ВАЛЕЖНИК И МИКРОСУКЦЕССИИ В ЕЛЬНИКЕ ВЫСОКОТРАВНОМ НА НИЗИННОМ БОЛОТЕ (БРЯНСКОЕ ПОЛЕСЬЕ)

О. И. Евстигнеев

Заповедник «Брянский лес»,
Россия, 242180, Брянская область, станция Нерусса
E-mail: quercus_eo@mail.ru

М. В. Горнова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32
E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru

Л. Н. Анищенко

Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского, Россия, 241036, г. Брянск
E-mail: lanishchenko@mail.ru

FALLEN LOGS AND MICROSUCCESSION IN THE TALL HERB SPRUCE FOREST IN THE LOWLAND SWAMP (BRYANSK POLESIE)

O. I. Evstigneev

State Nature Reserve "Bryanskii Les", Nerussa Station, Bryansk Oblast, 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

L. N. Anishchenko

Bryansk State University named after academician I. G. Petrovsky,
Bryansk, 241036, Russia
E-mail: lanishchenko@mail.ru

Аннотация. Исследование проводили в высокотравном ельнике на низинном болоте с доминированием *Picea abies* (Брянская область, Россия). Проанализированы показатели видового разнообразия (видовое богатство, видовая насыщенность и др.) микрогруппировок растений на валежинах разной степени разложения. Эту последовательность микрогруппировок рассматривали как микросукцессию. Виды мохообразных господствуют на первых стадиях микросукцессий, а виды сосудистых растений – на промежуточных и конечных. Показано, что микросукцессии на валежнике способствуют поддержанию видового разнообразия травяного и мохового покрова в ельниках высокотравных на низинных болотах.

Ключевые слова: валежник, микрогруппировки растений, микросукцессии растений, ельник высокотравный, низинное болото, Брянское полесье.

Для цитирования: Евстигнеев, О. И. Валежник и микросукцессии в ельнике высокотравном на низинном болоте (Брянское полесье) / О. И. Евстигнеев, М. В. Горнова, Л. Н. Анищенко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-2-2>

Abstract. Studies were carried out in the tall herb spruce forest in the lowland swamp with domination of *Picea abies* (the Bryansk region, the Russian Federation). The indicators of species diversity (species richness, species density and other) of plant microcommunities on fallen logs (deadwood) with different degree of wood decomposition have been analyzed. We considered this sequence of plant microcommunities as microsuccession. Bryophyte species dominated on the first stages of microsuccession, and vascular plant species prevailed on intermediate and final stages. It is shown that microsuccession on fallen logs contributes to the maintenance of the species diversity of the herb and moss cover in the tall herb spruce forests in the lowland swamp.

Key words: fallen log, deadwood, plant microcommunity, plant microsuccession, tall herb spruce forest, lowland swamp, Bryansk Polesie.

For citation: Evstigneev O.I., Gornova M.V., Anishchenko L.N. Fallen logs and microsuccession in the tall herb spruce forest in the lowland swamp (Bryansk polesie). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018;3(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-2-2>

Введение

Важная задача экологии – выяснение механизмов поддержания видового разнообразия в сообществах. Изучение восточноевропейских лесов на водоразделах показало, что существенную роль в поддержании их видового разнообразия играют ветровально-почвенные комплексы [1–4]. Они образуются в результате падения деревьев и представлены выворотами корневой системы, вывальными ямами и валежником [5, 6]. На этих микросайтах формируются микрогруппировки растений, для которых свойственны особые динамические процессы – микросукцессии [7–9]. Благодаря им поддерживается многовидовой состав травяного покрова водораздельных лесов [10–12]. Заболоченные леса оказались вдали от подобных исследований. В связи с этим в работе поставлены задачи: 1) проанализировать механизмы микросукцессий на валежинах в ельниках высокотравных на низинных болотах; 2) показать роль этих микросукцессий в поддержании видового состава сообществ.

Район, объекты и методы исследования

Исследования проводили в высокотравном ельнике на низинном болоте, глубина торфа – от 1 до 3 м (рис. 1). Сообщество находится на территории Неруссо-Деснянского полесья (юго-восток Брянской области, памятник природы «Болото Рыжуха»). В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области [13]. В древостое доминируют ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.) и ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). К ним примешивается береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Принадлежность ельника к высокотравному сообществу определяется значительным участием *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Eupatorium cannabinum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Urtica dioica* L. и др. [14, 15].

В ельнике высокотравном выражен валежник *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и *Picea abies*. Для описания микрогруппировок подбирали валежины ольхи черной разной степени разложения. Это связано с тем, что ольховый валежник преобладает в напочвенном покрове, поскольку ельник сформирован на месте чер-

ноольшаника. Для избежания влияния многообразия экологических условий сообщества на микросукцессию и для исключения поливариантности ее развития валежины подбирали в окнах лесного полога. Диагностику степени разложения упавших стволов проводили с использованием критериев этапов деструкции и гумификации валежника, которые предложили В. Г. Стороженко [16] и А. И. Широков с соавторами [17, 18]. На одном гектаре ельника закартографирован валежник всех стадий разложения. Учитывали валежины диаметром не менее 25 см в основании. Возраст вывала и длительность развития микрогруппировок растений на валежнике оценивали по косвенным признакам: 1) по времени начала активного роста в высоту подроста, который длительное время существовал в угнетенном состоянии под пологом леса до образования вывала (окна); 2) по максимальному возрасту подроста, который поселился на первых этапах разложения валежника.

