

КОМИТЕТ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ,  
ЛИЦЕНЗИРОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ  
ЗАПОВЕДНИК «БРЯНСКИЙ ЛЕС»



# **ИЗУЧЕНИЕ И ОХРАНА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ**

**Материалы по ведению  
Красной книги  
Брянской области**

**Выпуск 7**

Брянск  
2012

УДК 504.73.06+504.74.06+581.9+591.9  
ББК 28.588+28.591+28.688  
К 78

Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 7. Брянск, 2012. 180 с.

Сборник содержит сведения о результатах изучения биологического разнообразия Брянской области, о распространении, численности, особенностях биологии и экологии редких, ценных и малоизученных видов растений, животных и грибов в Брянской области. Книга предназначена биологам, специалистам в области охраны окружающей среды, работникам охотничьего, лесного и сельского хозяйства, педагогам, студентам и всем, кто интересуется проблемами изучения и охраны природы.

Ответственный редактор – Е.Ф. Ситникова  
Рецензент: д.б.н. О.И. Евстигнеев

Рисунки:

Обложка – скопа (рис. Кайгородовой Е.Ю.), с. 7 – чилим или водяной орех (Жизнь растений, 1981 г.), с. 35 – двухцветный кожан (рис. Крускоп С.В. ), с. 101 – лось (Календарь охоты, М., 1953)

Дизайн и компьютерная верстка О.В. Екимовой

© Комитет природопользования и охраны окружающей среды, лицензирования отдельных видов деятельности Брянской области, 2012

© ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», 2012

© Коллектив авторов, 2012

ISBN – 978-5-91877-114-3

## ВАЛЁЖ И ПОДДЕРЖАНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ЕЛЬНИКАХ НА НИЗИННОМ БОЛОТЕ

О.И. Евстигнеев<sup>1</sup>, М.В. Харлампиева<sup>2</sup>, Л.Н. Анищенко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»

<sup>2</sup>Брянский государственный университет им. академика И.Г. Петровского

Во время флористического обследования памятника природы «Болото Рыжуха» (Брянская область) на низинном болоте был обнаружен высокотравный ельник с редкими видами растений европейской части России (Евстигнеев, Федотов, 2004; Евстигнеев, 2004, 2005). Геоботаническое изучение ельника показало, что среди лесных сообществ на низинных болотах (черноольшаников и березняков) он наиболее близок к климаксовым ценозам. О близости высокотравного ельника к климаксовым сообществам свидетельствуют несколько обстоятельств: 1) полночленность видового состава древесной синузии; 2) устойчивый оборот поколений в ценопопуляциях большинства видов деревьев; 3) относительно высокое видовое разнообразие сосудистых растений, среди которых обнаружено большое число редких видов; 4) относительно высокая гетерогенность среды, которая определяется развитым ветровально-почвенным комплексом (Харлампиева, Евстигнеев, 2011).

Изучение лесных сообществ климаксового типа на водоразделах показало, что существенную роль в поддержании видового разнообразия сосудистых растений играют ветровально-почвенные комплексы (Коротков, 1991; Восточноевропейские ..., 2004б; Широков, 2004, 2005; Запрудина, 2012б). Они возникают в результате падения старых деревьев и представлены выворотами корневой системы, вывальными ямами и валёжинами (Скворцова и др., 1983; Бобровский, 2010). К сожалению, в известной нам литературе лишь единичные работы посвящены роли ветровально-почвенных комплексов в поддержании флористического разнообразия лесов на низинных болотах (Сарычева, 1998; Евстигнеев, Сарычева, 2000). В связи с этим поставлена цель – оценить роль валёжа разной степени разложения в поддержании флористического

разнообразия высокотравных ельников на болоте.

