

№ 1 (4)
2020

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Сетевое издание



12+

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского»

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
БРЯНСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

№ 1 (4)

Брянск
2020

Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation
BRYANSK STATE UNIVERSITY NAMED AFTER ACADEMICIAN I. G. PETROVSKY

RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY
BRYANSK BRANCH

Diversity of plant world

Главный редактор *А. Д. Булохов*
Editor-in-chief *A. D. Bulokhov*

Точка доступа: <http://dpw-brgu.ru>
Размещено на официальном сайте журнала: 21.04.2020

Издаётся 4 раза в год в Брянске с 2019 г.
Published 4 times a year in Bryansk since 2019

12+

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»

Сетевое издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.

Адрес учредителя:

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:

РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Телефон редакции: +7 (4832) 66-68-34. E-mail редакции: rbo.bryansk@yandex.ru
Сайт журнала в сети Internet: <http://dpw-brgu.ru>

Редакционная коллегия

Аненхонев Олег Арнольдович, д. б. н., заведующий лабораторией флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН, г. Улан-Удэ, Россия

Башиева Эльвира Закирьяновна, д. б. н., ведущий научный сотрудник лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

Булохов Алексей Данилович, д. б. н., заведующий кафедрой биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, Председатель Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

Евстигнеев Олег Иванович, д. б. н., ведущий научный сотрудник ФГБУ «Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», Брянская область, Россия

Заякин Владимир Васильевич, д. б. н., профессор кафедры химии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

Ламан Николай Афанасьевич, академик НАН Беларуси, д. с.-х. н., заведующий лабораторией роста и развития растений Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

Лапшина Елена Дмитриевна, д. б. н., профессор кафедры биологии Югорского государственного университета, директор Научно-образовательного центра «Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата», г. Ханты-Мансийск, Россия

Нотов Александр Александрович, д. б. н., профессор кафедры ботаники Тверского государственного университета, г. Тверь, Россия

Панасенко Николай Николаевич (заместитель главного редактора), к. б. н., доцент кафедры биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

Решетников Владимир Николаевич, академик НАН Беларуси, д. б. н., профессор, директор Центрального ботанического сада НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

Русина Солвита, д. б., заведующая кафедрой физической географии Латвийского университета, г. Рига, Латвия

Семениченков Юрий Алексеевич (заместитель главного редактора), д. б. н., профессор кафедры биологии Брянского государственного университета, учёный секретарь Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

Серёгин Алексей Петрович, д. б. н., ведущий научный сотрудник Гербария Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

Степченко Татьяна Александровна, д. пед. н. профессор, проректор по научной работе и международным связям Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

Тонев Росен Тодоров, д. б., доцент кафедры экологии и охраны природной среды Софийского университета «Св. Климента Охридски», г. София, Болгария

Шкодова Ивета, д. б., старший сотрудник Института ботаники Словацкой Академии Наук, г. Братислава, Словакия

Эрдош Ласло, д. б., научный сотрудник Центра экологических исследований Института экологии и ботаники Венгерской Академии Наук, г. Будапешт, Венгрия

Editorial board

Anenkhonov Oleg Arnol'dovich, Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Laboratory of Floristics and Geobotany of the Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the RAS, Ulan-Ude, Russia

Baisheva El'vira Zakiryanovna, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the RAS, Ufa, Russia

Bulokhov Alexey Danilovich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Head of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Head of the Bryansk branch of Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

Evstigneev Oleg Ivanovich, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the State Biosphere Natural Reserve «Bryansky les», Bryansk region, Russia

Zayakin Vladimir Vasil'evich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Chemistry of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

Laman Nikolay Afanas'evich, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Agricultural Sciences, Head of the Laboratory of Plant Growth and Development of the Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Lapshina Elena Dmitrievna, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Yugorsk State University, Director of the Scientific-educational Center «Dynamics of Environment and Global Climate Change», Khanty-Mansiysk, Russia

Notov Alexander Alexandrovich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Botany of Tver' State University, Tver', Russia

Panasenko Nikolay Nikolaevich (Deputy Editor-in-chief), Ph. D. in Biological Sciences, Assistant Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

Reshetnikov Vladimir Nikolaevich, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Director of the Central Botanical Garden of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Rūsiņa Solvita, Ph. D. in Biology, Head of the Dpt. of Geography of University of Latvia, Riga, Latvia

Semenishchenkov Yuriy Alexeevich (Deputy Editor-in-chief), Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University, Secretary of Bryansk branch of the Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

Seregin Alexey Petrovich, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Herbarium of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Stepchenko Tatyana Alexandrovna, Sc. D. in Pedagogical Sciences, Professor, Deputy Rector on Science Management and International Connections of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

Tsonev Rosen Todorov, Ph. D. in Biology, Assistant Professor of the Dpt. of Ecology and Environmental Protection of Sofia University «St. Kliment Ohridski», Sofia, Bulgaria

Škodová Iveta, Ph. D. in Biology, OG Senior Researcher of the Plant Science and Biodiversity Center of the Slovak AS, Bratislava, Slovakia

Erdős László, Ph.D. in Biology, researcher, MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany of the Hungarian AS, Budapest, Hungary

От редактора

Уважаемые авторы и читатели журнала «Разнообразие растительного мира»! Перед Вами специальный выпуск нашего издания, посвящённый международному российско-белорусскому сотрудничеству в области изучения и охраны растительного мира.

Тематика этого номера была определена не случайно. На протяжении многих десятилетий ботаники России и Беларуси активно изучают природу трансграничных территорий. В современном мире стремительно возрастают темпы урбанизации, являющиеся одним из важнейших факторов преобразования естественной среды. Как известно, растительный покров континуален, поэтому решать вопросы его сохранения и рационального использования необходимо совместными усилиями, понимая условность административных рубежей для природы. Результатом сотрудничества являются совместные экспедиции, исследования, поддержанные научными фондами обеих стран, публикации российских и белорусских учёных в научных журналах и общие монографии, конференции и научно-практические семинары, проводимые в России и Беларуси. Отрадно осознавать, что эти многочисленные научные и образовательные связи не просто были унаследованы из прошлых десятилетий, но и сформировались заново, уже в XXI веке, в том числе молодёжными коллективами учёных, осознающих актуальность общих научных проблем, важность преемственности и международной научной мобильности.

Расположение Брянской области у границы с Беларусью объясняет большое внимание брянских флористов и геоботаников к трансграничным территориям. Ботаники Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского активно сотрудничают в сфере научной и образовательной деятельности с Институтом экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (г. Минск) и Гомельским государственным университетом имени Ф. Скорины (г. Гомель). Стали хорошей традицией выступления преподавателей кафедры биологии с лекциями перед студентами и коллегами-ботаниками в городах Беларуси. С 2008 года ежегодно реализуются научные исследования при совместной финансовой поддержке Российского и Белорусского фондов фундаментальных исследований. Результаты этих работ опубликованы в многочисленных совместных статьях и двух монографиях. Особенно следует отметить значительные и актуальные для обеих стран наработки по вопросам классификации растительности, в том числе сформированной инвазионными видами, а также её динамики в связи с общей ксерофитизацией местообитаний, обусловленной современными климатическими трендами и антропогенным воздействием.

Наш журнал с 2013 года выступает важной международной площадкой для распространения и популяризации ботанических и экологических знаний на российско-белорусском пространстве. Мы рады приветствовать наших белорусских коллег в составе редколлегии журнала. За почти восемь лет существования издания в нём были опубликованы более 20 статей из научных и образовательных учреждений Беларуси, среди которых Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича, Институт радиобиологии и Центральный ботанический сад НАН Беларуси (г. Минск), Витебский государственный медицинский университет (г. Витебск), Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины (г. Гомель), Гродненский государственный университет имени Я. Купалы (г. Гродно). Важность таких публикаций очевидна: они знакомят ботаников обеих стран с современными достижениями коллег соседних стран и определяют пути возможных научных контактов.

От имени Редакции журнала желаю белорусским и российским учёным укрепления научных связей и активной работы по совместному изучению и сохранению растительного мира!

*Главный редактор журнала,
Почётный профессор Брянского государственного университета
имени академика И. Г. Петровского,
Председатель Брянского отделения Русского ботанического общества
А. Д. Булохов*

ФЛОРИСТИКА

УДК 582.29

ЛИШАЙНИКИ РОДА *PARMELIA* АЧН. В БЕЛАРУСИ

© А. П. Яцына
А. P. Yatsyna

The lichen genus *Parmelia* Ach. in Belarus

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»
220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27.
Тел.: +375 (17) 284-20-14, e-mail: lihenologs84@mail.ru

Аннотация. В результате ревизии гербарного материала лишайников в коллекциях MSK, LE и KW установлено, что род *Parmelia* в Республике Беларусь представлен следующими видами: *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana*, *P. submontana* и *P. sulcata*. Наиболее часто из перечисленных видов в Беларуси встречается *P. sulcata*, который известен из 6 областей и 61 административного района республики и отмечен на 20 видах деревьев и кустарников, а также на других субстратах. Лишайник *P. fraudans* исключён из флоры Беларуси. Отмечено, что лишайники *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis* и *P. submontana* являются редкими видами. В статье указаны локалитеты сборов, приводится приуроченность лишайников к биотопам и субстратам. Составлен ключ для определения лишайников рода *Parmelia* в Беларуси. Полученный материал будет использован при подготовке очередного тома «Флора Беларуси. Лишайники».

Ключевые слова: лишайники, морфология, гербарий, встречаемость, химический состав, Беларусь.

Abstract. The revision of the herbarium material of lichens in the MSK, LE, and KW collections revealed that the genus *Parmelia* in the Republic of Belarus is represented by the following species: *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana*, *P. submontana*, and *P. sulcata*. The most common of these species in Belarus is *P. sulcata*, which is known from 6 regions and 61 administrative districts of the Republic and is found on 20 species of trees and shrubs, as well as on other substrates. Lichen *P. fraudans* is excluded from the flora of Belarus. It was noted that lichens *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis* and *P. submontana* are rare species. The article indicates the location of the collections; the lichens are confined to biotopes and substrates. A key for identifying lichens of the genus *Parmelia* in Belarus has been compiled. The resulting material will be used in the preparation of the next volume of the «Flora of Belarus. Lichens».

Keywords: lichens, morphology, herbarium, occurrence, chemical composition, Belarus.