В связи с тем, что описания микрогруппировок четко привязывали к этапам разложения валежника, на каждой стадии было сделано по 11 геоботанических описаний. Этого было достаточно для характеристики этапа микросукцессии, поскольку число видов выходило на плато («насыщалось»). Другими словами, встречены практически все виды этапа, а также выявлены все константные виды, необходимые для различения этапов микросукцессий. Кроме того, в геоботанике эмпирически установлено, что при типическом отборе сообществ достаточно сделать около десяти описаний [19]. Сосудистые растения описывали на пробных площадках по 0,25 м², а мохообразные – по 100 см². На каждой площадке выявляли полный видовой состав растений, а также определяли их проективное покрытие. Всего выполнено 55 геоботанических описаний сосудистых растений и 55 описаний мохообразных. Первичные геоботанические описания микрогруппировок на разных этапах разложения валежника опубликованы ранее [20]. Для подтверждения выделенных групп геоботанических описаний, принадлежащих разным этапам развития микрогруппировок, применяли ординацию методом бестрендового анализа соответствий – DCA (Detrended Correspondence Analysis). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний [21]. Расчеты проводили в программе PC-ORD.

Рис. 1. Ельник высокотравный на низинном болоте, в котором проводили исследования

Fig. 1. Tall herb spruce forest in the lowland swamp where the study was conducted

Для оценки видового разнообразия микро-группировок использовали следующие показатели: видовое богатство; видовая насыщенность; число видов сосудистых растений – по эколого-ценотическим группам [15], по эко-

биоморфам и по группам жизненных форм; число видов мохообразных по группам субстратной приуроченности. Видовое богатство – это число видов в сообществе. Этот показатель определяли как число видов на 11 площадках,

которые относятся к одному варианту микрогруппировок. Видовая насыщенность – это среднее арифметическое число видов, полученное из 11 описаний. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [22] понимаются крупные совокупности экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе соотношения ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на 11 площадках. При этом использовали классификацию ЭЦГ видов сосудистых растений, разработанную для Европейской России [23]. Экобиоморфологическая характеристика видов сосудистых растений дана по работе А. Д. Булохова [24], а видов мохообразных (бриофитов) – по работам Л. Н. Анищенко [25] и Г. П. Симонова [26]. Характеристика жизненных форм сосудистых растений дана по И. Г. Серебрякову [27]. Группы мохообразных по субстратной приуроченности (эпифиты, эпиксилы и эпигеи) выделяли, используя опубликованные работы [28, 29]. Эпифиты – виды, которые предпочитают селиться на живой коре. Эпиксилы – виды, которые чаще селятся на гниющей коре и древесине. Эпигеи – виды, которые преимущественно встречаются на почве. Геоботанические описания обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [30] в программе SpeDiv [31]. Для выяснения тесно-

ты связей экологических особенностей микрогруппировок с осями ординации использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена [32].

Латинские названия сосудистых растений даны по работе С. К. Черепанова [33], а мохообразных – по списку бриофитов Восточной Европы и Северной Азии [34] и по списку печеночников и антоцеротовых территории СССР [35].

Результаты исследования

В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев, а впоследствии перегнивающий валежник содержат меньше влаги, чем окружающая почва. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах. Органический субстрат валежника обладает плохой теплопроводностью, поэтому растения не выжимаются морозами [7]. Время существования валежин в условиях повышенного увлажнения – от 15 до 25 лет. Число валежин разной степени разложения в исследуемом сообществе – 172 экз. на 1 га. Это составляет 3 % от площади почвенного покрова (табл. 1). Интересно отметить, что такую же площадь валежник занимает и в наименее нарушенных лесах на водоразделах [4].

Таблица 1

Характеристика валежника в ельнике высокотравном на низинном болоте

Table 1

Characteristic of fallen logs (deadwood) in the tall herb spruce forest in the lowland swamp

Характеристики валежника	Стадии разложения валежника и развития микрогруппировок				Всего
	1	2	3	4	
Число валежин на га	40	39	47	46	172
Площадь валежника, м ² /га	91	70	78	64	303
Доля площади валежника, %	0,91	0,70	0,78	0,64	3,03

Примечание. Долю рассчитывали от 1 га.

В развитии микрогруппировок растений на валежнике выделяется пять стадий.

Первая стадия. К ней относится валежник, у которого началась деструкция: древесина на нижней стороне колоды становится рыхлой, поскольку здесь поселяются пионерные грибы-ксилотрофы; кора частично отслаивается; ветви, поддерживающие упавшую колоду, подгнивают и ломаются. Продолжительность стадии от 3 до 5 лет. На одном гектаре изучаемого ельника встречено 40 валежин первой стадии разложения с общей площадью 91 м² (см. табл. 1).

