ОСОКОВЫЕ КОЧКИ И ПОДДЕРЖАНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В БОЛОТНЫХ ЕЛЬНИКАХ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

О.И. Евстигнеев[1], М.В. Харлампиева[2], Л.Н. Анищенко[2]
[1]Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»
[2]Брянский государственный университет им. академика И.Г. Петровского

Высокотравные ельники – это климаксовые сообщества, которые характерны для низинных болот лесной зоны (Смирнова, Коротков, 2001; Восточноевропейские ..., 2004; Харлампиева, Евстигнеев, 2011). Один из таких ельников был обнаружен в Брянской области во время флористического обследования памятника природы «Болото Рыжуха» (Евстигнеев, 2004, 2005). О близости этого сообщества к климаксному свидетельствуют следующие признаки: 1) полночленность видового состава древесной синузии; 2) устойчивый оборот поколений в ценопопуляциях большинства видов деревьев; 3) развитая структура микросайтов (микроместообитаний), которые представлены валежом, вывальными ямами, корневыми комлями, пристволовыми повышениями, ольховыми и осоковыми кочками (Харлампиева, Евстигнеев, 2011). Ранее в наших работах показано, что эти микросайты характеризуются уникальным экологическим режимом, который отличается от чисто болотного (Сарычева, 1998; Евстигнеев и др., 1999, 2012). Последнее обстоятельство позволяет внедряться в сообщество видам, которые не свойственны болотам. Это повышает видовое разнообразие сосудистых растений высокотравного ельника. Недаром в этом сообществе обнаружены редкие виды для европейской части России: *Carex loliacea* L., *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ. и др. (Евстигнеев, Федотов, 2012).

В предыдущей работе была показана роль валёжа деревьев в поддержании видового состава растений высокотравного ельника (Евстигнеев и др., 2012). В этой статье поставлена другая задача – оценить значение осоковых кочек, как микроместообитаний, в поддержании флористического разнообразия высокотравного ельника на низинном болоте.

Район и методы исследования

В качестве объекта исследования выбраны микрогруппировки растений, которые формируются на кочках осоки дернистой (*Carex cespitosa* L.). Это обычный вид травяных болот, заболоченных лугов и черноольшаников средней полосы Европейской части России (Маевский, 2006).

Исследования проводили в 2011-2013 гг. в высокотравном ельнике на низинном болоте, которое находится на территории памятника природы «Болото Рыжуха» (Навлинский район). Он расположен в пределах Неруссо-Деснянского полесья, которое относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980). В состав древостоя входят: ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.), ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), а также единичные особи 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.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), 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 oleraceum* (L.) Scop.,

Eupatorium cannabinum L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ligularia sibirica*, *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 этого сообщества дана в работе Л.Н. Анищенко и М.В. Харлампиевой (2011).

Для описания микрогруппировок растений подбирали осоковые кочки разного биологического возраста: молодые генеративные (g_1), средневозрастные генеративные (g_2) и старые генеративные (g_3). При диагностике онтогенетических состояний, или биологического возраста, кочкообразующих осок использовали критерии, предложенные А.А. Егоровой (1980) и А.В. Горновым (2010). Одновременно были сделаны описания микрогруппировок между кочками осок на площадях 0,25 м^2. Каждый вариант микрогруппировок сосудистых растений описали 21 раз, а микрогруппировки мохообразных (бриофитов) – в 11-кратной повторности. Сосудистые растения описывали в пределах всей кочки, а мохообразные – на площадках по 100 см^2. При этом выявляли полный флористический состав и оценивали участие видов в сообществе по шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). 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). При выделении сходных групп геоботанических описаний, принадлежащих разным этапам развития микросайтов, применяли ординацию. Для ординации использовали метод бестрендового анализа соответствий (DCA, Detended Correspondense Analysis). Этот метод эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний (Джонгман и др., 1999). Расчеты проводили с помощью пакета PC-ORD версии 4.0. В работе при выяснении экологических режимов на микросайтах предпочтение отдано отечественным шкалам Д.Н. Цыганова (1983), которые разработаны для лесов. Геоботанические описания обрабатывали по методу средневзвешенной середины интервала (Заугольнова и др., 1998). При этом использовали специальную программу SpeDiv (Смирнов, 2006).

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 всех пробных площадках, которые относятся к одному варианту микрогруппировок. Видовая насыщенность – среднее число видов на микросайт. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А.А. Ниценко (1969), понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе соотношение ЭЦГ определяли по общему списку видов, встреченных на всех микросайтах, 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 – по работе Л.Н. Анищенко (2007) и Г.П. Симонова (1980). Характеристика жизненных форм сосудистых растений приводится 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 мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006) и по списку печеночников и антоцеротовых территории СССР (Константинова и др., 1992).

Результаты исследования

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

Осоковая кочка – это благоприятный субстрат (микроместообитание, микросайт) для поселения многих видов растений (Куркин, 1954; Евстигнеев и др., 1999; Горнов, 2010, 2011). «Тело» кочки, как правило, состоит из живых и мертвых корневищ, между которыми скапливаются частицы почвы, занесенные сюда водой и роющими животными (главным образом муравьями). Обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам выявила отличие кочек от переувлажненных плохо дренируемых торфяно-перегнойных почв: кочки как микросайты содержат меньше влаги (рис. 1, *Hd*) и характеризуются лучшими условиями аэрации, а также отличаются меньшей переменностью увлажнения (рис. 1, *fH*). Другими словами, вероятность катастрофического затопления и вымокания растений, которые поселились на кочках, ниже, чем на заболоченных участках. При этом осоковые кочки отличаются меньшим почвенным богатством, чем торфяно-перегнойный субстрат (рис. 1, *Tr*). В высокотравном ельнике кочки осок приурочены чаще к светлым участкам (окнам), где их численность 76 экз. на 120 м². Это составляет 6% от площади почвенного покрова (табл. 1, рис. 2).