DOI: 10.22281/2686-9713-2020-1-5-16

Введение

Род *Parmelia* Ach. (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) в настоящее время включает около 40 видов (Crespo, Lumbsch, 2010; Thell et al., 2012; Molina et al., 2017). Он разделён, в зависимости от наличия и типа вегетативных диаспор (пропагул), на три группы: «*P. saxatilis*» – виды имеют изидии, «*P. sulcata*» – соредии и «*P. omphalodes*» – виды без вегетативных пропагул (Thell et al., 2017).

В главе «Третий чеклист лишайников и близкородственных грибов (нелихенизированные и лихенофильные грибы) Беларуси» первого тома монографии «Флора Беларуси. Лишайники» род *Parmelia* представлен следующими видами: *P. fraudans*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana*, *P. sulcata*. Впервые приводится *P. submontana*: лишайник отмечен на территории национального парка «Беловежская пуща» (далее – БП) (Флора..., 2019).

В 2019 г. в статье о биологическом разнообразии лишайников республиканского заказника «Бабиновичский» А. П. Яцына (2019) указывает *P. barrenoae*. В обобщающей статье, посвящённой лишайникам рода *Parmelia* в Беларуси, основанной на ревизии 483 образцов,

А. Г. Цуриков с соавторами (Tsurykau et al., 2019) приводят для республики только 4 вида: *P. ernstiae*, *P. saxatilis*, *P. serrana* и *P. sulcata*. Из них *P. ernstiae* впервые указывается для страны. В различных гербариях Беларуси, России и Украины хранятся около 650 гербарных пакетов лишайников из рода *Parmelia*.

Цель статьи – провести ревизию образцов лишайников рода *Parmelia*, собранных в Беларуси за 2005–2019 гг., хранящихся в гербарии по лишайникам (акроним MSK-L) лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, а также в коллекциях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), г. Санкт-Петербург (Россия) и Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАНУ (KW), г. Киев (Украина).

Материалы и методы

Камеральная обработка гербарного материала выполнена с использованием стандартных методик. Проведена ревизия 154 гербарных образцов лишайников из рода *Parmelia*, хранящихся в следующих коллекциях: MSK-L, LE и KW. Лишайники определены по общепринятым методикам (Флора..., 2019). Кроме того, использована современная техника: бинокляр Olympus SZ 6 и микроскоп Olympus BX 51. Вторичные лишайниковые метаболиты выявлены с помощью метода тонкослойной хроматографии (TLC) в системе растворителей C (Orange et al., 2001).

Результаты и их обсуждение

В результате ревизии гербарных образцов, род *Parmelia* в Беларуси содержит 7 видов: *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana*, *P. submontana* и *P. sulcata*. Лишайник *P. fraudans* переопределён как *P. sulcata*. В составе вторичных метаболитов белорусских образцов лишайников из рода *Parmelia* определены следующие химические соединения: атранорин, консалициновая, салациновая, лобариевая, протолихестериновая и лихестериновая кислоты.

Ниже приводится ключ для определения лишайников рода *Parmelia* Беларуси.

1. Таллом с соредиями 2.
– Таллом с изидиями или без вегетативных пропагул 4.
2. Лопастей длинные, свисающие; края лопастей загнуты; ризины простые; соралии округлые 6. *P. submontana*
– Лопастей короткие, прилегающие к субстрату, реже оттопыренные в разные стороны; соралии линейные; ризины простые или ершистые 3.
3. Ризины простые 1. *P. barrenoae*
– Ризины ершистые 7. *P. sulcata*
4. Таллом без вегетативных пропагул (соредий и изидий); псевдоцифеллы краевые и ламинальные, хорошо выражены 3. *P. omphalodes*
– Таллом с изидиями; псевдоцифеллы только краевые 5.
5. Таллом блестящий или матовый, без налёта; псевдоцифеллы линейные и длинные; эпифитные или эпилитные лишайники 6.
– Таллом тусклый, с налётом; псевдоцифеллы округлые и короткие; эпифитный лишайник 2. *P. ernstiae*
6. Изидии преимущественно ламинальные, чаще всего располагаются в центральной части таллома; жирные кислоты отсутствуют; эпилитный лишайник 4. *P. saxatilis*
– Изидии располагаются по краям лопастей; жирные кислоты присутствуют; эпифитный или эпиксильный вид 5. *P. serrana*

Далее приводятся виды лишайников из рода *Parmelia*, отмеченные на территории республики. После названия вида указывается следующая информация: встречаемость на административных территориях, дата сбора, коллектор, экологическая приуроченность, акроним гербария, химический состав вторичных лишайниковых метаболитов.

Условные обозначения: л-хоз – лесхоз, л-во – лесничество, кв. – квартал, выд. – выдел, окр. – окрестности, а. г. – агрогородок, г. п. – городской посёлок.

1. *Parmelia barrenoae* Divakar, M. C. Molina & A. Crespo (рис., а).

Таллом листоватый, 5–7 см в диаметре, на ранних стадиях развития приросший к субстрату; со временем лопасти оттопыренные, короткие и широкие, до 4–6 мм, перекрывающиеся, апикально-округлые на концах. Верхняя поверхность таллома тусклая, серая или беловато-серая, без налета. Псевдоцифеллы белые, от линейных до неправильной формы, но не округлые, краевые или ламинальные. Старые псевдоцифеллы развиваются в соралиях. Соралии линейные, образуются в центральных частях лопастей. Соредии зернистые. Нижняя поверхность чёрная, ризины простые или раздвоенные в апикальной части 0,2–2,0 мм длиной. Сердцевина белая. Апотеции отсутствуют.

P. barrenoae относится к представителям рода, содержащим соредии (группа *P. sulcata*). Характеризуется простыми или раздвоенными ризинами и широкими, апикально округлёнными, короткими лопастями (Divakar et al., 2005). Вид известен из Европы (Испания, Польша, Португалия, Россия), Африки (Марокко) и Северной Америки (США) (Divakar et al., 2005; Hawksworth et al., 2008, 2011; Barreno, Herrera-Campos, 2009; Paz-Bermúdez et al., 2009; Hodkinson et al., 2010; Ossowska, Kukwa, 2016). На территории Польши лишайник известен из 86 локалитетов (Ossowska, Kukwa, 2016). *P. barrenoae* можно спутать с *P. submontana*, но лопасти у *P. submontana* длинные, края лопастей загнуты вовнутрь. Кроме того, последний вид образует соралии, напоминающие изидии (Hale, 1987).

В Беларуси *P. barrenoae* отмечен на следующих особо охраняемых природных территориях (ООПТ): заказники – «Бабиновичский», «Замошанский мох» и «Красный бор». Лишайник известен из Витебской обл.; растёт в черноольшаниках, ельниках и сосняках, поселяется на коре лиственных деревьев: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Betula pendula* Roth.

Встречаемость в Беларуси: Витебская обл., Лиозненский р-н, окр. д. Рублево, заказник «Бабиновичский», Лиозненский л-хоз, Добромыслинское л-во, кв. 33, выд. 33, 54°55'17,2"N, 30°36'14,1"E, 3.06.2018, Coll./Det. А. П. Яцына, сосняк черничный, на коре *B. pendula* (MSK-L 19964); Миорский р-н, окр. д. Клибовщина, Дисненский л-хоз., Ново-Погостское л-во, кв. 69, выд. 34, 55°34'24,7"N, 27°29'18,8"E, 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына, исток ручья, черноольшаник, на коре *A. glutinosa* (MSK-L 21977); Россонский р-н, заказник «Красный бор», Лиснянское л-во, кв. 86, выд. 6, 11.06.2015, Coll./Det. А. П. Яцына, мост через р. Лонница, на коре *A. glutinosa* (MSK-L 14401); Сенненский р-н, окр. д. Заозерье, заказник «Замошанский мох», 54°48'27,0"N, 29°34'45,4"E, 15.06.2017, Coll./Det., А. П. Яцына, ельник кисличный, на коре *B. pendula* (MSK-L 18522).

Химический состав: атранорин, консалациновая и салациновая кислоты.

2. *P. ernstiae* Feuerer & A. Thell (рис., б).

Таллом листоватый, 5–7 см в диаметре; его верхняя поверхность покрыта сильным белым налётом. Таллом серый, беловато-серый. Лопасты широкие, плотно прилегают к субстрату, не перекрываются друг с другом. Псевдоцифеллы короткие, белые и округлые. В центральной части таллома встречаются цилиндрические изидии. Соралии и соредии отсутствуют. Нижняя поверхность чёрная; ризины простые. Апотеции неизвестны.

P. ernstiae широко распространён в Европе: Австрия, Бельгия, Болгария, Босния и Герцеговина, Великобритания, Германия, Греция, Дания, Ирландия, Испания, Латвия (данные автора), Литва, Люксембург, Нидерланды, Словения, Финляндия, Франция, Чехия, Швеция, Эстония; Азии и Африки (Hawksworth et al., 2008; Thell et al., 2011).

P. ernstiae образует изидии, и его можно спутать с видами *P. serrana* и *P. saxatilis*. Таллом *P. ernstiae* весь покрыт белым налётом, включая изидии, а в образцах *P. serrana* и *P. saxatilis* налёт на талломе отсутствует. От *P. saxatilis* отличается наличием жирных кислот: протолихестериновая и лихестериновая (Thell et al., 2011; Feuerer, Thell, 2002). Виды *P. serrana* и *P. saxatilis* характеризуются линейными и длинными псевдоцифеллами, а у *P. ernstiae* они узкие и короткие.

Ранее лишайник был отмечен для следующих административных территорий Беларуси: Брестская обл., Пружанский, Каменецкий, Малоритский р-ны; Гродненская обл.,

Свислочский р-н.; Витебская обл., Докшицкий р-н (Tsurykau et al., 2019). Наибольшее количество локалитетов известно из БП, где лишайник встречается на коре лиственных деревьев. Нами впервые приводится для Минской обл.: найден в усадебном парке на старом стволе *Tilia cordata* Mill.

Встречаемость в Беларуси: Брестская обл., Каменецкий р-н, БП, окр. д. Каменюки, Королево-мостовское л-во, кв. 772, выд. 26, 52°35'34,3"N, 23°46'20,1"E, 10.05.2018, Coll./Det. А. П. Яцына, черноольшаник папоротниковый, на коре *Alnus glutinosa* (MSK-L 19864); Королево-мостовское л-во, кв. 805А, окр. д. Ляцкие, 52°35'13,5"N, 23°50'42,3"E, 16.08.2012, Coll./Det. А. П. Яцына, грабняк снытевый, на коре *Alnus glutinosa* (MSK-L 10594); Минская обл., Минский р-н, д. Новое Поле, 53°58'18,9"N, 27°07'48,9"E, 8.08.2013, Coll./Det. А. П. Яцына, усадебный парк, на коре *Tilia cordata* (MSK-L 12289).