На этой стадии в микрогруппировках растений доминируют мохообразные. Они благодаря обильному спороношению и активному вегетативному разрастанию первыми осваивают субстрат валежины (рис. 2). Среди мохообразных чаще встречаются эпифиты, которые предпочитают селиться на коре живых деревьев и кустарников (*Orthotrichum obtusifolium* Brid., *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web) Vain.), а также виды, которые могут развиваться и на свежупавшей валежине (*Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G., *Brachythecium salebrosum* (Web.et Mohr) B.S.G., *Hypnum cupressiforme* Hedw. и *Radula complanata* (L.) Dum.) (табл. 2).

Рис. 2. Первая стадия развития микрогруппировок растений на валежинах ольхи черной (*Alnus glutinosa*).
Верхняя фотография – на валежине прижились проростки ольхи черной и других видов

Fig. 2. First stage of microcommunity development on fallen logs of black alder (*Alnus glutinosa*).
The upper photo – seedlings of black alder and other tree species germinate on the fallen log

Таблица 2

Характеристика разнообразия видов мохообразных на разных стадиях
развития микрогруппировок на валежнике

Table 2

Indicators of bryophytes species diversity on different stages of microsuccession on fallen logs

Показатели	Стадии развития микрогруппировок				
	1	2	3	4	5
Число площадок	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия					
Число видов на 11 площадках по 100 см ²	11	15	13	11	9
Среднее число видов на одной площадке	3,8	5,0	5,6	5,7	4,3
Диапазон числа видов на площадках	2–5	4–7	3–8	4–8	2–7
Число видов (и доля в %) разных групп по субстрату на 11 площадках по 100 см²					
Эпифиты	3 (27,3)	1 (6,7)	1 (7,7)	–	–
Эпифиты, эпиксилы	4 (36,3)	5 (33,3)	3 (23,1)	1 (9,1)	–
Эпифиты, эпиксилы, эпигей	2 (18,2)	2 (13,3)	1 (7,7)	2 (18,2)	2 (22,2)
Эпиксилы, эпигей	2 (18,2)	7 (46,7)	8 (61,5)	7 (63,6)	5 (55,6)
Эпигей	–	–	–	1 (9,1)	2 (22,2)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 11 площадках по 100 см²					
Ксероморфные	2 (18,2)	–	–	–	–
Ксеромезоморфные	2 (18,2)	1 (6,7)	1 (7,7)	–	–
Мезоморфные	4 (36,3)	9 (60,0)	6 (46,1)	5 (45,4)	2 (22,2)
Гигромезоморфные	2 (18,2)	3 (20,0)	4 (30,8)	4 (36,4)	5 (55,6)
Гигроморфные	1 (9,1)	2 (13,3)	2 (15,4)	2 (18,2)	2 (22,2)

Участие сосудистых растений минимально. Их покрытие около 1 % (см. рис. 2). На учетных площадках отмечено от 1 до 5 видов. Все сосудистые растения представлены, как правило, проростками и ювенильными особями. Среди деревьев чаще встречаются мезогеломорфные виды: *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*. Травы относятся к разным вариантам геломорфных (*Cirsium oleraceum*, *Epilobium palustre* L., *Galium*

palustre L., *Geum rivale* L.), гигроморфных (*Geranium robertianum* L., *Impatiens noli-tangere* L.) и мезоморфных (*Angelica sylvestris*, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Urtica dioica*) растений. Начиная с первой стадии, сосудистые растения представляют практически все варианты жизненных форм и эколого-ценотических групп, которые встречаются на валежинах (табл. 3, рис. 3).

Рис. 3. Соотношение числа видов разных ЭЦГ в микрогруппировках растений на пяти стадиях разложения валежника. ЭЦГ: 1 – бореальная лесная; 2 – боровая (бореальная опушечная); 3 – неморальная лесная; 4 – влажно-луговая; 5 – травяно-болотная; 6 – черноольховая лесная и черноольховая опушечная. I–V – стадии разложения валежника

Fig. 3. Proportion of species of different ecological-coenotic groups (ECG) in the plant microcommunities on five stages of wood decomposition. ECG: 1 – boreal forest group; 2 – piny (boreal edge) group; 3 – nemoral forest group; 4 – wet meadow group; 5 – water-marsh group; 6 – nitrophilous (black alder forest and edge) group. I–V – stages of deadwood decomposition

Таблица 3

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений
на разных стадиях развития микрогруппировок на валежинах

Table 3

Indicators of vascular species diversity on different stages of microsuccession on fallen logs