На осоковых кочках по причине благоприятного экологического режима формируются особые микрогруппировки (микроценозы) растений, для которых свойственны своеобразные динамические процессы – микросукцессии. Развитие микрогруппировок рассмотрим на примере осоки дернистой (*C. cespitosa* L.). В ельнике ее численность больше других видов кочкообразующих осок, поскольку она обладает большей теневыносливостью (Цыганов, 1983). В развитии микрогруппировок растений на кочках выделено четыре этапа: 1) микрогруппировки на молодых кочках,

Таблица 1

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

Характеристики осоковых кочек	Онтогенетические состояния осоковых кочек			Всего
	g_1	g_2	g_3	
Число осоковых кочек на 120 м²	14	6	56	76
Площадь осоковых кочек на 120 м², м²	0.18	0.23	6.45	6.86
Доля площади осоковых кочек от 120 м², %	0.2	0.2	5.4	5.8

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки

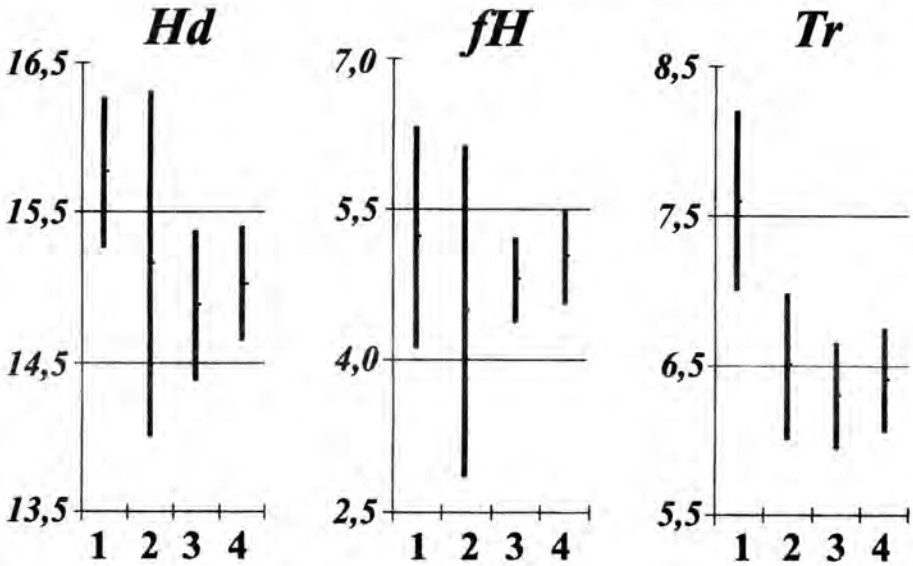

Рис. 1. Средние значения и диапазоны некоторых экологических режимов на осоковых кочках как микроместообитаниях. По оси ординат – баллы экологических факторов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983): *Hd* – увлажнения почв, *fH* – переменности увлажнения почв, *Tr* – солевого режима почв. По оси абсцисс – микроместообитания (микросайты): 1 – участки между кочками, 2 – молодые осоковые кочки, 3 – зрелые осоковые кочки, 4 – старые осоковые кочки

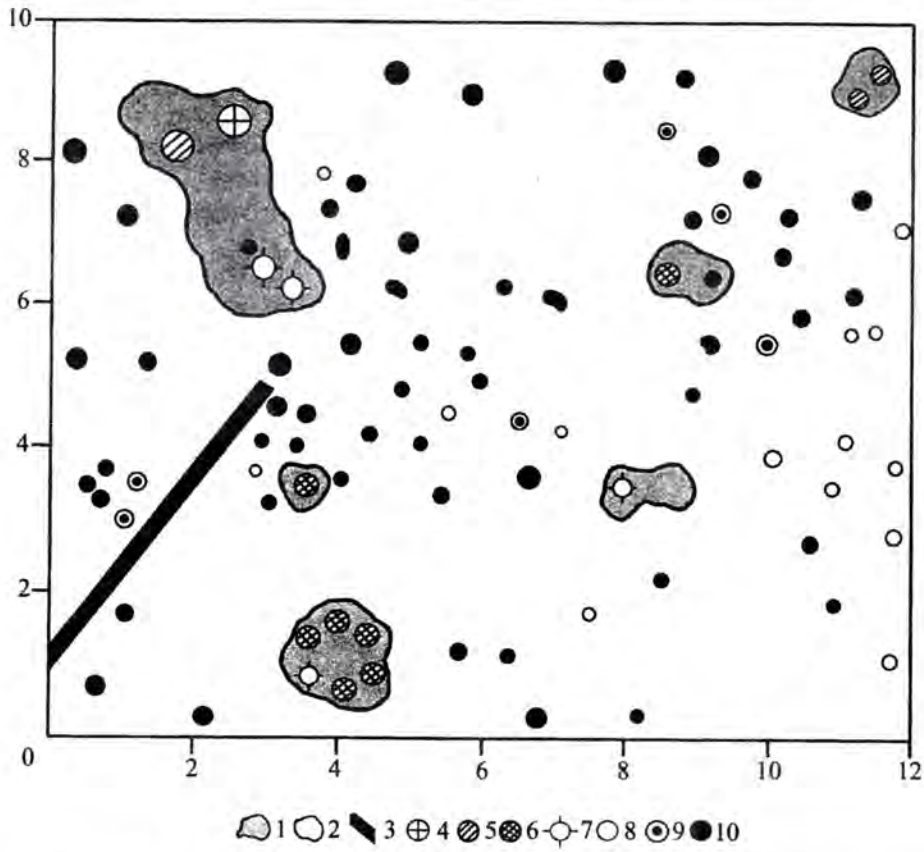

Рис. 2. Фрагмент горизонтальной структуры высокотравного ельника на низинном болоте. Памятник природы «Болото Рыжуха». Неруссо-Деснянское полесье. Условные обозначения: 1 – пристволовые и прикорневые повышения, 2 – переувлажненные торфяно-перегнойные участки почвы между кочками, 3 – валёж, 4 – основания стволов ели обыкновенной, 5 – основания стволов березы пушистой, 6 – основания стволов ольхи черной, 7 – сухостой и пеньки, 8 – молодые осоковые кочки, 9 – зрелые осоковые кочки, 10 – старые осоковые кочки. Площадь – 120 м^2. По горизонтали и вертикали – метры

2) микрогруппировки на зрелых кочках, 3) микрогруппировки на старых кочках, 4) микрогруппировки на участках болота между кочками (фоновые). По биологическому возрасту молодые кочки соответствуют g_1-растениям, зрелые – g_2, а старые – g_3. Экологические различия между осоковыми кочками и переувлажненными торфяно-перегнойными участками настолько существенны, что ординация описаний микрогруппировок растений четко отделила кочки от заболоченных участков. Геоботанические описания кочек всех стадий развития расположены преимущественно в центральной части рисунка, а участки между кочками – в правой части (рис. 3).

