Smirnova O. V., Bobrovskiy M. V. *Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody* [Monitoring of biological diversity of Russian forests: methodology and methods]. Moscow: Nauka, 2008, pp. 58–70.
65. Smirnova O. V., Toropova N. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Achievements of modern biology]. 2008, vol. 128 (2), pp. 129–144.
66. Aleinikov A. A., Smirnov N. S., Smirnova O. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (3), pp. 1–13. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-3-3.
67. Fedotov Yu. P. *Bolota Nerusso-Desnyanskogo poles'ya (landshafty, flora i rastitel'nost')* [Swamps of Nerussa-Desna Polesie]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 105 p.
68. Evstigneev O. I., Fedotov Yu. P., Panasenko N. N., Velichkin E. M., Kruglikov S. A., Gornov A. V., Radchenko L. A., Bovkunov V. M., Gorokhova A. K. *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti. Rasteniya* [Red book of the Bryansk Region: Plants]. Bryansk: Chitay-gorod, 2004, 272 p.
69. *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti* [Red book of the Bryansk Region]. Bryansk: RIO BGU, 2016, 432 p.
70. Evstigneev O. I. *Proekt Krasnoy knigi Bryanskoy oblasti. Sosudistye rasteniya* [Project of Red book of the Bryansk Region: Vascular plants]. Trubchevsk: Kirillitsa, 2004, 252 p.