Показатели	Стадии развития микрогруппировок				
	1	2	3	4	5
Число площадок	11	11	11	11	11
Показатели разнообразия					
Число видов на 11 площадках по 0,25 м ²	14	29	42	42	20
Среднее число видов на одной площадке	3,4	8,0	15,6	12,5	6,6
Диапазон числа видов на площадках	1–5	5–13	14–17	10–15	4–9
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 11 площадках по 0,25 м²					
Стержнекорневые	1 (7,1)	1 (3,4)	2 (4,8)	2 (4,8)	–
Плотнодерновинные	1 (7,1)	–	1 (2,4)	1 (2,3)	1 (5,0)
Монокорневые малолетники	2 (14,3)	2 (6,9)	2 (4,8)	2 (4,8)	–
Лианы полкустарничковые и травянистые	–	2 (6,9)	1 (2,4)	2 (4,8)	2 (10,0)
Деревья, кустарники	3 (21,5)	6 (20,7)	5 (11,9)	5 (11,9)	1 (5,0)
Короткокорневищные	3 (21,5)	6 (20,7)	7 (16,6)	11 (26,2)	2 (10,0)
Рыхлодерновинные	1 (7,1)	2 (6,9)	3 (7,1)	1 (2,3)	2 (10,0)
Длиннокорневищные и столонообразующие	3 (21,4)	10 (34,5)	21 (50,0)	18 (42,9)	12 (60,0)
Число видов (и доля в %) разных экоморф на 11 площадках по 0,25 м²					
Ксеромезоморфные	–	1 (3,5)	–	–	–
Мезоморфные	3 (21,4)	4 (13,8)	8 (19,1)	9 (21,4)	–
Гигромезоморфные	2 (14,3)	3 (10,3)	5 (11,9)	4 (9,5)	1 (5,0)
Гигроморфные	2 (14,3)	3 (10,3)	3 (7,1)	3 (7,1)	–
Ксерогеломорфные	1 (7,2)	1 (3,5)	3 (7,1)	2 (4,8)	2 (10,0)
Мезогеломорфные	3 (21,4)	8 (27,6)	10 (23,8)	10 (23,8)	4 (20,0)
Гигрогеломорфные	1 (7,1)	4 (13,8)	5 (11,9)	8 (19,1)	7 (35,0)
Геломорфные	2 (14,3)	5 (17,2)	8 (19,1)	6 (14,3)	6 (30,0)

Вторая стадия. Ствол полностью опускается на землю, и начинается интенсивная деградация валежин: кора сохраняется только частично, древесина упавшего ствола легко расслаивается и становится рыхлой, на верхней стороне колоды начинается гумификация. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре изучаемого сообщества встречено 39 валежин второй стадии разложения с общей площадью 70 м² (см. табл. 1).

В микрогруппировках растений наибольшее участие характерно для мохообразных. Они благодаря разнообразным способам вегетативного размножения и разрастания покрывают плотным «чехлом» практически всю валежину (рис. 4). Среди бриофитов господствуют эпиксилы, которые чаще селятся на перегнивающей древесине: *Brachythecium rivulare* B.S.G., *B. salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Кор., *Platygyrium repens* (Brid.) B.S.G., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Кор. и др. Разнообразие мохообразных достигает максимальных значений, что проявляется в высоких показателях видового богатства (см. табл. 2). Это связано с тем, что покрытие сосудистых растений не-

большое, их затенение и опад не препятствуют развитию бриофитов. Кроме того, мохообразные на первых этапах развития микрогруппировок избавлены от конкуренции с видами яруса трав за элементы минерального питания.

По сравнению с предыдущей стадией показатели видового разнообразия сосудистых растений возрастают в два раза: на площадке встречается в среднем восемь видов (см. табл. 3). Среди бореальных и боровых растений обнаружены *Betula pubescens*, *Circaea alpina* L., *Dryopteris carthusiana*, *Picea abies*, *Rubus idaeus* L. и *R. saxatilis* L., среди неморальных – *Corylus avellana* L., *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum* и *Viola mirabilis* L., а среди влажно-луговых – *Filipendula ulmaria*, *Galium rivale* (Sibth. & Smith) Griseb. и *Poa trivialis* L. При этом доминирующие позиции в микрогруппировках занимают виды черноольховой группы (см. рис. 3): *Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Humulus lupulus* L., *Impatiens noli-tangere*, *Poa remota* Forsell., *Salix cinerea* L. и *Solanum dulcamara* L.

Начинают преобладать длиннокорневищные и столонообразующие растения: *Cardamine amara* L., *Carex acuta* L., *Chrysosplenium alternifolium*,

Circaea alpina, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Poa remota*, *Poa trivialis*, *Rubus saxatilis* и *Scutellaria galericulata* L.

Рис. 4. Вторая стадия развития микрогруппировок растений на валежинах ольхи черной (*Alnus glutinosa*)

Fig. 4. Second stage of microcommunity development on fallen logs of black alder (*Alnus glutinosa*)

Третья стадия. Древесина полностью де-структурирована: легко крошится и окрашена в бурый цвет. Гумификация охватывает значительную часть колоды. Длительность стадии от 4 до 8 лет. На одном гектаре рассматриваемого ельника встречено 47 валежин третьей стадии разложения с общей площадью 78 м² (см. табл. 1).

По сравнению с предыдущей стадией в микрогруппировках растений покрытие мхов снижается до 70 % (рис. 5). Значение видового бо-

гатства уменьшается. На этой стадии одна группа мохообразных исчезает (*Amblystegium serpens*, *Platygyrium repens*), а другая – уменьшает встречаемость и покрытие (*Brachythecium salebrosum* и *Radula complanata*). Это преимущественно бриофиты, относящиеся к ксеромезофитам и ксерофитам, большая часть которых в свою очередь относится к эпифитам. К третьей группе принадлежат мохообразные, у которых увеличивается участие в микрогруппировках (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium*

cuspidatum, *P. ellipticum* (Brid.) T. J. Кор., *Plagiothecium laetum* B.S.G. и *Rhizomnium punctatum*), а также виды, которые появляются впервые (*Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Pla-*

giomnium undulatum (Hedw.) T. Кор.). Подавляющее большинство растений третьей группы – эпиксилы, которые относятся к гигромезофитам и гигрофитам (см. табл. 2).