Первый этап – микрогруппировки на молодых кочках. У *Carex cespitosa* молодые кочки характеризуются плотным «телом» цилиндрической формы. Они быстро растут по высоте благодаря раздвинутым (по вертикали) друг от друга узлам кущения смежных лет (рис. 4, *1*). Длина годичных приростов корневищ 3-5 см (Куркин, 1954). Размеры кочек небольшие: высота около 10 см, а площадь чуть больше 300 см^2 (табл. 2). Отмершие корни и корневища в «теле» молодой кочки практически отсутствуют. На 120 м^2 рассматриваемого сообщества насчитывается 14 молодых генеративных кочек. Они занимают 0,2% от площади болота (табл. 1, рис. 2).

Для молодой кочки характерна высокая плотность ее генеративных и вегетативных побегов, которые формируют сомкнутую «крону». Среди густых побегов кочки селится ограниченное число видов сосудистых растений. Их покрытие не бывает больше 10%. Показатели видового богатства и видовой насыщенности отличаются минимальными значениями (табл. 3). Однако относительно благоприятный экологический режим

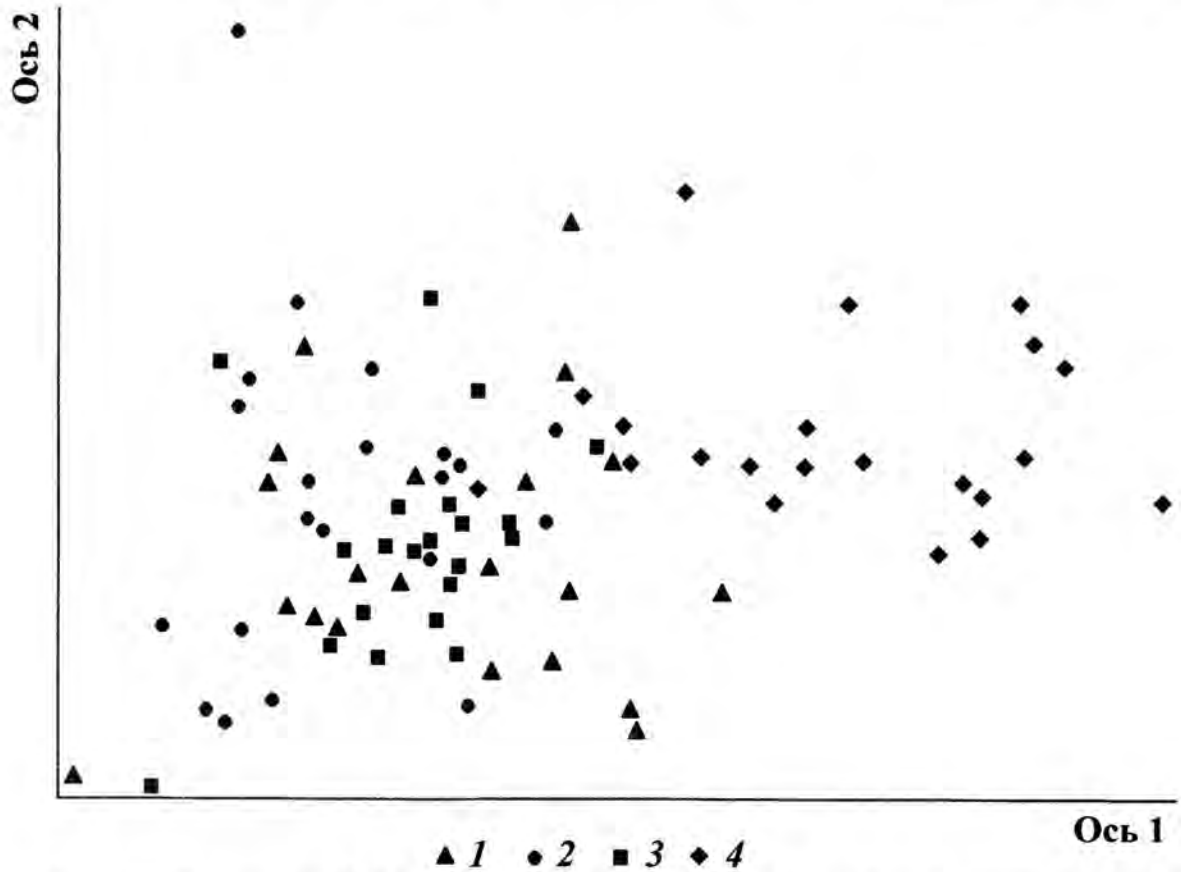

Рис. 3. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний микрогруппировок растений на кочках Carex cespitosa разных стадий развития в осях наибольшего варьирования флористического состава. Стадии развития микрогруппировок: *1* – молодые кочки, *2* – зрелые кочки, *3* – старые кочки, *4* – участки между кочками