### Район и методы исследования

Исследования проводили в высокотравном ельнике на низинном болоте, которое находится на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Навлинский район). Памятник природы расположен в пределах Неруссо-Деснянского полесья, которое относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980). Древостой ельника сложен елью обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.), ольхой черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), а также единичными особями ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) и вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds.). В подросте помимо этих видов встречаются единичные особи клена остролистного (*Acer platanoides* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.). Кустарниковый ярус формируют черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.) и лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.). Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием следующих видов: *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Carex acuta* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *C. oleraceum* (L.) Scop., *Eupatorium cannabinum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum salicaria* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Rubus idaeus* L., *Thyselium palustre* (L.) Rafin., *Urtica dioica* L., *Valeriana officinalis* L. и др. Детальная геоботаническая характеристика ельника дана в работе Л.Н. Анищенко и М.В. Харлампиевой (2011).

Для описания микрогруппировок растений подбирали валёж разной степени разложения. При этом использовали диагностические критерии этапов деструкции и гумификации валёжин, которые предложены А.И. Широковым с соавторами (Широков и др., 2001; Спиринов, Широков, 2002). На одном гектаре высокотравного ельника был закартирован валёж всех стадий разложения. Учитывали валёж диаметром не менее 15 см в его основании. На этом валёже хорошо выражены все стадии микросукцессии. Возраст вывала и длительность развития микрогруппировок растений на валёже оценивали по косвенным признакам: 1) по дате начала активного роста в высоту подроста, который длительное время существовал в угнетенном состоянии под пологом древостоя до образования окна; 2) по максимальному возрасту подроста, который поселился на первых этапах разложения валёжа. На каждом этапе сделано по 11 геоботанических описаний. Сосудистые растения описывали на пробных площадках по 0,25 м<sup>2</sup>, а мохообразные – по 100 см<sup>2</sup>. На каждой площадке выявляли полный флористический состав и оценивали участие видов в сообществе по шкале Ж. Браун-Бланке. Классы постоянства видов даны по пятибалльной шкале: I – вид присутствует в 1-20% описаний, II – в 21-40%, III – в 41-60%, IV – в 61-80%, V – в 81-100% (Миркин и др., 1989).

Для оценки видового разнообразия микрогруппировок использовали следующие показатели: видовое богатство, видовая насыщенность, число видов по эколого-ценотическим группам (Ханина и др., 2000), число видов по экобиоморфам, число видов по группам жизненных форм, число видов мохообразных по группам субстратной приуроченности. Видовое богатство – число видов в сообществе. Этот показатель определяли как число видов на 11 пробных площадках, которые относятся к одному варианту микрогруппировок. Видовая насыщенность – среднее число видов на единицу площади. Для расчета видовой насыщенности сообщества определяли число видов на каждой площадке, а затем рассчитывали насыщенность как среднее арифметическое число видов. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А.А. Ни-

ценко (1969), понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе соотношения ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на всех площадках, отнесенных к анализируемому варианту микрогруппировок. При этом использовали классификацию ЭЦГ видов сосудистых растений, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские ..., 2004а). Экобиоморфологическая характеристика видов сосудистых растений дана по работе А.Д. Булохова (1996), а видов мохообразных (бриофитов) – по работе Л.Н. Анищенко (2007) и Г.П. Симонова (1980). Характеристика жизненных форм сосудистых растений дана по И.Г. Серебрякову (1962). При этом использовали работу А.Д. Булохова (1996). Группы мхов по субстратной приуроченности (эпифиты, эпиксилы и эпигеи) выделяли, используя работы В.М. Мельничук (1970) и И.И. Абрамова с Л.А. Волковой (1998). Эпифиты – виды мохообразных, которые предпочитают селиться на живой коре. Эпиксилы – виды, которые чаще селятся на гнилой коре и древесине. Эпигеи – виды, которые преимущественно встречаются на почве. Латинские названия сосудистых растений даны по работе С.К. Черепанова (1995), мохообразных – по списку бриофитов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006) и по списку печеночников и антоцеротовых территории СССР (Константинова и др., 1992).