Рис. 5. Третья стадия развития микрогруппировок растений на валежинах ольхи черной (*Alnus glutinosa*)

Fig. 5. Third stage of microcommunity development on fallen logs of black alder (*Alnus glutinosa*)

Сосудистые растения покрывают значительную часть колоды (см. рис. 5). Их видовое богатство и видовая насыщенность достигают максимальных значений: в микрогруппировках встречено 42 вида, а на площадках насчитывается в среднем 16 видов. Пополняется видовой состав всех эколого-ценотических групп (см. рис. 3). Так, среди травяно-болотных видов появляются сеянцы *Agrostis stolonifera* L., *Carex riparia* Curt., *Thelypteris palustris* Schott, среди влажно-луговых видов – *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Polygonum bistorta* L., *Ranunculus repens* L., среди неморальных – *Convallaria majalis* L., *Paris quadrifolia* L., черноольховых – *Eupatorium cannabinum*, *Lysimachia vulgaris* L.,

Melandrium dioicum (L.) Coss. & Germ., *Myosotis palustris* (L.) L., среди бореальных – *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Существенно расширяется видовой состав длиннокорневищных и столонообразующих видов за счет *Carex riparia*, *Lysimachia vulgaris*, *Thelypteris palustris* и др. (см. табл. 3).

Четвертая стадия. От упавшего ствола остался только земляной вал (рис. 6). Большая часть разложившейся колоды слабо отличается от гумусового горизонта, только верхний слой иногда имеет консистенцию слежавшейся подстилки. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре сообщества встречено 46 валежин четвертой стадии разложения с общей площадью 64 м² (см. табл. 1).

Рис. 6. Четвертая стадия развития микрогруппировок растений на валежинах ольхи черной (*Alnus glutinosa*)

Fig. 6. Fourth stage of microcommunity development on fallen logs of black alder (*Alnus glutinosa*)

Синузия мохообразных деградирует: проективное покрытие снижается до 30 %, уменьшается видовое богатство. Это связано с тем, что ярус бриофитов не выдерживает угнетающего влияния сосудистых растений (см. рис. 6). Так, исчезает часть эпифитов: *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Brachythecium salebrosum* и *Radula complanata*. Большая часть мохообразных представлена видами, которые могут жить и на валежинах, и на переувлажненных торфяных почвах: *Brachythecium rivulare*, *Marchantia polymorpha* L., *Plagiothecium laetum*, *Rhizomnium punctatum* и др. Эти виды – исключительно гигрофиты и мезофиты (см. табл. 2).

Участие синузии трав в микрогруппировках максимально: проективное покрытие достигает 80 %. Показатели видового разнообразия сохраняются на высоком уровне. Насыщенность эколого-ценотических групп видами максимальна. По числу видов преобладают черноольховые растения (см. рис. 3). Из них на валежинах появляются сеянцы *Ribes nigrum* L. и *Thyselium palustre* L. Hoffm., из группы травяно-болотных видов – *Caltha palustris* L., *Carex cespitosa* L., *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray и *Ligularia sibirica*, из неморальных – *Asarum europaeum* L. и *Mercurialis perennis* L., а из бореальных – *Sorbus aucuparia* L. Так же, как и на предыдущих стадиях, в спектре жизненных форм господствуют длиннокорневищные растения, а в спектре экобиоморф более половины принадлежит разным вариантам геломорфных растений (см. табл. 3).

Пятая стадия. На заключительной стадии земляной вал полностью сглаживается. Это обычно случается на 15–25 год после появления валежины. Экологический режим неотличим от торфяных почв. Переувлажненность субстрата затрудняет доступ кислорода в почву. Известно, что это нарушает дыхание и синтезирующую деятельность корней, препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв [7]. Длительность стадии – время, которое пройдет до появления на этом месте свежей валежины.

На торфяно-перегнойном субстрате под затеняющим ярусом трав покрытие мохообразных минимально – не более 20 %. Показатели видового разнообразия на низком уровне. Большая часть видов исчезает из микрогруппировок (*Hypnum cupressiforme*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiothecium laetum*, *Sanionia uncinata*), у некоторых – уменьшается встречаемость и покрытие (*Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Rhizomnium punctatum*). Только два новых вида появляется в группировках: *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T. J. Кор.

и *P. medium* (Bruch et al.) T. J. Кор. Так же, как и на предыдущем этапе, преобладают эпиксильные и эпигейные бриофиты, большая часть которых относится к гигрофитам (см. табл. 2).