Химический состав: атранорин, консалациновая, салациновая, лобариевая кислоты; жирные кислоты: протолихестериновая и лихестериновая.

3. *P. omphalodes* (L.) Ach. (рис., в).

Таллом неопределённой формы, реже неправильно розетковидный, сравнительно легко прикрепляется к субстрату, состоящий из беспорядочно собранных вместе, частично налегающих друг на друга лопастей. Лопастей более или менее плоские или слегка желобчатые, очень разнообразные по величине и форме, часто на концах как бы обломанные или язычкообразные. Верхняя поверхность матовая или блестящая, без налёта, от серовато-коричневых до почти чёрных тонов, обычно с сетчатыми псевдоцифеллами, хорошо заметными на концах лопастей, без вегетативных пропагул (соредий и изидий). Нижняя поверхность чёрная, с простыми и/или ершистыми ризинами, хорошо развитыми до самого края лопастей. Апотеции у изученного образца отсутствуют. Вид широко распространён в Северном полушарии, включая страны Северной Европы (Thell et al., 2011).

P. omphalodes относится к видам, не образующим вегетативных пропагул (соредий и изидий). От близких видов *P. pinnatifida* и *P. discordans* отличается наличием лишайниковых кислот и морфологическими особенностями псевдоцифелл. Виды *P. omphalodes* и *P. pinnatifida* содержат атранорин, лобариевую и салациновую кислоты, а таллом *P. discordans* – протоцетраговую кислоту (Ossowska et al., 2019). Псевдоцифеллы *P. pinnatifida* маргинальные и ламинальные, а у видов *P. omphalodes* и *P. discordans* только маргинальные (Ossowska et al., 2019).

Этот эпилитный вид относится к лишайникам, чьи ареалы охватывают горные и холодные регионы планеты (Ossowska et al., 2019). На территории Беларуси к таким видам относятся следующие эпилиты: *Montanelia soledata* (Ach.) Divakar, A. Crespo, Wedin & Essl., *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Umbilicaria deusta* (L.) Baumb. и *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. Первые три вида занесены в третье издание Красной книги Беларуси (2015). Перечисленные охраняемые виды лишайников встречаются в северной и центральной частях республики. Область распространения видов связана с последним оледенением на территории Беларуси.

Встречаемость в Беларуси: Гродненская обл., Ошмянский р-н, окр. д. Лойтевщина, 54°18'35,4"N, 25°55'54,5"E, геологический памятник природы местного значения (ГППМЗ) «Лойтевщинский валун 1», 18.04.2017, Coll./Det. А. П. Яцына, на обочине просёлочной дороги, на валуне (MSK-L 18256).

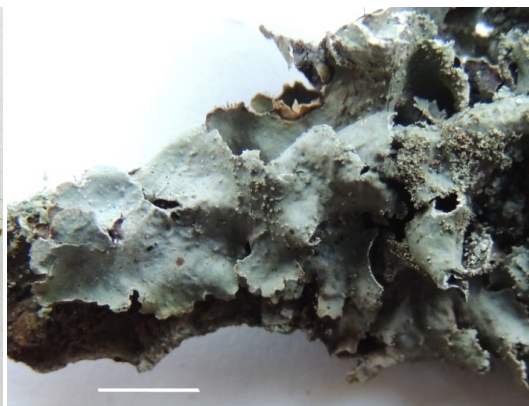
Химический состав: атранорин, лобариевая, консалациновая и салациновая кислоты.

4. *P. saxatilis* (L.) Ach. (рис., з).

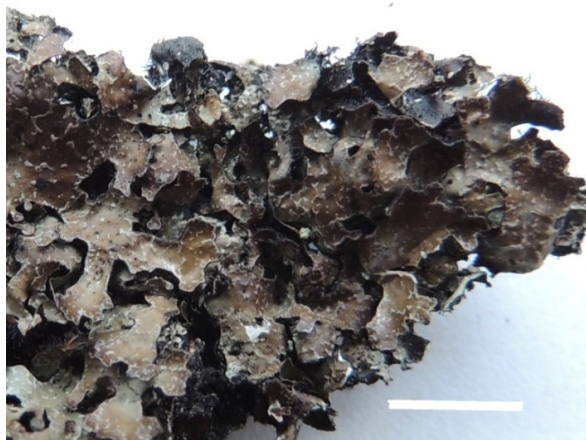
Таллом розетковидный, до 15 см в диаметре, сравнительно легко прикрепляется к субстрату. Лопастей до 4 см длиной и 3–5 мм шириной, на концах тупые, как бы вырезанные или выемчатые, с округлыми пазухами. Верхняя поверхность сероватая, свинцово-серая, иногда серовато-коричневая, мелкосетчатая и морщинистая с изидиями, без соредиев. Нижняя поверхность чёрная, с ершистыми ризинами. Изидии удлинённые, цилиндрические, часто кораллоподобные, развиваются преимущественно в центральной части таллома. Апотеции 5 мм в диаметре, с вогнутым коричневым диском, часто изидиозным краем, одноцветным с талломом.



a



б



в



г



д



e

Рис. Лишайники рода *Parmelia*:

a – *P. barrenoae*, *б* – *P. ernstiae*, *в* – *P. omphalodes*, *г* – *P. saxatilis*, *д* – *P. serrana*,
e – *P. submontana* (A – внешний вид соралии). Длина белого отрезка на рисунках – 5 мм.

Fig. Lichens of the genus *Parmelia*:

a – *P. barrenoae*, *б* – *P. ernstiae*, *в* – *P. omphalodes*, *г* – *P. saxatilis*, *д* – *P. serrana*,
e – *P. submontana* (A – the aspect of soralia). The length of the white segment in the figures is 5 mm.

P. saxatilis часто встречается на всех континентах, но предпочитает холодные и горные регионы Земли (Hawksworth et al., 2008, 2011). Отличительные особенности *P. saxatilis* от видов *P. ernstiae* и *P. serrana* – см. в описании последних видов.

Ранее вид был известен только из одного локалитета в Беларуси – ГППРЗ «Большой камень Плиссский-2» (Tsurukau et al., 2019). Нами лишайник отмечен в Миорском р-не Витебской обл. и впервые приводится для Гродненской обл. в двух локалитетах. В результате обследования ГППМЗ «Гудовщинский валун 1» и «Шаповаловский валун» (Гродненская обл., Ошмянский р-н), на валуне вместе с *P. saxatilis* отмечены новые локалитеты охраняемых лишайников: *Montanelia soledata* и *Rhizocarpon geographicum*.

Встречаемость в Беларуси: Витебская обл., Глубокский р-н., ГППРЗ «Большой камень Плиссский-2», в 0,8 км западнее д. Плиса, 7.07.2011, 55°13'N, 27°57'E, Coll./Det. А. П. Яцына, разнотравный луг, возле дороги, на валуне (MSK-L 7722); Миорский р-н, окр. д. Снеги, 55°35'12,2"N, 27°22'05,3"E, ГППМЗ «Ражневский валун», 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына, на берегу озера, край сосняка черничного, на валуне (MSK-L 21953); Гродненская обл., Ошмянский р-н, окр. д. Бенюны, 54°13'34,0"N, 26°10'34,8"E, ГППМЗ «Гудовщинский валун 1», 18.04.2017, Coll./Det. А. П. Яцына, разнотравный луг, на валуне (MSK-L 18282); окр. д. Зелёный Бор, 54°19'16,03"N, 26°03'32,9"E, ГППМЗ «Шаповаловский валун», 18.04.2017, Coll./Det. А. П. Яцына, пониженная часть луга, примыкающая к мелиоративной канаве, на валуне (MSK-L 18289).

Химический состав: атранорин, лобариевая, консалациновая и салациновая кислоты.

5. *P. serrana* A. Crespo, M. C. Molina & D. Hawksw. (рис., д).

P. serrana морфологически и химически очень похож на *P. saxatilis*, от которого первый вид отличается только наличием жирных кислот: протолихестериновая и/или лихестериновая. В результате TLC белорусских образцов лишайников *P. serrana* и *P. saxatilis* выявлено, что лобариевая кислота присутствует у обоих видов. Ранее указывали, что в талломе *P. serrana* она не синтезируется, что может быть использовано как диагностический признак при разделении данных видов (Ossowska et al., 2014). Кроме того, лопасти *P. serrana* широкие и круглые, часто перекрываются друг с другом, а у *P. saxatilis* – почти линейные (вытянутые) и не перекрываются.

P. serrana – довольно широко распространённый вид, отмеченный во многих странах Европы (Hawksworth et al., 2008, 2011; Thell et al., 2011).

Ранее лишайник был известен из Витебской (Полоцкий, Лепельский р-ны), Гродненской (Свислочский р-н) и Брестской (Каменецкий и Пружанский р-ны) областей (Tsurukau et al., 2019).

В результате ревизии гербарных образцов, *P. serrana* отмечен нами в 5 областях и 8 районах республики: Каменецкий и Пружанский р-ны (Брестская обл.), Браславский и Россонский р-ны (Витебская обл.), Свислочский и Слонимский р-ны (Гродненская обл.), Логойский р-н (Минская обл.), Глусский р-н (Могилёвская обл.).

В результате ревизии установлено, что *P. serrana* встречается на следующих ООПТ Беларуси: БП и «Браславские озера» (далее – БО), заказники «Бусловка» и «Красный бор». Лишайник отмечен как в лесах (дубравы, кленовики, сосняки, черноольшаники и ельники), так и на антропогенных территориях: в парках (заброшенные деревни, как правило, после аварии на ЧАЭС). На территории республики вид растёт на коре деревьев: *Alnus incana* (L.) Moench., *A. glutinosa*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Populus* sp., на трухлявой древесине (пни деревьев), на древесине заборов и дранке на крышах домов.