### **Результаты исследования**

В сообществах с избыточным увлажнением поваленные стволы деревьев, а затем перегнивающий валёж, содержат меньше влаги, чем окружающая почва. В гниющей древесине создаются лучшие условия аэрации, чем во влажных, плохо дренируемых торфяно-перегнойных почвах. Органический субстрат валёжа обладает плохой теплопроводностью, поэтому растения не выжимаются морозами (Скворцова и др., 1983). Время существования валёжа в условиях повышенного увлажнения – от 15 до 25 лет. Число валёжин разной степени разложения в исследуемом сообществе – 172 экз. на 1 га. Это составляет 3% от площади почвенного покрова (табл. 1). Интересно отметить, что такую площадь валёж

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

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

Примечание.

<sup>1</sup> Учитывали валёж диаметром не менее 15 см в его основании.

<sup>2</sup> Долю площади валёжин рассчитывали от площади почвенного покрова (1 га).

занимает и в наименее нарушенных лесах на водоразделах (Запрудина, 2012а). В развитии микрогруппировок растений на валёже выделяется пять стадий.

**Первая стадия.** К этой стадии относится валёж, у которого началась деструкция: древесина на нижней стороне колоды становится рыхлой, поскольку здесь поселяются пионерные грибы-ксилотрофы; кора частично отслаивается; ветви, поддерживающие упавшую колоду, подгнивают и ломаются. Продолжительность стадии от 3 до 5 лет. На одном гектаре изучаемого ельника встречено 40 валёжин первой стадии разложения с общей площадью 91 м<sup>2</sup> (табл. 1).

На этой стадии в микрогруппировках растений доминируют мохообразные. Они благодаря обильному спороношению и активному вегетативному разрастанию первыми осваивают субстрат валёжины. Среди мохообразных чаще встречаются эпифиты, которые предпочитают селиться на коре живых деревьев и кустарников (*Orthotrichum obtusifolium* Brid., *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web) Vain.), а также виды, которые могут развиваться и на свежееупавшем валёже (*Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G., *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B.S.G., *Hypnum cupressiforme* Hedw. и *Radula complanata* (L.) Dum. (табл. 2, 4).

Участие сосудистых растений минимально. Их покрытие около 1%. На учетных площадках отмечено от 1 до 5 видов. Все сосудистые растения представлены, как правило, проростками и ювенильными особями. Среди деревьев чаще встречаются мезогеломорфные виды: *Alnus glutinosa*

(L.) Gaertn. и *Betula pubescens* Ehrh. 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 валёже (табл. 3, 4).

**Вторая стадия.** Ствол полностью опускается на землю и начинается интенсивная деструкция валёжа: кора сохраняется только частично, древесина упавшего ствола легко расслаивается и становится рыхлой, на верхней стороне колоды начинается гуминификация. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре изучаемого сообщества встречено 39 валёжин второй стадии разложения с общей площадью 70 м<sup>2</sup> (табл. 1).

В микрогруппировках растений наибольшее участие характерно также для мохообразных. Они благодаря разнообразным способам вегетативного размножения и разрастания покрывают плотным «чехлом» практически весь валёж. 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

Характеристика разнообразия видов мохообразных (бриофитов)  
на разных стадиях развития микрогруппировок на валёже.  
Высокотравный ельник на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха».  
Неруссо-Деснянское полесье. Лето 2012 года

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 <sup>2</sup>	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
Индекс разнообразия Симпсона	8,0	11,5	9,0	8,4	7,0
Число видов (и доля в %) разных групп по субстрату на 11 площадках по 100 см <sup>2</sup>					
Эпифиты	3 (27,3)	1 (6,7)	1 (7,7)	-	-
Эпифиты, эпиксилы	4 (36,3)	5 (33,3)	3 (23,1)	1 (9,1)	-
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	2 (18,2)	2 (13,3)	1 (7,7)	2 (18,2)	2 (22,2)
Эпиксилы, эпигеи	2 (18,2)	7 (46,7)	8 (61,5)	7 (63,5)	5 (55,6)
Эпигеи	-	-	-	1 (9,1)	2 (22,2)
Число видов (и доля в %) разных экобиоформ на 11 площадках по 100 см <sup>2</sup>					
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)