Из-за напряженных экологических условий показатели видового разнообразия сосудистых растений уменьшаются более чем в два раза. Преобладание в синузии трав переходит от черноольховых к травяно-болотным видам (см. рис. 3). Характерные виды переувлажненных торфяных почв – длиннокорневищные (*Cardamine amara*, *Carex acuta*, *C. riparia*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus sylvaticus* L., *Thelypteris palustris*) и столонообразующие растения (*Chrysosplenium alternifolium*, *Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*), большая часть которых относится к гелофитам (см. табл. 3). Длинные корневища и столоны помогают растениям «убегать» от воды на повышения микрорельефа, где выше аэрация. К таким микроповышениям относятся валежины разной степени разложения, тела кочкообразующих осок, вывороты корневой системы и прикомлевые возвышения деревьев [15]. У многих видов переувлажненного субстрата в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани (*Carex acuta*, *C. riparia*, *Phragmites australis* и *Cardamine amara*). У *Carex cespitosa* формируются кочки с тонкими «воздушными» корнями. Известно, что «воздушные» корни в отличие от почвенных не прорывают влагилищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию [36]. На этой стадии развития из-за переувлажненности субстрата отсутствует семенное пополнение микрогруппировок. Большая часть растений размножается вегетативно. У растений, которые не способны к активному вегетативному разрастанию (например, *Carex cespitosa* и *C. elongata*), проростки появляются обычно на валежинах. Затем повзрослевшие особи после перегнивания колоды оказываются на переувлажненном субстрате.

Обсуждение

Непрямая ординация всех 55 геоботанических описаний, сделанных в микрогруппировках растений, которые отвечают разным стадиям разложения валежин, выявила следующие закономерности. Максимальное варьирование выборки по первой оси достигает 5,1 стандартных отклонений, по второй – 3,4, а по третьей – 2,8 (рис. 7). Обработка геоботанических описаний по шкалам Д. Н. Цыганова [30], а также применение коэффициента корреляции Спирмена (r_s) показали, что первая ось ординации

тесно связана со стадиями разложения валежника ($r_s = 0,89$), а также с увлажнением ($r_s = 0,54$) и солевым богатством ($r_s = 0,57$) субстрата. Вторая ось лучше всего коррелирует с богатством почвы азотом ($r_s = 0,47$), а третья – с переменной увлажнения субстрата ($r_s = 0,67$). Это свидетельствует о том, что при разложении валежника увеличивается влажность субстрата и переменность его увлажнения, а также возрастают азотное и солевое богатство почвы.

Геоботанические описания формируют континуум вдоль первой оси ординации: в левой части графика расположены микрогруппировки начальных этапов зарастания валежин, а в правой –

конечных (см. рис. 7). Границы между микрогруппировками, которые принадлежат двум соседним стадиям зарастания валежин, условны, поскольку их описания частично перекрываются. За этим кроется две особенности развития растительности на валежинах. Первая особенность: микросукцессия – это постепенная и последовательная смена видов. Вторая особенность: для микросукцессии на валежинах характерна некоторая асинхронность между развитием микрогруппировок растений и стадиями разложения валежника. Это несовпадение по времени, видимо, определяется запаздыванием поступления некоторых диаспор растений в микрогруппировки из окружающего сообщества.

Рис. 7. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на валежинах разных стадий разложения в осях наибольшего варьирования флористического состава. I–V – стадии разложения валежника и развития микрогруппировок

Fig. 7. Results of DCA-ordination of plant microcommunities on the fallen logs on different stages of wood decomposition in the axes of the greatest variation in floristic composition. I–V – the stages of decomposition of the fallen logs and the microcommunities development

Ординация показала, что по мере сукцессионного развития уменьшается разброс микрогруппировок по второй оси (см. рис. 7). Так, максимальное варьирование геоботанических описаний, которые принадлежат первой стадии развития, составляет 3,4 стандартного отклонения, второй – 2,0, третьей – 1,2, а четвертой и пятой – не более 0,5. Это свидетельствует о том, что микрогруппировки начальных этапов

зарастания представляют собой открытые сообщества: сомкнутый растительный покров отсутствует, взаимовлияние особей минимально, а видовой состав случаен, поскольку характеризуется наибольшим варьированием. С приближением к финальным стадиям развития микрогруппировки становятся все более замкнутыми: растительность смыкается, взаимовлияние особей максимально, а видовой состав становится

относительно постоянным, поскольку отличается наименьшим варьированием.

Валежины разной степени разложения и формирующиеся на них микрогруппировки растений можно рассматривать как последовательные стадии микросукцессии. Благодаря микросукцессиям в высокотравных ельниках на низинных болотах создаются возможности для совместного существования большого числа видов растений, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности. Выявлена сукцессионная закономерность в чередовании мохообразных и сосудистых растений на валежинах: первые доминируют на начальных стадиях развития микрогруппировок, а вторые – на промежуточных и конечных. До настоящего времени эта особенность была отмечена лишь единичными исследователями, которые занимались изучением зарастания валежин в горных лесах Карпат и Урала [4, 37].