Встречаемость в Беларуси: Брестская обл., Каменецкий р-н, БП, Королево-Мостовское л-во, кв. 745, окр. д. Ляцкие, 52°36'10,2"N, 23°51'58,9"E, 14.08.2012, Coll./Det. А. П. Яцына, дубрава с грабом кисличная, на коре *Carpinus betulus* (MSK-L 10589); Пружанский р-н, БП, окр. хут. Никор, Хвойническое л-во, кв. 322, выд. 17, 52°44'44,4"N, 23°58'09,0"E, 9.05.2018, Coll./Det. А. П. Яцына, дубрава орляковая, на коре *Picea abies*

(MSK-L 19884); окр. д. Вискули, Никорское л-во, кв. 683, выд. 9, 52°37'02,8"N, 23°55'22,6"E, 3.05.2017, Coll./Det. А. П. Яцына, кленовик кисличный, на упавшем стволе *C. betulus* (MSK-L 18468); заказник «Бусловка», Березовское л-во, кв. 77, выд. 6, окр. д. Кобыловка, 52°42'45,8"N, 24°42'46,08"E, 24.05.2016, Coll./Det. А. П. Яцына, сосняк мшистый, на коре *B. pendula* (MSK-L 16947). **Витебская обл.**, *Браславский р-н*, БО, д. Богданово, 14.06.2011, 55°30'N, 27°00'E, Coll./Det. А. П. Яцына, на обочине дороги в деревне, на деревянном заборе (MSK-L 8634); *Россонский р-н*, заказник «Красный бор», Россонский л-хоз, Якубовское л-во, кв. 86, выд. 32, 55°52'38,9"N, 28°29'40,8"E, 20.08.2015, Coll./Det. А. П. Яцына, черноольшаник крапивный, на коре *A. incana* (MSK-L 18468); Якубовское л-во, кв. 37, выд. 14, 55°55'13,3"N, 28°36'11,9"E, 18.08.2015, Coll./Det. А. П. Яцына, сосняк мшистый, на поваленном стволе *B. pendula* (MSK-L 14920). **Гродненская обл.**, *Свислочский р-н*, БП, окр. д. Тиховоля, Язвенское л-во, кв. 113, 52°50'N, 24°00'E, 16.08.1957, Coll. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс, Det. А. П. Яцына, старый разреженный еловый лес, на сухих ветках *P. abies* (KW); Новоселковское л-во, кв. 195В, 52°45'N, 24°00'E, 14.08.2011, Coll./Det. А. П. Яцына, сосняк кисличный, на сухих ветках *P. abies* (MSK-L 7997); окр. д. Рудня, Свислочское л-во, кв. 121, выд. 43, 52°50'39,2"N, 24°03'13,7"E, 19.10.2016, Coll./Det. А. П. Яцына, черноольшаник осокровый, на коре *A. glutinosa* (MSK-L 17019); *Слонимский р-н*, в 8 км восточнее г. Слоним, 53°08'N, 25°18'E, 23.08.1957, Coll. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс, Det. А. П. Яцына, на гнилом еловом пн (KW). **Минская обл.**, *Логойский р-н*, в 1,2 км южнее д. Михеды, руч. Старомлынский, Швабовское л-во, кв. 44, 54°14'58,6"N, 28°09'29,2"E, 19.06.2013, Coll./Det. А. П. Яцына, ельник приручейно-травяной, на сухой ветке *P. abies* (MSK-L 12137). **Могилёвская обл.**, *Глусский р-н*, д. Городищи (нежилая, зона отселения), 28.04.2011, Coll./Det. А. П. Яцына, на обочине дороги, на деревянной дранке, старая крыша сарая (MSK-L 7343).

Химический состав: атранорин, консалациновая, салациновая, лобариевая кислоты; жирные кислоты: протолихестериновая и лихестериновая.

6. *P. submontana* Nád. (рис., е).

Таллом прикреплён к субстрату лишь своим основанием, свисающий, до 10 см в диаметре, серо-зелёный. Лопасты длинные, линейные до 3 см длиной, ветвящиеся, часто переплетаются с другими лопастями, 2–4 мм шириной. Верхняя поверхность таллома блестящая, без налёта, от плоской до морщинистой, покрытая мелкими и округлыми псевдоцифеллами, 0,3–0,8 мм в диаметре. Со временем псевдоцифеллы становятся соредиевыми; соралии округлые, соредии зернистые, почти изидиозные. Нижняя поверхность чёрная, ризины от простых до разветвлённых в апикальной части, 1,0–1,5 мм длиной. Апотеции и пикниды неизвестны.

Вид *P. submontana* формально был описан в монографии рода (Hale, 1987). Отличается от других видов *Parmelia* длинными лопастями, края которых заворачиваются, а также простыми ризинами и соралиями, напоминающими изидии (Hale, 1987). Лопасты *P. submontana* свисают с коры дерева, часто переплетаются. Химический состав лишайников *P. submontana*, *P. barrenoae* и *P. sulcata* идентичен и содержит: атранорин, консалациновую и салациновую кислоты.

P. submontana известен в основном из горных регионов Европы, Макаронезии, Азии и Африки (Hawksworth et al., 2008, 2011). Также встречается в умеренном и средиземноморском регионах Европы, в Турции и на Канарских островах (Thell et al., 2011). С. Н. Кристенсен (Christensen, 1997) предполагал, что *P. submontana* может встречаться и за пределами ареала в других регионах с влажными макро- и микроклиматическими условиями.

P. submontana является редким представителем рода *Parmelia* во флоре Беларуси. Отмечен в двух локалитетах: БП и в лесном массиве между д. Скачек-Чечевичи (Могилёвская обл., Кировский р-н). Территория этого лесного массива пронизана множеством ручьев и каналов; постоянные туманы и высокая влажность воздуха свидетельствуют о том, что данный участок леса может быть перспективным для поиска редких видов лишайников. В

древостое доминируют дуб, липа, ясень, вяз и граб. Возраст деревьев, согласно таксационным описаниям, – 150–200 лет. В кв. 122 найдены редкие виды лишайников для республики: *Chaenotheca chlorella* (Ach.) Müll. Arg., *C. gracilentia* (Ach.) Mattson & Middleb., *C. gracilima* (Vain.) Tibell, *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. L. Culb. & C. F. Culb., *Cladonia norvegica* Tønsberg & Holien, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Sclerophora amabilis* (Tibell) Tibell и *S. coniophaea* (Norman) Mattsson & Middelb.

Встречаемость в Беларуси: Гродненская обл., Свислочский р-н, БП, окр. д. Рудня, Свислочское л-во, кв. 122, выд. 23, 52°50'41,8"N, 24°05'05,9"E, 19.10.2016, Coll./Det. А. П. Яцына, грабняк кисличный, на стволе ствола *Fraxinus excelsior* L. (MSK-L 17026). **Могилёвская обл., Кировский р-н,** окр. д. Скачек, Бобруйский л-хоз, Чигиринское л-во, кв. 19, выд. 27, 53°24'19,4"N, 29°40'06,7"E, 7.09.2017, Coll./Det. А. П. Яцына, дубрава снытевая, на коре *Q. robur* L. (MSK-L 19579).

Химический состав: атранорин, консалациновая и салациновая кислоты.

7. *Parmelia sulcata* Taylor.

Таллом неправильно розетковидный или неопределенной формы, 5–15 см в диаметре. Лопастей около 3–4 мм шириной и 5–20 мм длиной, выемчатые, довольно тесно собранные или расходящиеся и более или менее свободные, часто налегающие своими краями друг на друга, на концах тупые. Верхняя поверхность беловато-, голубовато-серая, сетчато-морщинистая. Нижняя поверхность тёмная, чёрная, густо покрытая до конца лопастей ершистыми ризинами. Соредии беловатые, развиваются в бороздках и по их краям, иногда обильно покрывая всю верхнюю поверхность таллома. Апотеции до 5 мм в диаметре, с коричневым, вогнутым диском и цельным, позднее зазубренным краем.

Один из самых широко распространённых видов лишайников в Беларуси. На основании ревизии гербарного материала установлено, что вид известен из 6 областей и 61 административного района республики. На территории Беларуси *P. sulcata* является полиморфным видом. Обнаружены некоторые морфологические различия внутри вида: форма лопастей (отношение длины и ширины), окраска таллома от белого до тёмно-серого цвета, форма и цвет соредий, расположение соредий на лопастях. При проведении TLC выявлен ряд неизвестных лишайниковых кислот. Это явление было обнаружено среди эпилитных образцов *P. sulcata*. В 18 локалитетах лишайник собран с апотециями. Наибольшее количество образцов вида с апотециями отмечено в национальных парках, заказниках и памятниках природы.

Лишайник встречается во всех лесных формациях республики, в усадебных парках, скверах, фруктовых садах, на кладбищах и в населённых пунктах. Отмечен на 20 видах деревьев и кустарников: *Acer platanoides* L. (20 локалитетов), *A. saccharinum* L. (2), *Aesculus hippocastanum* L. (3), *Alnus glutinosa* (8), *A. incana* (5), *Betula pendula* (10), *Carpinus betulus* L. (4), *Cerasus vulgaris* Mill (2), *Corylus avellana* L. (1), *Fraxinus excelsior* L. (12), *Larix decidua* Mill. (3), *Malus domestica* Borkh. (4), *Padus avium* Mill. (1), *Picea abies* (L.) Karst. (4), *Populus alba* L. (6), *P. tremula* L. (6), *Quercus robur* L. (13), *Salix fragilis* L. (7), *Sorbus aucuparia* L. (5), *Tilia cordata* (22). Кроме того, вид встречается на соломенных крышах (1), на древесине (4) и валунах (8). В виду того, что данный лишайник является обычным на территории Беларуси, координаты локалитетов вида далее не приводятся.