показателях видового богатства и индекса Симпсона (табл. 2). Это связано с тем, что покрытие сосудистых растений небольшое, 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 (табл. 3). Среди бореальных и борových растений обнаружены *Betula pubescens*, *Circaea alpina* L., *Dryopteris carthusiana*, *Picea abies* (L.) Karst., *Rubus idaeus* 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: *Alnus glutinosa*, *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*

(L.) Roth, *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*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Poa remota*, *Poa trivialis*, *Rubus saxatilis* и *Scutellaria galericulata* L. (табл. 4).

**Третья стадия.** Древесина полностью деструктурирована: легко крошится и окрашена в бурый цвет. Гуминификация охватывает значительную часть колоды. Длительность стадии от 4 до 8 лет. На одном гектаре рассматриваемого ельника встречено 47 валёжин третьей стадии разложения с общей площадью 78 м<sup>2</sup> (табл. 1).

По сравнению с предыдущей стадией в микрогруппировках растений покрытие мхов снижается до 70%. Значения некоторых показателей видового разнообразия (видовое богатство, индекс Симпсона) уменьшаются.

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

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 <sup>2</sup>	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
Индекс разнообразия Симпсона	9,6	21,1	28,7	32,0	14,5
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 11 площадках по 0,25 м <sup>2</sup>					
Бореальная лесная	2 (14,3)	5 (17,2)	6 (14,3)	4 (9,5)	-
Боровая (бореальная опушечная)	-	1 (3,5)	1 (2,4)	1 (2,4)	-
Неморальная лесная	4 (28,6)	4 (13,8)	4 (9,5)	5 (11,9)	-
Влажно-луговая	1 (7,1)	3 (10,3)	7 (16,7)	6 (14,3)	1 (5,0)
Травяно-болотная	2 (14,3)	4 (13,8)	9 (21,4)	10 (23,8)	10 (50,0)
Черноольховая лесная и опушечная	5 (35,7)	12 (41,4)	15 (35,7)	16 (38,1)	9 (45,0)
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 11 площадках по 0,25 м <sup>2</sup>					
Стержнекорневые	1 (7,1)	1 (3,4)	2 (4,8)	2 (4,8)	-
Плотнoderновинные	1 (7,1)	-	1 (2,4)	1 (2,3)	1 (5,0)
Монокарпические малолетники	2 (14,3)	2 (6,9)	2 (4,8)	2 (4,8)	-
Лианы полукустарничковые и травянистые	-	2 (6,9)	1 (2,4)	2 (4,8)	2 (10,0)
Деревья, кустарники	3 (21,5)	6 (20,7)	5 (11,9)	5 (11,9)	1 (5,0)
Короткорневищные	3 (21,5)	6 (20,7)	7 (16,6)	11 (26,2)	2 (10,0)
Рыхлoderновинные	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 экобиоформ на 11 площадках по 0,25 м <sup>2</sup>					
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)

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 из которых относится к эпифитам. К третьей группе относятся мохообразные, увеличивающие свое участие в микрогруппировках (*Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium laetum* B.S.G. и *Rhizomnium punctatum*),

а также виды, которые появляются впервые (*Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T. Кор.). Подавляющее большинство растений третьей группы – эпиксилы, которые относятся к гигромезофитам и гигрофитам (табл. 2, 4).

Сосудистые растения покрывают половину колоды. Их видовое богатство и видовая насыщенность достигают максимальных значений: в микрогруппировках встречено 42 вида, а на площадках насчитывается в среднем 16 видов. Пополняется видовой состав всех эколого-ценотических групп. Так, среди

травяно-болотных видов появляются сеянцы *Agrostis stolonifera* L. и *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*, *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. (табл. 3, 4)

**Четвертая стадия.** От упавшего ствола остался только земляной вал. Большая часть разложившейся колоды слабо отличима от гумусового горизонта, только верхний слой иногда имеет консистенцию слежавшейся подстилки. Длительность стадии от 4 до 6 лет. На одном гектаре сообщества встречено 46 валёжин четвертой стадии разложения с общей площадью 64 м<sup>2</sup> (табл. 1).