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

В отличие от мохообразных сосудистые растения в микрогруппировках на валежинах достигают господствующего положения на промежуточных и конечных стадиях микросукцессий. Это определяется тем, что они не столь

быстро заселяют валеж и развиваются медленнее мхов. Сосудистые растения активно внедряются в микрогруппировки после того, как бриофиты плотным чехлом покроют всю валежину. Видимо, моховой покров создает благоприятные условия для прорастания сосудистых растений и способствует закреплению их семян на валежине. По мере разложения валежника и развития микрогруппировок участие мезофитов уменьшается, а гелофитов – возрастает. На валежинах начальных и промежуточных стадий представлены растения разных эколого-ценотических групп – неморальные, бореальные, боровые и влажно-луговые виды растений, которые не свойственны лесным сообществам на болотах, тогда как на конечных стадиях развития микрогруппировок абсолютное доминирование принадлежит черноольховым и травяно-болотным растениям. Следует отметить, что длиннокорневищные и столонообразующие растения преобладают на всех стадиях развития микрогруппировок. Однако на первых и промежуточных этапах создаются благоприятные условия для развития видов растений и других жизненных форм. Кроме того, валежины – благоприятный субстрат для приживания семенного поколения всех без исключения видов растений, характерных для низинных болот.

Стареющие и выпадающие стволы ели, ольхи и березы непрерывно создают новые микросайты в виде валежин, на которых формируются очередные микрогруппировки растений. Таким образом, устойчивый оборот поколений в популяциях деревьев – одно из необходимых условий для поддержания видового разнообразия высокотравных ельников на низинных болотах.

Благодарности

Работа М. В. Горновой выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН, а также поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 18-34-00911 мол_а).

Библиографический список

1. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7–20.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 2. – 575 с.
3. Широков, А. И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ / А. И. Широков // Лесоведение. – 2005. – № 1. – С. 19–27.
4. Микро мозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темных хвойных 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.
5. Ulanova, N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review / N. G. Ulanova // Forest Ecology and Management. – 2000. – Vol. 135. – P. 155–167.

6. Бобровский, М. В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования / М. В. Бобровский. – М. : КМК, 2010. – 359 с.
7. Скворцова, Е. Б. Экологическая роль ветровалов / Е. Б. Скворцова, Н. Г. Уланова, В. Ф. Басевич. – М. : Лесная промышленность, 1983. – 192 с.
8. Odor, P. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood / P. Odor, T. Standovár // Ecol. Bull. – 2001. – Vol. 49. – P. 219–229.
9. Кушневская, Е. В. Эпиксильные сукцессии в ельниках Ленинградской области / Е. В. Кушневская // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, № 7. – С. 917–939.
10. 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.
11. 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.
12. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : автореф. дис. ... д-ра. биол. наук / Евстигнеев О. И. – Нижний Новгород, 2010. – 48 с.
13. Растительность европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 431 с.
14. 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). – P. 1–23. DOI 10.21685/2500-0578-2017-3-3.
15. 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.
16. Стороженко, В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент / В. Г. Стороженко. – Тула : Гриф и К, 2007. – 192 с.
17. Широков, А. И. 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. Сер.: Биология. – 2001. – № 1. – С. 18–24.
18. 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, вып. 3. – С. 25–31.
19. Миркин, Ю. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Ю. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М. : Наука, 1983. – 134 с.
20. 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. – 2012. – Вып. 7. – С. 150–160.
21. 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.
22. Ниценко, А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, № 7. – С. 1002–1014.
23. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
24. Булохов, А. Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации / А. Д. Булохов. – Брянск : РИО БГУ, 1996. – 104 с.
25. Анищенко, Л. Н. Бриофлора и бриорастительность Брянской области: биоэкологические, созологические и фитоиндикационные аспекты / Л. Н. Анищенко. – Брянск : РИО БГУ, 2007. – 200 с.
26. Симонов, Г. П. Отдел *Bryophyta* – Мохообразные – Бриофиты / Г. П. Симонов // Конспект флоры заповедника «Кодры». – 1980. – С. 200–215.
27. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высш. шк., 1962. – 378 с.
28. Мельничук, В. М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга Европейской части СССР / В. М. Мельничук. – Киев : Наукова Думка, 1970. – 442 с.
29. Абрамов, И. И. Определитель листостебельных мхов Карелии / И. И. Абрамов, Л. А. Волкова. – М. : КМК, 1998. – 390 с.
30. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М. : Наука, 1983. – 198 с.
31. Смирнов, В. Э. *SpeDiv* – программа для анализа разнообразия растительности / В. Э. Смирнов // Принципы и способы сохранения разнообразия. – 2006. – С. 142–143.
32. Боровиков, В. П. Популярное введение в программу Statistica / В. П. Боровиков. – М. : Компьютер Пресс, 1998. – 256 с.
33. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 992 с.

34. The check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova et al. // *Arctoa*. – 2006. – Vol. 15. – P. 1–130.
35. Константинова, Н. А. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР / Н. А. Константинова, А. Д. Потемкин, Р. Н. Шляков // *Arctoa*. – 1992. – Vol. 1 (1–2). – С. 87–127.
36. Алексеев, Ю. А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция) / Ю. А. Алексеев. – М. : Аргус, 1996. – 251 с.
37. Zielonka, T. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains / T. Zielonka, G. Piątek // *Plant Ecology*. – 2004. – Vol. 172. – P. 63–72.