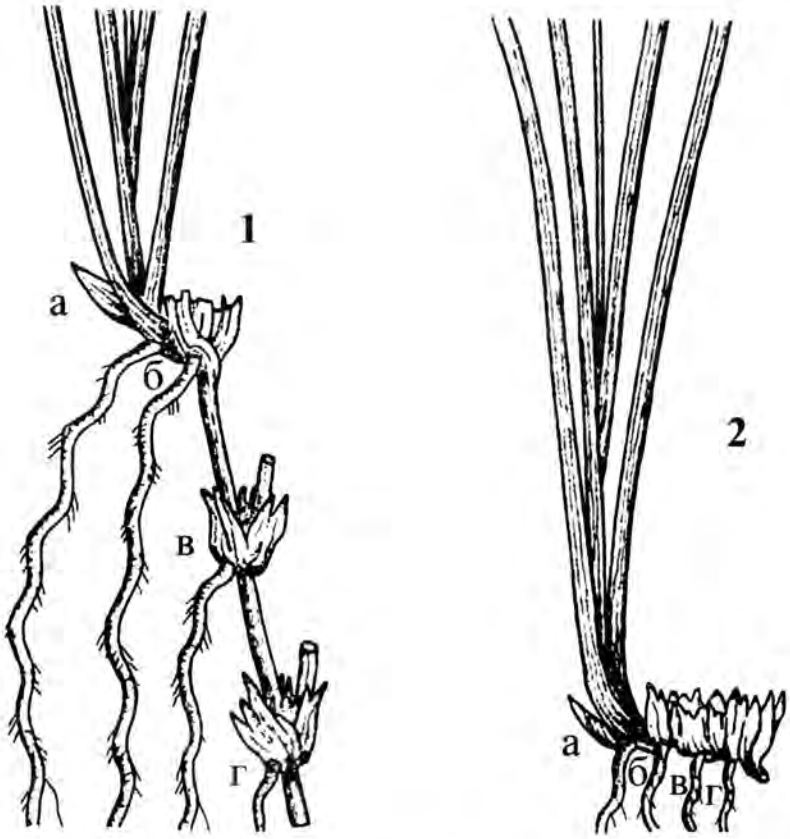

Рис. 4. Вертикальные корневища, извлеченные из молодой (1) и зрелой (2) кочек Carex cespitosa. Условные обозначения: а – узлы кущения 1948 г.; б – 1947 г.; в – 1946 г.; г – 1945 г. (по: Куркин, 1954)

(отсутствие переувлажненности и меньшая переменность увлажнения) позволяют селиться на кочках видам, которые не свойственны низинным болотам: из бореальных видов здесь отмечен *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, а из неморальных встречены *Asarum europaeum* L., *Elymus caninus* (L.) L. и *Geranium robertianum* L. Из влажно-луговых видов найдены *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale* L., *Poa palustris* L. и *Polygonum bistorta* L., а из травяно-болотных – *Cardamine amara* L., *Carex acuta* и *Galium palustre* L. Наибольшим числом видов отчается болотная черноольховая группа, которую представляют *Angelica sylvestris*, *Carex elongata* L., *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Poa remota* Forsell. и др. (табл. 5). Все растения, поселившиеся на молодых кочках, единичны и представлены семенными особями прегенеративного периода. По сравнению с заболоченными микросайтами на молодых кочках меньше участие геломорфных растений и больше участие гигро- и мезоморфных растений (табл. 3).

Виды синузии мохообразных, наоборот, с первых этапов микросукцессии активно осваивают молодые кочки. Покрытие бриофитов благодаря обильному спороношению и быстрому вегетативному разрастанию достигает 50%. При этом бриофиты преимущественно заселяют нижнюю наиболее влажную часть кочки, которая лишена вегетативных и генеративных побегов. Недаром здесь преобладают разные варианты гидро- и гигроморфных эпигеев и эпиксилов (*Brachythecium rivulare* Bruch et al., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J.Kop.). Однако на кочках встречаются виды, которые с равным успехом заселяют как живую кору деревьев, так и мертвую древесину (в основном на последних этапах ее разложения): *Brachythecium salebrosum* (F.Weber & D.Mohr), *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kop. и *Serpoleskea subtilis* (Hedw.) Loeske. Эти мхи относятся

к разным вариантам мезоморфных растений (табл. 4, 6).

Второй этап – микрогруппировки на зрелых кочках. В средневозрастном генеративном состоянии кочки перестают нарастать в высоту и растут только вширь. Это связано с тем, что узлы кущения смежных лет сближены (рис. 4, *2*). Длина годичных приростов корневищ минимальна – 0,1-0,2 см (Куркин, 1954). Поэтому высота «тела» кочек достигает предельных значений – чуть более 20 см. Внешний облик кочки становится другим. Ее «тело» имеет форму усеченного конуса, обращенного основанием вверх. Благодаря постоянному росту в ширину поверхность кочки достигает 400 см^2 и более (табл. 2). Отличительная черта средневозрастных осок – отмерший участок корневищ в центре кочки. Он облегчает заселение кочки муравьями и мелкими мышевидными грызунами. Они создают внутри кочки гнездовые норы, камеры для запасания кормов, а также выносят на поверхность кочки частицы почвы. На 120 м^2 ценоза встречено шесть средневозрастных генеративных кочек. Они занимают 0,2% от площади болота (табл. 1, рис. 2).

Увеличение поверхности зрелой кочки в три раза, появление отмершего (свободного) участка в ее центральной части, а также активизация разрушительной деятельности животных, способствуют заселению кочки новыми видами сосудистых растений, проективное покрытие которых увеличивается до 20%. Показатели видового богатства возрастают в полтора раза, а видовой насыщенности – в два (табл. 3). Бореальную и боровую группы растений обогащают *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и *Rubus idaeus*, неморальную группу – *Mercurialis perennis* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv и *Paris quadrifolia* L. Среди влажно-луговых растений появляются *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Poa trivialis* L. и *Ranunculus repens* L., а среди травяно-болотных – *Agrostis stolonifera* L., *Lysimachia vulgaris* и *Scutellaria galericulata* L. В составе черноольховых растений найдены новые виды: *Dactylorhiza fuchsii*, *Impatiens noli-tangere* L., *Melandrium dioicum* и *Solanum dulcamara* L. (табл. 5). При существенном увеличении видового богатства микрогруппировок соотношение численности эколого-ценотических групп остается прежним. По сравнению с молодыми кочками в микрогруппировках зрелых кочек возрастает участие мезоморфных растений и уменьшается доля геломорфных (табл. 3).