Синузия мохообразных деградирует: проективное покрытие снижается до 30%, уменьшаются показатели видового богатства и индекса Симпсона. Это связано с тем, что ярус бриофитов не выдерживает угнетающего влияния сосудистых растений. Исчезает часть эпифитов: *Anomodon longifolius*, *Brachythecium salebrosum* и *Radula complanata*. Большая часть мохообразных представлена видами, которые могут жить и на валёже, и на переувлажненном торфяно-перегнойном субстрате: *Brachythecium rivulare*, *Marchantia polymorpha* L., *Plagiothecium laetum*, *Rhizomnium punctatum* и др. Эти виды – исключительно гигрофиты и мезофиты (табл. 2, 4).

Участие синузии трав в микрогруппировках максимально: проективное покрытие достигает 80%. При этом показатели видового разнообразия сохраняются на высоком уровне. Насыщенность эколого-ценотических групп видами максимальна. По числу видов преобладают черноольховые растения. Из них на валёже появляются сеянцы *Ribes nigrum* L. и *Thyselium palustre*, 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. Также как и на предыдущих стадиях в спектре жизненных форм господствуют длиннокорневищные растения, а в спектре экобиоморф более половины принадлежит разным вариантам геломорфных растений (табл. 3, 4).

**Пятая стадия.** На заключительной стадии земляной вал полностью сглаживается. Это обычно случается на 15-25 год после появления валёжины. Экологический режим не отличим от торфяно-перегнойных почв. Переувлажненность субстрата затрудняет доступ кислорода в почву. Известно, что это нарушает дыхание и синтезирующую деятельность корней, препятствует развитию их всасывающей части, а также снижает биологическую активность почв (Скворцова и др., 1983). Длительность стадии – до появления на этом месте свежего валёжа.

На торфяно-перегнойном субстрате под затеняющим ярусом трав покрытие мохообразных минимально – не более 20%. Показатели видового разнообразия на низком уровне. Большая часть видов исчезает из микрогруппировок (*Hypnum cupressiforme*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiothecium laetum*, *Sanionia uncinata*), у некоторых – уменьшается встречаемость и покрытие (*Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Rhizomnium punctatum*). Только два новых вида появляется в группировках: *Plagiomnium affine* и *P. medium*. Также как и на предыдущем этапе преобладают эпиксильные и эпигейные бриофиты, большая часть которых относится к гигрофитам (табл. 2, 4).

Из-за напряженных экологических условий показатели видового разнообразия сосудистых растений уменьшаются более чем в два раза. Преобладание в синузии трав переходит от черноольховых к травяно-болотным видам. Характерные виды переувлажненных торфяно-перегнойных почв – длиннокорневищные (*Cardamine amara*, *Carex acuta*, *C. riparia*, *Filipendula ulmaria*, *Phragmites australis*, *Scirpus sylvaticus* L., *Thelypteris palustris*) и столонообразующие растения (*Chrysosplenium alternifolium*, *Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*), большая часть которых относится к гелофитам (табл. 3, 4). Длинные корневища и столоны помогают растениям «убегать» от воды на повышения микрорельефа, где выше аэрация. К таким



микроразнообразия относятся валёж разной степени разложения, тела кочкообразующих осок, вывороты корневой системы и прикомлевые возвышения деревьев. У многих видов переувлажненного субстрата в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани (*Carex acuta*, *C. riparia*, *Phragmites australis* и *Cardamine amara*). У *Carex cespitosa* формируются кочки с тонкими «воздушными» корнями. Известно, что «воздушные» корни в отличие от почвенных не прорывают влагалищные листья, растут вверх и выполняют аэрирующую функцию (Алексеев, 1996). Следует отметить, что на этой стадии развития из-за переувлажненности субстрата 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 валёже. Затем повзрослевшие особи, после перегнивания колоды, оказываются на переувлажненном субстрате.