Встречаемость в Беларуси: Брестская обл., Барановичский р-н, г. Барановичи, 23.10.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13709); д. Крошин, 1.10.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13586); Брестский р-н, г. Брест, парк 1 мая, 25.03.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 6867); Дрогичинский р-н, д. Брашевичи, 10.08.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7940); окр. д. Рожное, 11.08.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 8036); Ивацевичский р-н, окр. г. п. Телеханы, 6.02.2009, Coll. Л. А. Житенёв, Det. А. П. Яцына (MSK-L 2044); Каменецкий р-н, БП, окр. д. Пастухово, 20.10.2016, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 17546); окр. д. Ляцкие, 26.04.2016, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 16762); Лунинецкий р-н, окр. д. Коробье, 5.05.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13152); Ляховичский р-н,

окр. д. Совейки, 20.06.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18441); *Малоритский р-н*, окр. д. Карпин, 12.08.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7899); *Пружанский р-н*, БП, окр. д. Бабинец, 20.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); окр. хут. Никор, 9.05.2018, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 19874); хут. Переров, 20.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); *Столинский р-н*, г. Столин, 6.05.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13198); окр. д. Хорск, 6.05.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13218). **Витебская обл.**, *Браславский р-н*, БО, д. Ахремовцы, 21.04.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14106); окр. д. Вязки, 20.04.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14113); д. Замошье, 5.10.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4804); д. Опса, Усадьба Плятеров, 23.04.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14083); окр. д. Струсто, 3.11.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 15116); *Верхнедвинский р-н*, между д. Москаленки и д. Миловиды, 15.09.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14939); *Витебский р-н*, на западном берегу оз. Шевино, 29.07.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 3020); окр. д. Койтово, 31.07.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2977); *Глубокский р-н*, окр. д. Юзефово, 7.07.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7715); *Лепельский р-н*, окр. д. Домжерицы, 14.09.2008, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4781); *Лиозненский р-н*, окр. ж.-д. ст. Выдрей, 15.08.2007, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 324); окр. д. Осипенки, 3.06.2018, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 19951); *Миорский р-н*, окр. д. Кричево, 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 21915); окр. д. Снеги, 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 21954); окр. д. Кублищина, 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 21941); окр. д. Соболевщина, 10.04.2019, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 21922); заказник «Ельня», окр. д. Красновцы, 17.08.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14878); *Поставский р-н*, д. Горани, 8.07.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7965); окр. г. Поставы, 30.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); окр. д. Сивцы, 27.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); *Сенненский р-н*, окр. д. Коковчино, 1908 г., Coll./Det. К. Г. Крейер (LE); окр. д. Щитовки, 24.07.2008, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 1191); *Толочинский р-н*, окр. д. Друцк, старое замчище, 15.10.2014, Coll. В. Н. Лебедько, Det. А. П. Яцына (MSK-L 13683); *Чащинский р-н*, д. Гриньки, 9.08.2008, Coll. Л. М. Мерзвинский, Det. А. П. Яцына (MSK-L 1644). **Гомельская обл.**, *Добрушский р-н*, окр. г. Добруш, 1910, Coll./Det. В. П. Савич (LE); *Житковичский р-н*, окр. д. Новые Залютичи, 21.08.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12450); окр. д. Лясковичи, 28.09.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 8201); окр. д. Озераны, 27.09.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 8103); *Кормянский р-н*, окр. д. Кляпино, 6.05.2011, Coll. В. Н. Лебедько, Det. А. П. Яцына (MSK-L 7348); *Лельчицкий р-н*, окр. д. Тартак, 22.08.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12498); *Мозырский р-н*, окр. г. Мозырь, 1906 г., Coll./Det. В. П. Савич (LE); *Речицкий р-н*, окр. г. Речица, 1907 г., Coll. Л. И. Любичская, Det. В. П. Савич (LE). **Гродненская обл.**, *Волковысский р-н*, д. Краски, 6.08.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14703); *Вороновский р-н*, окр. д. Свилю, 27.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); *Островецкий р-н*, окр. д. Ключаны, 21.07.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7905); *Мостовский р-н*, окр. д. Короли, 7.08.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14769); *Свислочский р-н*, БП, Язвинское л-во, кв. 204, 18.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); окр. д. Белевичи, 29.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); окр. д. Немержа, 18.08.1957, Coll./Det. М. Ф. Макаревич, Е. Г. Ромс (KW); д. Вердомичи, 13.06.2019, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 22393); *Сморгонский р-н*, д. Залесье, 17.06.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14493); д. Кушляны, 18.06.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14518); д. Поляны, 16.06.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14518); *Слонимский р-н*, окр. ж.-д. ст. Исса, 1.04.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4038); *Щучинский р-н*, д. Мурованка, 07.09.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10711). **Минская обл.**, *Вилейский р-н*, д. Вязань, 9.08.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10545); д. Луковец, 19.10.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10915); г. п. Любань, 22.04.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 11819); д. Остюковичи, 8.08.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10630); окр. д. Петрилово, 23.05.2012,

Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 9849); *Воложинский р-н*, д. Новый Двор, 19.08.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12580); окр. д. Корышки, 7.07.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2771); окр. д. Рум, 6.07.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4487); окр. д. Янишки, 17.07.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2894); *Дзержинский р-н*, д. Волма, 5.09.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12420); д. Великие Новоселки, 25.04.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 11855); д. Станьково, 23.03.2008, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 1047); *Клецкий р-н*, д. Красная Звезда, 3.03.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12880); *Логойский р-н*, д. Жиличи, 4.09.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 3268); г. Логойск, 7.04.2015, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 14012); окр. д. Чуденичи, 1.03.2008, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 900); *Минский р-н*, д. Аннополь, 23.03.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 9626); д. Новое Поле, 8.08.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12301); д. Калинино, 12.04.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 9761); окр. д. Лесковка, 13.12.2008, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 1764); г. Минск, территория Комаровского рынка, 26.05.1923, Coll./Det. А. И. Беляева (LE); г. Минск, 17.10.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13689); д. Сёмково, 18.03.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 6857); окр. д. Прилуки, 3.08.1925, Coll./Det. В. П. Савич (LE); *Молодечненский р-н*, д. Березинское, 28.05.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 11991); д. Сычевичи, на берегу р. Рыбчанка, 18.05.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2578); д. Яхимовщина, 16.05.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 11952); *Мядельский р-н*, окр. д. Антонинсберг, 28.06.2005, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 1174); окр. д. Зеленки, 30.06.05, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2292); окр. п. Нарочь, 12.07.2005, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 3815); *Несвижский р-н*, г. Несвиж, 14.04.2014, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 13064); а. г. Снов, 19.09.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10835); *Пуховичский р-н*, д. Блонь, 23.04.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 9825); д. Блужа, 18.06.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4370); д. Дукора, 8.11.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4947); окр. д. Рудня, 1.11.2010, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 4900); *Смолевичский р-н*, д. Шипяны, 19.07.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10379); *Солигорский р-н*, окр. д. Листопадовичи, 16.08.1925, Coll./Det. В. П. Савич (LE); *Стародорожский р-н*, окр. д. Шапчицы, 19.08.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 19043); *Столбцовский р-н*, д. Великий Двор, 18.04.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 11744); д. Засулье, 16.07.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12184); д. Сула, 26.07.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 19005); окр. п. Новоколосово, 17.05.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18173); *Узденский р-н*, д. Первомайск, 29.07.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12237); д. Толкачевичи, 31.10.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12723); *Червенский р-н*, д. Рованичи, 17.10.2013, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 12594); г. п. Смиловичи, 14.09.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10797); окр. д. Черноградь, 25.07.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18945). **Могилёвская обл.**, *Бобруйский р-н*, г. Бобруйск, 25.07.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7871); *Быховский р-н*, д. Грудиновка, 1912 г., Coll./Det. К. Г. Крейер (LE); д. Грудиновка, 15.08.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18829); *Глусский р-н*, окр. г. Глуск, 16.06.2009, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 2686); д. Городище, 28.04.2011, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7293); окр. д. Славковичи, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 7321); *Горецкий р-н*, г. Горки, 16.08.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18882); *Кировский р-н*, д. Жиличи, 6.09.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 19165); *Кличевский р-н*, окр. ж.-д. ст. Милое, 8.08.2003, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18311); *Могилевский р-н*, окр. г. Могилев, 1917 г., Coll. Н. С. Шербиновский, Det. К. А. Рассадина (LE); *Осиповичский р-н*, окр. д. Верайцы, 6.12.2007, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 1001); окр. д. Елизово, 27.03.2017, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 18311); д. Погорелое, 25.05.1923, Coll./Det. В. П., Савич (LE); окр. д. Шейпичи, 7.04.2016, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 16656); *Оршанский р-н*, окр. г. Орша, 1909 г., Coll./Det. Г. К. Крейер (LE); окр. д. Смольяны, 4.05.1911, Coll./Det. К. Г. Крейер (LE); окр. д. Тюльпин, 25.06.1909, Coll./Det. Крейер Г.К. (LE); *Хотимский р-н*, г. п. Хотимск, 22.08.2012, Coll./Det. А. П. Яцына (MSK-L 10525); *Шкловский р-н*, окр. д. Александрия, 1909 г., Coll./Det. К. Г. Крейер (LE).

Химический состав: атранорин, консалациновая и салациновая кислоты.

Заключение

В результате ревизии гербарного материала лишайников в коллекциях MSK, LE и KW установлено, что род *Parmelia* в Республике Беларусь представлен следующими видами: *P. barrenoae*, *P. ernstiae*, *P. omphalodes*, *P. saxatilis*, *P. serrana*, *P. submontana* и *P. sulcata*.

Наиболее часто из перечисленных видов в Беларуси встречается *P. sulcata*, который известен из 6 областей и 61 административного района республики и отмечен на 20 видах деревьев и кустарников, а также на других субстратах.

Вид *P. serrana* спорадически встречается на территории страны. Лишайник отмечен преимущественно в лесах на коре деревьев, реже в населённых пунктах на обработанной древесине старых деревянных построек.

Эпилитные лишайники *P. omphalodes* и *P. saxatilis* являются редкими видами и требуют охраны. К редким эпифитным видам можно отнести *P. barrenoae*, *P. ernstiae* и *P. submontana*.

Полученные материалы будут использованы при подготовке очередного тома «Флора Беларуси. Лишайники».