Густые вегетативные и генеративные

Таблица 2

Некоторые характеристики кочек *Carex cespitosa*, которые находятся на разных онтогенетических стадиях

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

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

Таблица 3

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

Показатели	Стадии развития осоковых кочек			*умк*
	g_1	g_2	g_3	
Число площадок	21	21	21	21
Показатели разнообразия				
Число видов на 21 площадке	21	34	43	33
Среднее число видов на одной площадке	3.5	6.8	10.6	7.3
Диапазон числа видов на площадках	1-6	5-10	8-17	4-12
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 21 площадке				
Бореальная лесная и боровая	1 (4.8)	3 (8.8)	4 (9.3)	-
Неморальная лесная	3 (14.3)	6 (17.7)	6 (14.0)	1 (3.0)
Влажно-луговая	4 (19.0)	7 (20.6)	9 (20.9)	4 (12.1)
Травяно-болотная	3 (14.3)	5 (14.7)	9 (20.9)	11(33.4)
Черноольховая лесная и опушечная	10 (47.6)	13 (38.2)	15 (34.9)	17(51.5)
Число видов (и доля в %) разных жизненных форм на 21 площадке				
Стержнекорневые	1 (4.8)	2 (5.9)	3 (6.9)	1 (3.0)
Плотно- и рыхлодерновинные	1 (4.8)	2 (5.8)	4 (9.3)	2 (6.1)
Монокарпические малолетники	1 (4.8)	3 (8.8)	2 (4.7)	1 (3.0)
Лианы полукустарничковые и травянистые	1 (4.8)	2 (5.9)	2 (4.7)	2 (6.1)
Деревья, кустарники	1 (4.7)	2 (5.9)	4 (9.3)	3 (9.1)
Короткокорневищные, тубероидные	6 (28.5)	7 (20.6)	9 (20.9)	7 (21.2)
Длиннокорневищные, столонообразующие	10 (47.6)	16 (47.1)	19 (44.2)	17(51.5)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 21 площадке				
Мезоморфные	4 (19.0)	8 (23.5)	10 (23.2)	2 (6.1)
Гигромезоморфные	1 (4.8)	4 (11.8)	4 (9.3)	4 (12.1)
Гигроморфные	1 (4.8)	3 (8.8)	3 (7.0)	1 (3.0)
Ксерогеломорфные	1 (4.8)	1 (3.0)	2 (4.7)	2 (6.1)
Мезогеломорфные	7 (33.3)	10 (29.4)	14 (32.5)	10(30.3) (30.3)
Гигрогеломорфные	5 (23.8)	5 (14.7)	6 (14.0)	9 (27.3)
Геломорфные	2 (9.5)	3 (8.8)	4 (9.3)	5 (15.1)

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками

побеги средневозрастной *Carex cespitosa* не позволяют мохообразным осваивать верхнюю часть кочки. Бриофиты по-прежнему приживаются на боковых стенках «тела» кочки. Среднее проективное покрытие мохообразных незначительно возрастает. Увеличение размеров кочки определяет некоторое повышение всех показателей разнообразия группировки мохообразных (табл. 4). Здесь появляются ксеромезофит – *Radula complanata* (L.) Dum., и гигрофит – *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch & Schimp.). В микрогруппировках возрастает участие *Brachythecium salebrosum*, *Fissidens taxifolius* Hedw. и *Plagiomnium cuspidatum* (табл. 6). Соотношение числа видов по группам субстратной приуроченности остается на том же уровне.

Третий этап – микрогруппировки на старых кочках. В старом генеративном состоянии кочки продолжают нарастать вширь. Площадь некоторых кочек достигает более 3000 см^2 (табл. 2). Однако у старых

кочек процессы отмирания в побеговой и корневой системах преобладают над новообразованием: доля живых корневищ становится все меньше. Кочка слабеет, начинает распадаться на части. Старческое разрушение усугубляется двумя обстоятельствами. Во-первых, роющей и строительной деятельностью муравьев и мелких мышевидных грызунов внутри кочки. Во-вторых, затеняющим влиянием сосудистых растений, которые поселились на кочке: их проективное покрытие более 50%. Пластических веществ, которые образуются во время фотосинтеза осоки дернистой, становится недостаточно для поддержания структуры кочки. На 120 м^2 изучаемого ельника насчитывается 56 старых генеративных кочек. Они занимают 5,4% от площади болота (табл. 1, рис. 2).

Рыхлый торфянисто-гумусный субстрат, который слабо пронизан корнями дряхлеющей кочки, благоприятствует появлению новых «поселенцев». В результате видовое богатство и видовая насыщенность сосудистых растений в микрогруппировках старых кочек характеризуются максимальными значениями (табл. 3). Бореальную группу обогащают *Betula pubescens*, *Rubus saxatilis* L. и *Sorbus aucuparia*, а неморальную – *Padus avium*. В группе влажно-луговых растений появляются *Agrostis gigantea* Roth и *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., а в группе травяно-болотных – *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Caltha palustris* L. и *Galium uliginosum* L. В составе черноольховых растений обнаружена *Urtica dioica* (табл. 5). С этой стадии микросукцессии намечается тенденция уменьшения участия в микрогруппировках мезоморфных растений и увеличение доли геломорфных (табл. 3). Следует отметить, что осоковые кочки – относительно благоприятный субстрат для приживания сеянцев деревьев. В описаниях микрогруппировок этой стадии отмечено четыре вида деревьев: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens, Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. У сеянцев ольхи с первого этапа до третьего увеличивается встречаемость. Маршрутные наблюдения показали, что *Picea abies* также предпочитает селиться на кочках.

На этом этапе мохообразные благодаря разнообразным способам вегетативного размножения и разрастания покрывают практически сплошь всю поверхность кочки. Их среднее проективное покрытие 90%. Это стало возможным после старческого разрушения кочки, когда в ее структуре стали преобладать мертвые корневища. Показатели разнообразия мохообразных в микрогруппировках максимально возможные: на одной учетной площадке насчитывается 7 видов, а на всех – 15 (табл. 4). Среди мезофитов появляются *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. и *Thuidium delicatulum* (Hedw.) Bruch et al., а среди гигрофитов – *Dicranum montanum* Hedw. По сравнению с предыдущими этапами здесь возрастает встречаемость *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J.Kop., *P. cuspidatum*, *P. ellipticum* (Brid.) T.J.Kop., *Plagiothecium laetum* Bruch et al., *Rhizomnium pseudopunctatum* и *R. punctatum* (табл. 6). Соотношение числа видов по группам субстратной приуроченности становится более равномерным и разнообразным.