### **Заключение**

Валёж разной степени разложения и формирующиеся на нем микрогруппировки растений можно рассматривать как последовательные стадии микросукцессии. Благодаря этим микросукцессиям в высокотравных ельниках на низинных болотах создаются возможности для совместного существования большого числа видов растений, которые отличаются по экологии, жизненным формам и ценотической принадлежности.

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

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

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

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-01448-а.

Таблица 4

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

Названия растений	Стадии развития микрогруппировок					ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5			
Число описаний	11	11	11	11	11			
С. Ярус трав и кустарничков								
Среднее проективное покрытие, %	1	10	50	80	80			
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	-	-	III	-	I	Тр-Бл	Rd, Np	М/He
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	V	V	V	IV	-	Че-Ле	D	М/He
<i>Angelica sylvestris</i> L.	I	I	IV	III	-	Че-Оп	Ck	М
<i>Asarum europaeum</i> L.	-	-	-	I	-	He-Ле	Dk	М
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	-	I	I	-	-	Че-Ле	Kk	Hg
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	III	II	IV	-	-	Бо-Ле	D	М/He
<i>Caltha palustris</i> L.	-	-	-	I	III	Тр-Бл	Kc	Hg/He
<i>Cardamine amara</i> L.	-	III	V	IV	II	Тр-Бл	Dk	Hg/He
<i>Carex acuta</i> L.	-	I	I	III	II	Тр-Бл	Dk	К/He
<i>Carex cespitosa</i> L.	-	-	-	I	I	Тр-Бл	Pd	He
<i>Carex digitata</i> L.	I	-	-	-	-	He-Ле	Pd	К/He
<i>Carex elongata</i> L.	-	I	I	III	I	Че-Ле	Rd	He
<i>Carex riparia</i> Curt.	-	-	I	-	II	Тр-Бл	Dk	He
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	-	III	II	III	I	Че-Ле	St	Hg/He
<i>Circaea alpina</i> L.	-	I	I	-	-	Бо-Ле	St	He
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	I	II	III	IV	I	Че-Оп	Kk	He
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Ck	М
<i>Convallaria majalis</i> L.	-	-	I	-	-	He-Ле	Dk	М
<i>Corylus avellana</i> L.	-	I	-	-	-	He-Ле	K	К/М
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	-	II	V	III	-	Че-Ле	Kk	М/He
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	-	-	I	-	-	Вл-Лу	Pd	К/He
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	II	IV	V	III	-	Бо-Ле	Kk	М
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	-	-	-	I	-	Тр-Бл	Kk	Hg/He
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	-	-	-	I	-	He-Ле	Kk	М
<i>Epilobium palustre</i> L.	I	-	I	-	-	Тр-Бл	St	He
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	-	-	I	I	-	Че-Оп	Dk	М/He
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	I	I	II	-	-	He-Ле	Rd	Hg/М
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	I	I	III	II	Вл-Лу	Dk	М/He
<i>Galium palustre</i> L.	I	I	-	III	III	Тр-Бл	Dk	Hg/He
<i>Geranium robertianum</i> L.	II	IV	V	III	-	He-Ле	Mo	Hg
<i>Geum rivale</i> L.	I	III	V	IV	-	Вл-Лу	Kk	М/He
<i>Humulus lupulus</i> L.	-	I	-	I	I	Че-Ле	Li	М/He
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	II	III	V	II	-	Че-Ле	Mo	Hg
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	-	-	-	I	-	Тр-Бл	Kk	Hg/He
<i>Lycopus europaeus</i> L.	-	-	-	-	I	Че-Ле	St	Hg/He
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	-	-	I	III	II	Тр-Бл	St	He

Таблица 4 (продолжение)