Список литературы

- Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 4-е изд. 2015. Минск: Беларус. Энцикл. імя П. Броўкі. 448 с. [Krasnaia kniga Respubliki Belarus'. Rasteniia: redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoventiia vidy dikorastushchikh rastenii. 4-e izd. 2015. Minsk: Belarus. Entsycl. imia P. Broŭki. 448 p.]
- Флора Беларуси. Лишайники. 2019 / А. П. Яцына [и др.]. Т. 1. Минск: Беларуская навука. 341 с. [Flora Belarusi. Lishainiki. 2019 / А. Р. Yatsyna [i dr.]. Т. 1. Minsk. Belaruskaya navuka. 341 p.]
- Яцына А. П. 2019. Лихенобиота республиканского заказника «Бабиновичский» (Витебская область, Республика Беларусь) // Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества. № 1 (17). С. 3–10. [Yatsyna A. P. 2019. Lichenobiota republikanskogo zakaznika «Babinovichskii» (Vitebskaia oblast', Respublika Belarus) // Bul. Brianskogo otdeleniia Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 1 (17). P. 3–10].
- Barreno E., Herrera-Campos M. A. 2009. *Parmelia barrenoae* Divakar, M. C. Molina & A. Crespo un liquen nuevo para la flora Asturiana // Boletín de Ciencias de la Naturaleza RIDEA. 50. P. 333–341.
- Christensen S. N. 1997. *Parmelia submontana* new to Denmark // Graphis Scripta. 8. P. 61–63.
- Crespo A., Lumbsch H. T. 2010. Cryptic species in lichen-forming fungi // IMA Fungus. 1. P. 167–170.
- Divakar P. K., Molina M. C., Lumbsch H. T. & Crespo A. 2005. *Parmelia barrenoae*, a new lichen species related to *Parmelia sulcata* (Parmeliaceae) based on molecular and morphological data // Lichenologist. 37. P. 37–46.
- Feuerer T., Thell A. 2002. *Parmelia ernstiae* – a new macrolichen from Germany // Mitt. Inst. Bot. Hamb. 30–32. P. 49–60.
- Hale M. E. 1987. A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius sensu stricto (Ascomycotina: Parmeliaceae) // Smithsonian Contributions to Botany. 66. P. 1–55.
- Hawksworth D. L., Blanco O., Divakar P. K., Ahti T., Crespo A. 2008. A first checklist of parmelioid and similar lichens in Europe and some adjacent territories, adopting revised generic circumscriptions and with indications of species distributions // Lichenologist. 40. P. 1–21.
- Hawksworth D. L., Divakar P. K., Crespo A., Ahti T. 2011. The checklist of parmelioid and similar lichens in Europe and some adjacent territories: additions and corrections // Lichenologist. 43. P. 639–645.
- Hodkinson B. P., Lendemer J. C., Esslinger T. L. 2010. *Parmelia barrenoae*, a macrolichen new to North America and Africa // North American Fungi 5(3). P. 1–5.
- Molina M. C., Divakar P. K., Goward T., Millanes A. M., Lumbsch H. T., Crespo A. 2017. Neogene diversification in the temperate lichen-forming fungal genus *Parmelia* (Parmeliaceae, Ascomycota) // Systematics and Biodiversity. 15. P. 166–181.
- Orange A., James P. W., White F. J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London: British Lichen Society. 101 p.
- Ossowska E., Guzow-Krzemińska B., Kolanowska M., Szczepańska K., Kukwa M. 2019. Morphology and secondary chemistry in species recognition of *Parmelia omphalodes* group – evidence from molecular data with notes on the ecological niche modelling and genetic variability of photobionts // MycoKeys. 61. P. 39–74.
- Ossowska E., Kukwa M. 2016. *Parmelia barrenoae* and *P. pinnatifida*, two lichen species new to Poland // Herzogia 29 (1). P. 198–203.
- Paz-Bermúdez G., López de Silanes M. E., Terrón A., Arroyo R., Atienza V., Brime S. F., Burga, A. R., Carvalho P., Figueras G., Llop E., Marcos B., Pino-Bodas R., Prieto M., Rico V. J., Fernández-Salegui A. B., Serinà E. 2009. Lichens and lichenicolous fungi in the Montesinho Natural Park, the Serra da Nogueira and the Rio Sabor Valley (Portugal) // Cryptogamie, Mycologie. 30. P. 279–303.

- Thell A., Crespo A., Divakar P. K., Kärnefelt I., Leavitt S. D., Lumbsch H. T., Seaward M. R. D. 2012. A review of the lichen family *Parmeliaceae* – history, phylogeny and current taxonomy // *Nordic Journ. of Botany*. 30. P. 64–664.
- Thell A., Thor G., Ahti T. 2011. *Parmelia* Ach. Nordic lichen flora. 4. / Thell A., Moberg R (ed.). Uddevalla: Nordic Lichen Society. P. 83–90.
- Thell A., Tsurukau A., Persson P. E., Hansson M., Åsegård E., Kärnefelt I., Seaward M. R. D. 2017. *Parmelia ernstiae*, *P. serrana* and *P. submontana*, three species increasing in the Nordic countries // *Graphis Scripta*. 29. P. 24–32.
- Tsurukau A., Bely P., Golubkov V., Persson P.-E., Thell A. 2019. The lichen genus *Parmelia* (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) in Belarus // *Herzogia*. 32. P. 375–384.

Сведения об авторах

Яцына Александр Петрович

к. б. н., ведущий научный сотрудник

Институт экспериментальной ботаники

им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск

E-mail: lihenologs84@mail.ru

Yatsyna Aleksander Petrovich

Ph. D. in Biological Sciences, Leading Researcher

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany

of the NAS of Belarus, Minsk

E-mail: lihenologs84@mail.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 630.182 (470.332)

ЛЕСНЫЕ И КУСТАРНИКОВЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ»: К ВОПРОСУ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КЛАССИФИКАЦИИ EUNIS ПРИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ОРГАНИЗАЦИИ ЕГО ОХРАНЫ

© Т. Ю. Браславская, Е. В. Тихонова
T. Yu. Braslavskaya, E. V. Tikhonova

Forest and shrub habitats within the «Smolenskoe Poozerie» National Park:
on the EUNIS habitat classification application for invention and conservation of biodiversity

ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14. Тел.: +7 (499) 743-00-16, e-mail: cepfras@cepl.rssi.ru

Аннотация. Выявление в национальном парке «Смоленское Поозерье» разнообразия местообитаний, охарактеризованного по критериям классификации EUNIS, было одной из задач российско-белорусского научного проекта. В ходе решения этой задачи были отмечены достоинства концепции данной классификации, в которой критерии природоохранной ценности территорий формулируются с учётом выполнения ими важных экосистемных функций (в том числе – структурной, средостабилизирующей). Также были отмечены некоторые недостатки классификации EUNIS, затрудняющие её применение, в первую очередь – нечёткость, в ряде случаев, диагностических различий между ключевыми местообитаниями (ценными в природоохранном отношении) и фоновыми. Территория парка «Смоленского Поозерья» по природным условиям довольно типична для средней полосы Европейской России; анализ авторских и опубликованных данных о растительности и флоре парка показал, что в нём представлены 15 типов лесных местообитаний (в том числе 9 ключевых) и 2 типа кустарниковых.

Ключевые слова: российско-белорусский проект, классификация местообитаний EUNIS, биоразнообразие, экосистемные функции, природопользование, охрана природы.

Abstract. Revealing the diversity of habitats, described by the EUNIS classification criteria in the «Smolenskoe Poozerie» National Park, was one of the objectives of the Russian-Belarusian research project. When conducting this work, advantages of the concept of this classification were noted. One of them, for instance, is that the valuable for the conservation criteria of the plots are formulated taking into account their important ecosystem functions (including stabilization of environment patterns and processes). At the same time, some drawbacks that hampered the application of the EUNIS classification were noted: first of all, the insufficient, in some cases, clarity of the diagnostic differences between the core habitats (valuable in conservation terms) and the common ones. Within the «Smolenskoe Poozerie» National Park, environmental conditions are quite typical for the Middle European Russia as general; the analysis of the collected and earlier published data on the vegetation and flora of the park revealed that its area contains 15 types of forest habitats (including 9 core ones) and 2 types of shrub habitats.

Keywords: Russian-Belarusian project, EUNIS habitat classification, biodiversity, ecosystem functions, land-use, nature conservation.

DOI: 10.22281/2686-9713-2020-1-17-35

Введение

Территориальный подход к охране природы уже давно был обоснован в публикациях отечественных исследователей (Лавренко, 1971; Охрана..., 1982). Серьёзным достижением этого подхода стало издание в ряде регионов Зелёных книг – списков ценных в природоохранном отношении объектов растительности с пояснениями научного обоснования их ценности (Зелёная..., 1996; Чибилёв и др., 1996; Саксонов и др., 2006; Зелёная..., 2012; и др.). В проведённых за последнее время обзорах (Мартыненко и др., 2015; Лысенко, 2017)

подробно обсуждаются сложившиеся отечественные традиции охраны объектов растительности и составления Зелёных книг. Однако, в отличие от Красных книг – списков редких и охраняемых таксонов, Зелёные книги не приобрели в России статуса официальных нормативно-правовых документов. Поэтому в практике охраны природы в нашей стране основным критерием ценности территорий служит присутствие охраняемых таксонов. Задача исследователей в перспективе – развивать научное обоснование критериев природоохранной ценности экосистем и территорий, разрабатывать предложения для соответствующего совершенствования правовой базы. В связи с этим полезно проанализировать подходы к территориальной охране природы в европейских странах на протяжении последних десятилетий – с момента принятия Конвенции о сохранении европейской дикой природы и естественной среды обитания (Бернская конвенция), вступившей в силу в 1982 г. (Соболев и др., 2015). В России к этому опыту обычно обращаются исследователи, работающие в приграничных регионах или участвующие в международных проектах, направленных на осуществление трансграничных природоохранных мероприятий (Крышень и др., 2009; Королёва, 2011; Географические..., 2016).

Стимулом для исследований, проведённых нами, тоже стало участие в российско-белорусском проекте, поддержанном Российским фондом фундаментальных исследований и Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований. Задачей проекта было развитие дистанционных методов выявления ключевых, то есть заслуживающих специальной охраны (Annex..., 2007; Revised..., 2010–2014; Соболев и др., 2015), местообитаний. Для этого потребовалось, вникнув в принципы классификации местообитаний (EUNIS..., 2019 a, b), провести их общую инвентаризацию в национальном парке (НП) «Смоленское Поозерье», служившем при выполнении проекта модельным полигоном в Европейской России (Ершов и др., 2020).

Базовое понятие этой классификации – местообитание (*habitat*) – определяется как жизненное пространство вида или видов, характеризующееся набором ресурсов, а также определёнными абиотическими (*physical*) параметрами (например, рельефом или гидрологическим режимом) и физиономическим обликом (Bunce et al., 2013; Terrestrial..., 2014). Близок ему по смыслу другой часто употребляемый в научной и научно-популярной литературе термин «биотоп» (*biotope*), определяемый как сочетание абиотических факторов среды с сообществом видов флоры и фауны (Devillers et al., 1991). Так, Закон Республики Беларусь «Об охране окружающей среды» определяет биотоп как «природный объект (участок территории или акватории) с однородными экологическими условиями, являющийся местом обитания сообщества тех или иных видов диких животных и произрастания дикорастущих растений» (Закон..., 2019). В рамках нашего исследования термины «местообитание» и «биотоп» употребляются как синонимы. Для практического применения этих терминов существенно то, что их предложено распространять на участки, площадь которых составляет не менее 100 м² (Davies et al., 2004). Максимальная возможная площадь местообитаний не оговаривается, но отмечено (там же), что на площади порядка 10 и более гектаров обычно уже не соблюдается критерий однородности по абиотическим условиям, в связи с чем такие большие участки можно понимать как комплексы местообитаний (что не исключает однородности по физиономическому облику растительности).