Четвертый этап – микрогруппировки на участках между кочками. Потенциальная длительность жизни кочкообразующих осок может превышать сто лет (Егорова, 1980; Алексеев, 1996). Однако на светлых участках (в окнах) изучаемого ельника продолжительность существования кочек ограничена временем, которое необходимо черной ольхе для формирования сомкнутого полога. На это уходит от 20 до 30 лет. После затягивания окна все корневища «тела» осоковой кочки замещаются мертвыми оторфованными остатками, а сама кочка оседает, уменьшается в размерах, и в конце концов от нее практически ничего не остается. Иногда о кочке напоминает слежавшаяся подстилка. Экологический режим не отличим от торфяно-перегнойных почв: постоянное переувлажнение, периодические заливания водой во время таяния снега и длительных дождей, затрудненный доступ кислорода в почву. Все это нарушает дыхание и синтезирующую деятельность корней, препятствует развитию их всасывающих частей, а также снижает биологическую активность почв (Скворцова и др., 1983).

Из-за напряженных экологических условий показатели видового разнообразия сосудистых растений в сравнении с микрогруппировками на старых кочках

уменьшаются в полтора раза (табл. 3). Исчезают бореальные растения, а из неморальных сохраняется только *Padus avium*. Влажно-луговую группу представляют только четыре вида: *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale* L., *Polygonum bistorta* и *Ranunculus repens*. В микрогруппировках возрастает участие черноольховых и травяно-болотных видов. Характерные виды переувлажненных торфяно-перегнойных почв – длиннокорневищные (*Carex acuta, C. riparia, Equisetum fluviatile* L., *Galium palustre*, *Phragmites australis*, *Ranunculus repens*, *Thelypteris palustris* и др.) и столонообразующие растения (*Chrysosplenium alternifolium, Lycopus europaeus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*), большая часть которых относится к гелофитам (табл. 6). Длинные корневища и столоны помогают растениям «убегать» от воды на повышения микрорельефа, где лучше аэрация. К таким микроповышениям относятся валёж разной степени разложения, вывороты корневой системы и прикомлевые возвышения деревьев. У многих видов переувлажненного субстрата в многолетних частях развиваются воздухоносные ткани (*Carex acuta, C. riparia, Phragmites australis* и *Cardamine amara*). Следует отметить, что на этой стадии микросукцессии из-за переувлажненности субстрата отсутствует семенное пополнение микрогруппировок. Растения размножаются, как правило, вегетативно. У растений, которые не способны формировать длинные корневища и столоны (например, *Angelica sylvestris*, *Carex elongata, Cirsium oleraceum*, *Crepis*

Таблица 4

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

Показатели	Стадии развития осоковых кочек			*умк*
	g_1	g_2	g_3	
Число площадок	11	11	11	11
Среднее проективное покрытие бриофитов, %	50	60	90	20
Показатели разнообразия				
Число видов на 11 площадках по 100 см²	12	13	15	9
Среднее число видов на одной площадке	4.9	5.4	6.5	4.3
Диапазон числа видов на площадках	2-7	4-7	4-9	2-7
Число видов (и доля в %) разных групп по субстрату на 11 площадках по 100 см²				
Эпифиты	1 (8.3)	-	1 (6.7)	-
Эпифиты, эпиксилы	1 (8.3)	2 (15.4)	2 (13.3)	-
Эпифиты, эпиксилы, эпигеи	1 (8.3)	1 (7.7)	2 (13.3)	2 (22.2)
Эпиксилы, эпигеи	7 (58.3)	7 (53.8)	7 (46.7)	5 (55.6)
Эпигеи	2 (16.8)	3 (23.1)	3 (20.0)	2 (22.2)
Число видов (и доля в %) разных экобиоморф на 11 площадках по 100 см²				
Ксеромезоморфные	-	1 (7.7)	-	-
Мезоморфные	3 (25.0)	1 (7.7)	6 (40.0)	2 (22.2)
Гигромезоморфные	6 (50.0)	7 (53.8)	5 (33.3)	5 (55.6)
Гигроморфные	2 (16.7)	3 (23.1)	3 (20.0)	2 (22.2)
Гидроморфные	1 (8.3)	1 (7.7)	1 (6.7)	-

Примечание. g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками

Таблица 5

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

Названия растений	микрогруппировки				ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	g_1	g_2	g_3	*умк*			
Число описаний	21	21	21	21			
С. Ярус трав и кустарничков							
Среднее проективное покрытие, %	10	20	50	80			
Agrostis gigantea Roth	-	-	I	-	Вл-Лу	Rd	M
Agrostis stolonifera L.	-	I	I	I	Тр-Бл	Rd,Np	M/He
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	III	III	V	I	Че-Ле	D	M/He
Angelica sylvestris L.	II	IV	IV	I	Че-Оп	Ck	M
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	-	-	I	-	Вл-Лу	Ck	M/He
Asarum europaeum L.	I	I	I	-	Не-Ле	Dk	M
Betula pubescens Ehrh.	-	-	I	-	Бо-Ле	D	M/He
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	-	-	I	-	Тр-Бл	Dk	M/He
Caltha palustris L.	-	-	I	I	Тр-Бл	Kk	Hg/He
Cardamine amara L.	II	III	III	II	Тр-Бл	Dk	Hg/He
Carex acuta L.	I	-	II	III	Тр-Бл	Dk	K/He
Carex elongata L.	I	-	I	I	Че-Ле	Rd	He
Carex riparia Curt.	-	-	-	II	Тр-Бл	Dk	He
Chrysosplenium alternifolium L.	I	II	III	I	Че-Ле	St	Hg/He
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	II	IV	IV	III	Че-Оп	Kk	He
Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr.	-	I	I	-	Вл-Лу	Ck	M
Crepis paludosa (L.) Moench	I	II	III	I	Че-Ле	Kk	M/He
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soo	-	I	I	I	Че-Оп	Tu	M/He
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	-	I	I	-	Вл-Лу	Pd	K/He
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	I	III	IV	-	Бо-Ле	Kk	M
Elymus caninus (L.) L.	I	I	I	-	Не-Ле	Kk	M
Equisetum fluviatile L.	-	-	-	I	Тр-Бл	Dk	He/Hd
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	II	II	III	III	Вл-Лу	Dk	M/He
Galium palustre L.	II	I	II	II	Тр-Бл	Dk	Hg/He
Galium uliginosum L.	-	-	I	-	Тр-Бл	Dk	M/He
Geranium robertianum L.	I	I	III	-	Не-Ле	Mo	Hg
Geum rivale L.	I	III	III	I	Вл-Лу	Kk	M/He
Humulus lupulus L.	I	I	I	I	Че-Ле	Li	M/He
Impatiens noli-tangere L.	-	I	I	I	Че-Ле	Mo	Hg
Lycopus europaeus L.	I	I	I	I	Че-Ле	St	Hg/He