Названия растений	Стадии развития микрогруппировок					ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	1	2	3	4	5			
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	I	-	-	Бо-Ле	Dk	М
<i>Melandrium dioicum</i> (L.) Coss. & Germ.	-	-	I	I	-	Че-Ле	Kk	М
<i>Mercurialis perennis</i> L.	-	-	-	I	-	Не-Ле	Dk	Hg
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	-	-	II	-	-	Тр-Бл	Dk	Hg/He
<i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	III	II	-	Не-Ле	Dk	Hg/M
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	-	-	I	II	III	Тр-Бл	Dk	К/He
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	-	I	II	I	-	Бо-Ле	D	М/He
<i>Poa remota</i> Forsell.	-	I	II	I	-	Че-Ле	Dk	He
<i>Poa trivialis</i> L.	-	II	IV	I	-	Вл-Лу	Dk	Hg/M
<i>Polygonum bistorta</i> L.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Kk	М/He
<i>Populus tremula</i> L.	I	-	-	-	-	Не-Ле	D	М
<i>Ranunculus repens</i> L.	-	-	I	I	-	Вл-Лу	Dk	Hg/M
<i>Ribes nigrum</i> L.	-	-	-	I	I	Че-Ле	K, Dk	Hg/He
<i>Rubus idaeus</i> L.	-	I	I	I	-	Бо-Оп	K	М
<i>Rubus saxatilis</i> L.	-	II	IV	II	-	Бо-Ле	St	М
<i>Salix cinerea</i> L.	-	I	I	-	-	Че-Ле	K	Hg/He
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	-	-	-	-	V	Че-Ле	Dk	Hg/M
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	-	I	I	I	I	Тр-Бл	St	He
<i>Solanum dulcamara</i> L.	-	II	IV	II	IV	Че-Ле	Pk, Li	М/He
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	-	-	I	-	Бо-Ле	D	М
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	-	-	I	II	V	Че-Ле	Dk	Hg/He
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	-	-	-	I	-	Че-Ле	Kk	М/He
<i>Urtica dioica</i> L.	I	-	II	I	-	Че-Ле	Dk	Hg/M
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	I	-	-	-	Не-Ле	Kk	Hg/M

D. Ярус мохообразных (бриофитов) и лишайников

Среднее проективное покрытие, %	20	95	70	30	20	ГМС	ЭБ
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G.	V	III				Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.		I	I			Эпф	М
<i>Brachythecium rivulare</i> B.S.G.		III	V	V	V	Эпк, Эпг	Hg/M
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web.et Mohr) B.S.G.	IV	IV	I			Эпф, Эпк	М
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout				I	III	Эпф, Эпк, Эпг	М
<i>Cladonia coniocraea</i> (Florke) Spreng.	I					Эпф	К
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr		I	I	I	II	Эпк, Эпг	М
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.		I				Эпф, Эпк	Hg
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.		I				Эпк, Эпг	М
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	III	II	II	IV		Эпф, Эпк	М
<i>Marchantia polymorpha</i> L.				III		Эпг	М
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	II					Эпф	К

Таблица 4 (окончание)

Названия растений	Стадии развития микрогруппировок					ГМС	ЭБ
	1	2	3	4	5		
<i>Plagiomnium affine</i> (Bland.) Т.Кор.					V	Эпг	Hg/M
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) Т.Кор.	II	V	V	V	II	Эпф, Эпк, Эпг	Hg/M
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) Т.Кор.	I	I	III	I	II	Эпк, Эпг	Hg/M
<i>Plagiomnium medium</i> (B.S.G.) Т.Кор.					III	Эпг	Hg/M
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) Т.Кор.			I	III	I	Эпк, Эпг	Hg
<i>Plagiothecium laetum</i> B.S.G.		II	IV	III		Эпк, Эпг	M
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) B.S.G.	I	III				Эпф, Эпк	M
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		I	I			Эпк, Эпг	M
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G. Web) Vain.	I					Эпф	K/M
<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.	III	II	I			Эпф, Эпк	K/M
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) Т. Кор.	I	III	V	V	I	Эпк, Эпг	Hg
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske			II	I		Эпк, Эпг	Hg/M