Поскольку в качестве критериев выделения местообитаний (биотопов) часто используют признаки растительности и экотопа (Devillers et al., 1991; Крышень и др., 2009; Королёва, 2011), в их инвентаризации играют важную роль геоботанические данные. Научные разработки по классификации местообитаний были с самого их начала тесно интегрированы с развитием классификации растительности (Påhlsson, 1994), особенно с эколого-флористическим подходом Ж. Браун-Бланке (Rodwell et al., 2002), который подразумевает максимально возможное выявление флористического состава растительных сообществ и поэтому полезен также и для инвентаризации общего биоразнообразия. Было показано, что около 60% местообитаний имеют чёткую связь с одним или несколькими синтаксонами

эколого-флористической классификации растительности (Evans, 2010), поэтому синтаксоны используются в качестве индикаторов различных наземных местообитаний (Terrestrial..., 2014), описаны флористические диагностические критерии типов лесных местообитаний (Schaminée et al., 2013).

Разработка общеевропейской классификации местообитаний проходила в несколько этапов, поэтому классификация носила разные названия; первоначально её объект предпочитали называть биотопом, позже в практике утвердился термин «местообитание» (Devillers et al., 1991; Devillers, Devillers-Terschuren, 1996; Davies, Moss, 1999; Rodwell et al., 2002; Davies et al., 2004). С 1999 г. название классификации – European Nature Information System (EUNIS) Habitat Classification (Davies, Moss, 1999); её современная официальная версия была опубликована в 2012 г. (Schaminée et al., 2012). Классификация имеет иерархическую структуру: в разных её разделах число выделяемых уровней составляет от пяти до восьми (EUNIS..., 2019 a), уровни нумеруются в нисходящем порядке (чем ниже уровень в иерархии – тем больше его порядковый номер). Классификационные категории кодируются буквенно-цифровыми символами, число значащих символов (букв или цифр) в составе кода категории соответствует номеру уровня, на котором выделена категория. На высших (обобщающих) уровнях выделение классификационных категорий проводится по ландшафтным, экологическим, антропогенным и ботаническим критериям, а на низшем (базовом) уровне – чаще всего на основе географического (регионального) подхода или же по критериям важной роли местообитаний в жизнедеятельности одного или нескольких редких и уязвимых видов (Браславская и др., 2018). В основу биогеографического подразделения местообитаний заложены геоботаническое зонирование Евразии (Вальтер, 1974; Walter, 1968) и многочисленные региональные геоботанические сводки, включая протомус растительности бывшего СССР (Korotkov et al., 1991). С 2017 г. предпринимается очередная ревизия классификации EUNIS с целью усовершенствовать её общую структуру и диагностические критерии классификационных категорий (в том числе – снабдить их полноценными характеристиками растительности); обнародованы первые итоги этой ревизии, включая обновленную классификацию лесных местообитаний (EUNIS..., 2019 b).

Природные условия района исследований

НП «Смоленское Поозерье» (рис. 1) создан в 1992 г. на землях Демидовского и Духовщинского р-нов Смоленской обл. (Постановление..., 1992). Его общая площадь составляет 146 237 га; к лесным землям (включая покрытые лесом) относится 94,6% территории (Лесохозяйственный..., 2015). Согласно геоботаническому районированию, территория НП находится возле границы между южно-таёжной и подтаёжной зонами (Растительность..., 1980) или же в бореально-неморальной зоне (Вальтер, 1974; Walter, 1968); согласно всемирному биогеографическому районированию – в Сарматском экорегионе биома смешанных и широколиственных лесов в умеренном климате Палеарктики (Dienerstedt et al., 2017; Ecoregions..., 2019).

Большая часть территории расположена на Слободской холмисто-моренной возвышенности и Аржатско-Ельшанской озёрно-ледниково-зандровой низине, а самая восточная и юго-восточная часть – на Духовщинской моренно-эрозионной возвышенности. На Слободской возвышенности широко распространены мелкохолмистые пологоволнистые моренные равнины с крутосклоновыми конечно-моренными холмами, комплексами озовых и озово-камовых образований; южнее конечно-моренных структур занимают относительно большие площади плоские и слабоволнистые зандровые равнины. На Аржатско-Ельшанской низине, где абсолютные высоты на 10–20 м ниже, чем на сопредельных возвышенностях, распространён преимущественно водно-ледниковый рельеф – плоские и слабоволнистые зандровые и озёрно-ледниковые равнины с обильно увлажнёнными торфяными и торфянистыми почвами, а также присутствуют пологоволнистые и мелкохолмистые моренные равнины (Шкаликов и др., 2005).

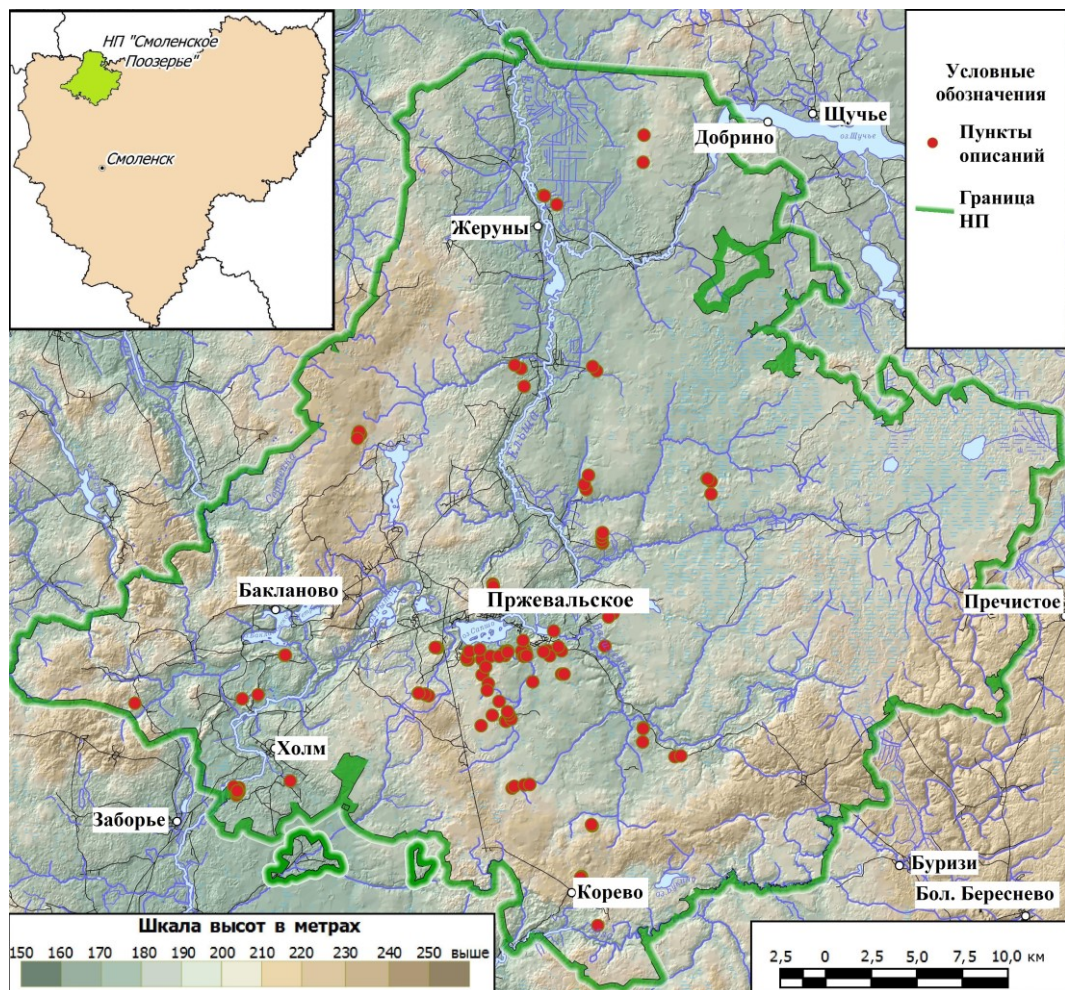


Рис. 1. Карта района исследований и расположение пунктов выполнения геоботанических описаний в 2016–2019 гг.

Fig. 1. The map of research area and localization of relevés collected in 2016–2019.

Леса НП сформировались на подзолистых и дерново-подзолистых почвах разной степени оподзоливания и оглеения, разнообразны по составу древесных видов: наибольшее представительство по площади имеют берёзовые (41,2%) леса, встречаются еловые (13,8%), сосновые (12,5%), осиновые (14,0%), ольховые (9,3%) и широколиственные (8,9%) (Березина и др., 2003).

Материалы и методы

Основой для инвентаризации местообитаний лесов и кустарниковых зарослей послужили около 220 авторских и опубликованных (Березина и др., 2003) геоботанических описаний, выполненных в НП «Смоленское Поозерье» в 1998–2019 гг. на учётных площадках в 100–400 м², а также очерк растительности (Березина и др., 2003) и комментарии к местонахождениям видов в аннотированном списке флоры НП (Решетникова, 2002). Геоботанические описания содержали сведения о местоположениях и ярусной структуре сообществ, списки видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников с указанием их положения в ярусной структуре и обилия (традиционная шкала Браун-Бланке), в ряде случаев – сведения о возрасте деревьев. В авторских описаниях мохооб-

разные были идентифицированы Е. А. Игнатовой (МГУ им. М. В. Ломоносова), лишайники – Е. Э. Мучник (Институт лесоведения РАН).

На начальном этапе инвентаризации местообитаний был составлен перечень тех базовых (самого низшего уровня) категорий лесов (раздел Т – см.: EUNIS..., 2019 b) и кустарниковых зарослей (раздел S – см. там же), у которых область распространения охватывает регион, где расположен НП «Смоленское Поозерье». Из-за неполноты многих пояснительных текстов к базовым категориям и/или наличия в них неясностей и противоречий часто приходилось также учитывать признаки категорий нескольких более высоких уровней, если пояснения к ним содержали полезную дополнительную информацию. В перечень были включены те категории, в характеристике распространения которых упоминаются: южно-таёжная (*south taiga*) или подтаёжная (*sub-boreal, hemi-boreal*) подзоны, или бореально-неморальная (*boreal-nemoral*) зона в понимании европейских исследователей (Walter, 1968), Сарматский (*Sarmatic*) экорегион, Восточная Европа, бассейны верхнего Днепра, верхней Волги или Западной Двины.