Таблица 5 (окончание)

Названия растений	микрогруппировки				ЭЦГ	ЖФ	ЭБ
	g_1	g_2	g_3	*умк*			
Число описаний	21	21	21	21			
Lysimachia vulgaris L.	-	I	I	I	Тр-Бл	St	He
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	-	I	-	-	Бо-Ле	Dk	M
Melandrium dioicum (L.) Coss. & Germ.	-	I	I	-	Че-Ле	Kk	M
Mercurialis perennis L.	-	II	I	-	Не-Ле	Dk	Hg
Moehringia trinervia (L.) Clairv.	-	I	-	-	Не-Ле	Mo	Hg/M
Myosotis palustris (L.) L.	-	-	-	I	Тр-Бл	Dk	Hg/He
Padus avium Mill.	-	-	I	I	Не-Ле	D, K	M
Paris quadrifolia L.	-	I	I	-	Не-Ле	Dk	Hg/M
Phragmites australis (Cav.) Trin. Ex Steud.	-	-	-	III	Тр-Бл	Dk	K/He
Poa palustris L.	I	I	II	-	Вл-Лу	Dk	M/He
Poa remota Forsell.	I	II	III	I	Че-Ле	Dk	Hg/M
Poa trivialis L.	-	I	-	-	Вл-Лу	Dk	M/He
Polygonum bistorta L.	I	-	I	I	Вл-Лу	Kk	M/He
Ranunculus repens L.	-	I	I	I	Вл-Лу	Dk	Hg/M
Ribes nigrum L.	-	-	-	I	Че-Ле	K,Dk	Hg/He
Rubus idaeus L.	-	I	-	-	Бо-Оп	K,Dk	M
Rubus saxatilis L.	-	-	I	-	Бо-Ле	St	M
Scirpus sylvaticus L.	-	-	-	III	Че-Ле	Dk	Hg/M
Scutellaria galericulata L.	-	I	I	II	Тр-Бл	St	He
Solanum dulcamara L.	-	I	II	III	Че-Ле	Pk,Li	M/He
Sorbus aucuparia L.	-	-	I	-	Бо-Ле	D	M
Thelypteris palustris Schott	I	I	III	IV	Че-Ле	Dk	Hg/He
Thyselium palustre (L.) Rafin.	-	-	-	I	Че-Ле	Kk	M/He
Urtica dioica L.	-	-	I	I	Че-Ле	Dk	Hg/M

Примечание. Микрогруппировки: g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – боровая (бореальная опушечная), Вл-Лу – влажно-луговая, Не-Ле – неморальная лесная, Тр-Бл – травяно-болотная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная. Жизненные формы (ЖФ): Ck – стержнекорневые, D – деревья, Dk – длиннокорневищные, K – кустарники, Kk – короткокорневищные, Tu – тубероидные, Li – лианы, Mo – монокарпические малолетники, Np – наземноползучие, St – столонообразующие, Pd – плотнодерновинные, Rd – рыхлодерновинные. Экобиоморфы (ЭБ): He – геломорфные, Hg/He – гигрогеломорфные, M/He – мезогеломорфные, K/He – ксерогеломорфные, Hg – гигроморфные, Hg/M – гигромезоморфные, M – мезоморфные

paludosa), проростки, как наиболее уязвимая фракция подроста, приживаются обычно на осоковых кочках. Затем повзрослевшие особи, которые обладают более широким диапазоном толерантности, после перегнивания осоковых кочек, оказываются на переувлажненном субстрате и спокойно переживают неблагоприятные экологические условия.

На торфяно-перегнойном субстрате под затеняющим ярусом трав покрытие мохообразных минимально – не более 20%. Показатели видового разнообразия на низком уровне (табл. 4). Большая часть

Таблица 6

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

Названия растений	микрогруппировки				ГМС	ЭБ
	g_1	g_2	g_3	*умк*		
Число описаний	11	11	11	11		
Среднее проективное покрытие, %	50	60	90	20		
Brachythecium rivulare Bruch et al.	V	V	IV	V	Эпк, Эпг	Hg/M
Brachythecium salebrosum (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.	I	III	II	-	Эпф, Эпк	M
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout	-	-	I	III	Эпф, Эпк, Эпг	M
Cladonia coniocraea (Florke) Spreng.	-	-	I	-	Эпф	K
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	-	-	-	II	Эпк, Эпг	M
Dicranum montanum Hedw.	-	-	I	-	Эпф, Эпк	Hg
Fissidens taxifolius Hedw.	I	III	II	-	Эпг	Hg/M
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson	V	V	-	-	Эпк, Эпг	Hg/M
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	I	I	I	-	Эпк, Эпг	Hd
Plagiomnium affine (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	IV	II	III	V	Эпг	Hg/M
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J.Kop.	II	III	V	II	Эпф, Эпк, Эпг	Hg/M
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J.Kop.	I	II	IV	II	Эпк, Эпг	Hg/M
Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J.Kop.	-	II	-	III	Эпг	Hg/M
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.J.Kop.	I	I	-	I	Эпк, Эпг	Hg
Plagiothecium laetum Bruch et al.	I	-	IV	-	Эпк, Эпг	M
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	-	-	I	-	Эпк, Эпг	M
Radula complanata (L.) Dum.	-	I	-	-	Эпф, Эпк	K/M
Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	-	I	II	-	Эпк, Эпг	Hg
Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J.Kop.	IV	IV	V	I	Эпк, Эпг	Hg
Serpoleskea subtilis (Hedw.) Loeske	III	-	I	-	Эпф	M
Thuidium delicatulum (Hedw.) Bruch et al.	-	-	I	-	Эпг	M