References

1. Korotkov V. N. *Biologicheskie nauki* [Biological Sciences]. 1991, no. 8, pp. 7–20.
2. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost* [Eastern European forests: history in the Holocene and modernity]. Execut. ed. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 2, 575 p.
3. Shirokov A. I. *Lesovedenie* [Forest Science]. 2005, no. 1, pp. 19–27.
4. Lugovaya D. L., Smirnova O. V., Zaprudina M. V., Aleynikov A. A., Smirnov V. E. *Ekologiya* [Ecology]. 2013, no. 1, pp. 3–10.
5. Ulanova N. G. *Forest Ecology and Management*. 2000, vol. 135, pp. 155–167.
6. 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.
7. Skvortsova E. B., Ulanova N. G., Basevich V. F. *Ekologicheskaya rol vetrovalov* [Ecological role of windfalls]. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1983, 192 p.
8. Odor P., Standovář T. *Ecol. Bull.* 2001, vol. 49, pp. 219–229.
9. Kushnenskaya E. V. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal]. 2012, vol. 97, no. 7, pp. 917–939.
10. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Braslavskaya T. Yu., Chupachenko V. G. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department]. 1999, vol. 104, iss. 6, pp. 3–8.
11. 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 Polesya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* [Biogeocoenotic cover of the Nerusso-Desnyanskoye Polesie: mechanisms for maintaining biological diversity]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 176 p.
12. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: avtoref. dis. d-ra. biol. nauk* [Mechanisms for maintaining biological diversity of forest biogeocenoses: Abstract of thesis of the Doctor of Biological Sciences]. Nizhniy Novgorod, 2010, 48 p.
13. *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation in the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
14. Evstigneev O. I., Gornova M. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (3), pp. 1–23. DOI 10.21685/2500-0578-2017-3-3.
15. 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.
16. Storozhenko V. G. *Ustoychivye lesnye soobshchestva. Teoriya i eksperiment* [Sustainable forest communities. Theory and experiment]. Tula: Grif i K, 2007, 192 p.
17. Shirokov A. I., Spirin V. A., Shestakova A. A., Pokhodyaeva M. E. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. Ser.: Biologiya* [Bulletin of N.I. Lobachevsky University of Nizhni Novgorod]. 2001, no. 1, pp. 18–24.
18. Spirin V. A., Shirokov A. I. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and phytopathology]. 2002, vol. 36, iss. 3, pp. 25–31.
19. Mirkin Yu. M., Rozenberg G. S. *Tolkovyy slovar sovremennoy fitotsenologii* [Definition dictionary of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1983, 134 p.
20. Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V., Anishchenko L. N. *Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti* [Study and protection of biological diversity in the Bryansk region]. 2012, iss. 7, pp. 150–160.
21. Dzhongman R. G. G., Ter Braak S. Dzh. F., Van Tongeren O. F. R. *Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshaftov* [Data analysis in the ecology of communities and landscapes]. Moscow: In-t vod. problem RAN, 1999, 306 p.
22. Nitsenko A. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal]. 1969, vol. 54, no. 7, pp. 1002–1014.
23. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost* [Eastern European forests: history in the Holocene and modernity]. Execut. ed. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p.
24. Bulokhov A. D. *Ekologicheskaya otsenka sredey metodami fitoindikatsii* [Ecological evaluation of the environment by the methods of phytoindication]. Bryansk: RIO BGU, 1996, 104 p.
25. Anishchenko L. N. *Brioflora i briorastitelnost Bryanskoy oblasti: bioekologicheskie, sozologicheskie i fitoindikatsionnye aspekty* [Brioflora and bryophyte of the Bryansk region: bioecological, sociological and phytoindication aspects]. Bryansk: RIO BGU, 2007, 200 p.
26. Simonov G. P. *Konspekt flory zapovednika «Kodry»* [Summary of flora in the Kodry reserve]. 1980, pp. 200–215.

27. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynnykh rasteniy* [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vyssh. shk., 1962, 378 p.
28. Melnichuk V. M. *Opredelitel listvennykh mkhov sredney polosy i yuga Evropeyskoy chasti SSSR* [Indicator of deciduous mosses in the center and south of the European part in the USSR]. Kiev: Naukova Dumka, 1970, 442 p.
29. Abramov I. I., Volkova L. A. *Opredelitel listostebelnykh mkhov Karelii* [Indicator of leafy mosses in Karelia]. Moscow: KMK, 1998, 390 p.
30. Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broad-leaved forests]. Moscow: Nauka, 1983, 198 p.
31. Smirnov V. E. *Printsipy i sposoby sokhraneniya raznoobraziya* [Principles and ways of preserving diversity]. 2006, pp. 142–143.
32. Borovikov V. P. *Populyarnoe vvedenie v programmu Statistica* [Handy introduction to the program Statistica]. Moscow: Komp'yuter Press, 1998, 256 p.
33. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv* [Vascular plants in Russia and neighboring states]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995, 992 p.
34. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. *Arctoa*. 2006, vol. 15, pp. 1–130.
35. Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Shlyakov R. N. *Arctoa*. 1992, vol. 1 (1–2), pp. 87–127.
36. Alekseev Yu. A. *Osoki (morfologiya, biologiya, ontogenez, evolyutsiya)* [Sedges (morphology, biology, ontogeny, evolution)]. Moscow: Argus, 1996, 251 p.
37. Zielonka T., Piątek G. *Plant Ecology*. 2004, vol. 172, pp. 63–72.