Примечание. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – боровая (бореальная опушечная), Вл-Лу – влажно-луговая, Не-Ле – неморальная лесная, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная. Жизненные формы (ЖФ): Ск – стержнекорневые, D – деревья, Dk – длиннокорневищные, K – кустарники, Kc – кистекорневые, Kk – короткокорневищные, Li – травянистые лианы, Mo – монокарпические малолетники, Np – наземноползучие, Pd – плотнодерновинные, Pk – полукустарнички, Rd – рыхлодерновинные, St – столонообразующие. Экобиоморфы (ЭБ): He – геломорфные, Hg/He – гигрогеломорфные, M/He – мезогеломорфные, K/He – ксерогеломорфные, Hg – гигроморфные, Hg/M – гигромезоморфные, M – мезоморфные, K/M – ксеромезоморфные. Группы мохообразных по осваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей. Размер пробных площадок для сосудистых растений – 0,25 м<sup>2</sup>, для мохообразных – 100 см<sup>2</sup>

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии. М., 1998. 390 с.

Алексеев Ю.А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 251 с.

Анищенко Л.Н. Бриофлора и бриораствительность Брянской области: биоэкологические, соэкологические и фитоиндикационные аспекты. Брянск, 2007. 200 с.

Анищенко Л.Н., Харлампиева М.В. Сообщество высокотравного заболоченного ельника на территории памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Брянск, 2011. Вып. 6. С. 5-8.

Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., 2010. 359 с.

Булохов А.Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. Брянск, 1996. 104 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004а. Кн. 1. 479 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004б. Кн. 2. 575 с.

Евстигнеев О.И. Бузульник сибирский в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 1. Трубчевск, 2005. С. 48-49.

Евстигнеев О.И. Проект Красной книги Брянской области. Сосудистые растения. Трубчевск, 2004. 250 с.

Евстигнеев О.И., Сарычева Е.П. Роль микросайтов в поддержании флористического разнообразия черноольшаников // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 140-147.

Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. Башмачок настоящий // Красная книга Брянской области. Брянск, 2004. С. 81-84.

Запрудина М.В. Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова среднетаежных темнохвойных лесов Урала. Дис. канд. биол. наук. М., 2012а. 204 с.

Запрудина М.В. Микромозаичная структура травяно-кустарничкового покрова высокотравно-папоротниковых пихто-ельников с липой Висимского заповедника // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2012б. Вып. 25. № 3. С. 112-119.

- Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // *Арктоа*. 1992. Т. 1 (1-2). С. 87-127.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // *Биол. науки*. 1991. № 8. С. 7-20.
- Мельничук В.М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // *Бот. журн.* 1969. Т. 54. № 7. С. 1002-1014.
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.
- Сарычева Е.П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского полесья // *Бот. журн.* 1998. Т. 83. № 10. С. 65-72.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. М., 1962. 378 с.
- Симонов Г.П. Отдел *Bryophyta* – Мохообразные – Бриофите // Конспект флоры заповедника «Кодры». Кишинев, 1980. С. 200-215.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.
- Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // *Микология и фитопатология*. 2002. Т. 36. Вып. 3. С. 25-31.
- Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнов В.Э., Глухова Е.М. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповедников // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 30-45.
- Харлампиева М.В., Евстигнеев О.И. Высокотравные ельники на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья // *Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики*. Кострома, 2011. Т. 2. С. 82-85.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 992 с.
- Широков А.И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // *Лесоведение*. 2005. № 1. С. 19-27.
- Широков А.И. Мозаичная организация и спонтанная динамика квазиклиматических неморально-бореальных лесов // *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*. М., 2004. Кн. 2. С. 62-88.
- Широков А.И., Спирин В.А., Шестакова А.А., Походяева М.Е. Особенности гумификации валежа и динамика напочвенного покрова в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья // *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология*. 2001. № 1. С. 18-24.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. The check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. Т. 15. 2006. P. 1-130.