Примечание. Микрогруппировки: g_1 – молодые генеративные кочки, g_2 – средневозрастные (зрелые) генеративные кочки, g_3 – старые генеративные кочки, *умк* – участки между кочками. Экобиоморфы (ЭБ): Hg – гигроморфные, Hg/M – гигромезоморфные, Hd – гидроморфные, M – мезоморфные, K/M – ксеромезоморфные. Группы мохообразных по осваиваемому субстрату (ГМС): эпф – эпифит, эпк – эпиксил, эпг – эпигей

видов исчезает из микрогруппировок (*Brachythecium salebrosum, Fissidens taxifolius, Plagiothecium laetum, Rhizomnium pseudopunctatum, Leptodictyum riparium* и др.), а у некоторых – уменьшается встречаемость и покрытие (*Plagiomnium cuspidatum, P. ellipticum, Rhizomnium punctatum*). Только один новый вид *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr появляется в группировках. Также как и на предыдущем этапе преобладают эпиксильные и эпигейные бриофиты, большая часть которых относится к гигрофитам (табл. 6).

Заключение

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

Сосудистые растения в микрогруппировках на осоковых кочках формируют максимальное участие на промежуточных и конечных стадиях микросукцессий. Наибольшие значения показателей видового разнообразия сосудистых растений характерны для микрогруппировок на старых осоковых кочках. Осоковые кочки – это благоприятный субстрат для поселения неморальных, бореальных, боровых и луговых видов, которые не свойственны лесным сообществам на низинных болотах. В связи с этим на осоковых кочках выше участие мезоморфных видов, чем в пространстве между ними. Следует отметить, что осоковые кочки – подходящий микросайт для приживания семенного поколения всех без исключения видов растений, характерных для низинных болот.

Мохообразные, в отличие от сосудистых растений, благодаря разнообразным способам вегетативного размножения, включая спороношение, а также вследствие активного разрастания, начинают преобладать в микрогруппировках растений с первых стадий микросукцессии. По мере взросления, а затем старения осоковых кочек это преобладание возрастает. Максимальные показатели видового разнообразия мохообразных характерны для старых кочек. Осоковые кочки поддерживают в составе синузии бриофитов эпифитные и эпиксильные виды, которые относятся к разным группам ксерофитов и мезофитов.

Работа М.В. Харлампиевой поддержана грантами РФФИ № 12-04-01448-а и 12-04-33193-мол_а_вед.

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии. М.: КМК Scientific Press Lfd, 1998. 390 с.

Алексеев Ю.А. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М.: Аргус, 1996. 250 с.

Анищенко Л.Н. Бриофлора и бриорастительность Брянской области: биоэкологические, созологические и фитоиндикационные аспекты. Брянск: РИО БГУ, 2007. 199 с.

Анищенко Л.Н., Харлампиева М.В. Сообщество высокотравного заболоченного ельника на территории памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 6. Брянск: группа компаний «Десяточка», 2011. С. 11-15.

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

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004а. Кн. 1 / Под ред. О.В. Смирновой. 479 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004б. Кн. 2 / Под ред. О.В. Смирновой. 575 с.

Горнов А.В. Зоогенная и фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 6. С. 64-69.

Горнов А.В. Природные и антропогенные механизмы поддержания биологического разнообразия влажных внутрилесных лугов Неруссо-Деснянского полесья. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ, 2010. 240 с.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Ин-т вод. проблем РАН, 1999. 306 с.

Евстигнеев О.И. Бузульник сибирский в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 1. Трубчевск: Изд-во «Кириллица», 2005. С. 4850.

Евстигнеев О.И. Проект Красной книги Брянской области. Сосудистые растения. Трубчевск: Изд-во «Кириллица», 2004. 252 с.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой. Брянск: Заповедник «Брянский лес», 1999. 176 с.

Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П. К флоре памятника природы «Болото Рыжуха» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 7. Брянск: группа компаний «Десяточка», 2012. С. 143-149.

Евстигнеев О.И., Харлампиева М.В., Анищенко Л.Н. Валеж и поддержание флористического разнообразия в ельниках на низинном болоте // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 7. Брянск: группа компаний «Десяточка», 2012. С. 150-160.

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

Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Баринов О.Г., Баринова М.А. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды // Лесоведение. 1998. № 5. С. 48-58.

Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1-2). С. 87-127.

Куркин К.А. Некоторые био-экологические особенности осоки дернистой (Carex caespitosa L.) // Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. физ.-мат. и естеств. наук. 1954. № 12. С. 83-93.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.

Мельничук В.М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1970. 442 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 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.: Наука, 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.: Высш. шк., 1962. 378 с.

Симонов Г.П. Отдел Bryophyta – Мохообразные – Бриофите // Конспект флоры заповедника «Кодры». Кишинев: Штиинца, 1980. С. 200-215.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.

Смирнов В.Э. SpedDiv – программа для анализа разнообразия растительности // Принципы и способы сохранения разнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 142-143.

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

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.: Изд-во «Научный Мир», 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: материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.). Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. Т. 2. С. 8285.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

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

Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien, N.-Y., 1964. 865 S.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. The check-list of mosses of East Europe and North Asia. Arctoa. T. 15. 2006. P. 1-130.