На следующем этапе флористические списки и ландшафтные характеристики лесов и кустарниковых зарослей из геоботанических описаний и очерков растительности, а также комментарии в аннотированном списке флоры были сопоставлены с диагностическими признаками категорий из составленного перечня (при сопоставлении тоже, если было необходимо, учитывали признаки с нескольких классификационных уровней). По итогам сопоставления были исключены из перечня те категории, присутствие которых в «Смоленском Поозерье» пока не подтверждается фактическими данными.

Для классификационных категорий, включённых в итоговый перечень, было проанализировано соответствие с синтаксонами, установленными в Европе и средней полосе Европейской России (Семенищенков, 2012, 2014, 2016; Морозова и др., 2017; Korotkov et al., 1991; Ermakov, Morozova, 2011; Mucina et al., 2016), а для лесных местообитаний – также с типами лесорастительных условий (ТЛУ) по Д. В. Воробьёву (1953).

В тексте латинские названия сосудистых растений приводятся по С. К. Черепанову (1995), мохообразных – по чек-листу Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006).

Результаты

Итоговый перечень лесных и кустарниковых местообитаний НП «Смоленское Поозерье» включает 15 категорий лесов и 2 категории кустарниковых зарослей (табл.). Хотя эти категории относятся к разным уровням классификации EUNIS, далее мы называем их все «типами местообитаний», поскольку в терминологии EUNIS не закреплены какие-либо специальные названия категорий на разных уровнях. Диагностика типов в итоговом перечне до высокого уровня (4, 3) подразумевает, что типы низких уровней в их составе тоже представлены на территории НП, но либо о них пока нет подробной геоботанической информации (например, о типах зарослей болотных ив в составе S9.3), либо в таблице для экономии места опущена их подробная характеристика (типов сосновых лесов в составе T3-G2).

Классификацию местообитаний «Смоленского Поозерья» можно рассматривать как модельный пример в средней полосе Европейской России. Поэтому в таблице соотношения между типами местообитаний, синтаксонами эколого-флористической классификации и типами ТЛУ охарактеризованы не только для территории НП, а для всего региона. Чтобы при этом были максимально ясны диагностические критерии типов местообитаний, в переводах пояснительных текстов скомбинированы характеристики с разных классификационных уровней. По этим же соображениям, в переводах сохранены упоминания видов, которые совсем отсутствуют или редки на территории НП (Решетникова, 2002) и вообще в средней полосе Европейской России. Таким образом, читатели могут самостоятельно судить, насколько точно соответствуют классификационные категории EUNIS лесным и кустарниковым сообществам средней полосы.

Таблица

Типы лесных и кустарниковых местообитаний, выявленные в НП «Смоленское Поозерье»

Table

The types of forest and shrubland habitats revealed within the «Smolenskoe Poozerie» National Park

Код типа в EUNIS	Название типа	Синтаксоны эколого-флористической классификации*	ТЛЮ*	Характеристика в EUNIS
Леса				
T1-2135**	Сарматские прибрежные ясенево-ольховые леса	Союз <i>Alnion incanae</i> Pawłowski et al. 1928	D ₄	Ясенево-черноольховые леса на берегах равнинных рек и ручьёв с медленным течением в бассейнах Днепра, Дона, Волги и Камы. Формируются на почвах, заливаемых ежегодными паводками, но в период межени хорошо дренированных и аэрированных. В господствующих ярусах широко представлены виды растений, не способные расти на постоянно залитых почвах. В древостое иногда присутствуют <i>Betula</i> spp. и <i>Picea abies</i> . Характерен богатый видовой состав кустарников (обычно присутствует <i>Padus avium</i>) и крупнотравья (включая <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Urtica dioica</i>).
T1-5113	Восточноевропейские черноольховые заболоченные леса	Союз <i>Alnion glutinosae</i> Malcuit 1929	D ₅	Заболоченные мезо-евтрофные черноольховые леса и кустарниковые заросли, сформировавшиеся в заболоченных депрессиях рельефа на нейтральных почвах в подтаёжных и широколиственно-лесных, субконтинентальных и континентальных регионах Европы (от Польши до Южного Урала в России) и Западной Сибири. В Сарматском экорегионе могут покрывать большие евтрофные болота (например, в долине Припяти). В подлеске часто доминирует <i>Ribes nigrum</i> , обычны ивы и <i>Frangula alnus</i> ; в травяном ярусе константны <i>Calamagrostis canescens</i> , <i>Calystegia sepium</i> , <i>Carex elongata</i> , <i>Dryopteris cristata</i> , <i>Solanum dulcamara</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , а в условиях избыточного увлажнения доминируют крупные осоки – <i>Carex acutiformis</i> , <i>C. omskiana</i> C., <i>paniculata</i> . В более мезотрофных условиях в древостое обычна <i>Betula pubescens</i> , в моховом ярусе – <i>Sphagnum</i> spp.
T1-61**	Пушицево-и осоково-сфагновые берёзовые леса	Союз <i>Betulion pubescentis</i> Lohmeyer et Tx. ex Oberd. 1957	A ₄ , A ₅ (также может быть B ₄ , B ₅)	Заболоченные берёзовые (<i>Betula pubescens</i>) леса, сформировавшиеся на очень кислых торфянистых почвах в условиях избыточного увлажнения грунтовыми водами низкой минерализации (на топях и болотах со слабым торфонакоплением или вокруг них) в северо-, средне- и южно-таёжной, подтаёжной и широколиственно-лесной зонах западной Палеарктики, очень локально – в лесостепной и степной зонах. На северо-востоке широколиственно-лесной зоны, в подтаёжной, южно-, средне- и северо-таёжной зонах в древостое присутствует примесь хвойных видов (<i>Picea abies</i> или <i>Pinus sylvestris</i>), увеличиваясь к северу. Для травяно-кустарничкового яруса характерны виды олиготрофных и мезотрофных болот. В зависимости от уровня грунтовых вод, типа безлесного болота и продолжительности процесса залесения это могут быть <i>Eriophorum vaginatum</i> и <i>Oxycoccus palustris</i> (в подтипе T1-611) или же <i>Molinia caerulea</i> (в подтипе T1-612) в сопровождении других граминоидов (в частности <i>Agrostis canina</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> , <i>Carex rostrata</i> , <i>C. nigra</i> , <i>Juncus</i> spp.) и кустарничков (в частности <i>Vaccinium uliginosum</i>), а также <i>Trientalis europaea</i> . В северо-таёжной зоне (Фенноскандия) характерны <i>Empetrum</i> spp., <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Cornus suecica</i> . В моховом ярусе доминируют виды сфагновых мхов (например, <i>Sphagnum fallax</i> , <i>S. magellanicum</i>), присутствуют бриевые мхи и печеночники.

Код типа в EUNIS	Название типа	Синтаксоны эколого-флористической классификации*	ТЛЮ*	Характеристика в EUNIS
T1-C15	Евразийские таёжные и подтаёжные берёзовые леса	Союзы <i>Piceion excelsae</i> Pawłowski et al. 1928, <i>Dicrano-Pinion sylvestris</i> (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz, <i>Quercro roboris-Tilion cordatae</i> Solomeshch et Laiviņš ex Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015	A ₂ , A ₃ , B ₂ , B ₃ , C ₂ , C ₃	Берёзовые леса северо-, средне-, южно-таёжной и подтаёжной зон Евразии, сформированные <i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i> s.l. или <i>B. platyphylla</i> . В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) хвойных видов – <i>Pinus sylvestris</i> и/или <i>Picea abies</i> .
T1-C24	Таёжные и подтаёжные осиновые леса	Союзы <i>Piceion excelsae</i> , <i>Quercro-Tilion</i>	C ₂ , C ₃ (некоторые – B ₂ , B ₃)	Осиновые леса западной Палеарктики (в северо-, средне-, южно-таёжной и подтаёжной зонах, в том числе на севере Сарматского экорегиона), сформированные <i>Populus tremula</i> . В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) хвойных видов – <i>Picea abies</i> и/или <i>Pinus sylvestris</i> .
T1-E16A**	Северо-среднерусские дубово-липовые леса	Союз <i>Quercro-Tilion</i>	D ₂ , D ₃ (некоторые – C ₂ , C ₃)	Леса из дуба (<i>Quercus robur</i>) и липы (<i>Tilia cordata</i>) без участия граба (<i>Carpinus betulus</i>), формирующиеся в странах Восточной Европы (от Прибалтики на западе до Волги на востоке европейской части России) за пределами ареала граба (<i>Carpinus betulus</i>), а также бука (<i>Fagus sylvatica</i>) или в ландшафтах с не подходящими для граба почвенными условиями. Для сообществ характерно довольно высокое для данного региона видовое разнообразие древесных и травянистых видов, в частности, присутствие <i>Acer platanoides</i> , <i>Anemonoides nemorosa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Euonymus verrucosa</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> и таёжных трав. Такие леса выделены как один из подтипов в составе типа T1-E1 (центрально- и восточноевропейских дубово-ясеневых лесов на мезотрофных или евтрофных почвах), распространённого в пределах ареала бука; при этом в характеристике типа T1-E1 указано, что такие местообитания распространены в ландшафтах с почвенными или климатическими условиями, в которых не может произрастать бук, или же формируются в результате лесохозяйственных мероприятий, направленных на выращивание видов дуба (<i>Quercus petraea</i> , <i>Q. robur</i>).
T1-E42	Подтаёжные липовые леса			Леса с преобладанием липы в древостое, формирующиеся за пределами ареала бука (<i>Fagus sylvatica</i>) и, в основном, за пределами ареала граба (<i>Carpinus betulus</i>): на севере широколиственно-лесной зоны и в южно-таёжной зоне (в последнем случае – в анклавах), то есть в Фенноскандии, странах Прибалтики и в европейской части России (до Волги на востоке). Видовой состав растений может включать <i>Acer platanoides</i> , <i>Anemonoides nemorosa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Euonymus verrucosa</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> и таёжные травы.
T1-G23	Сарматские ольховые мезофитные леса	Субасс. <i>Rhodobryo rosei-Piceetum abietis</i> Korotkov 1986 <i>typicum typica</i> var. <i>Alnus incana</i> fac.	C ₃	Дренированные ольховые леса (не прибрежные), произрастающие в широколиственно-лесных и южно-таёжных и подтаёжных регионах Литвы, Беларуси, Украины и европейской части России (например, на Валдайской возвышенности), на богатых и гумусированных, но относительно кислых почвах – в частности, крапивные сероольшаники с разнообразным видовым составом крупнотравья. Характерные виды – <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Plagiomium cuspidatum</i> , <i>Urtica dioica</i> .

Код типа в EUNIS	Название типа	Синтаксоны эколого-флористической классификации*	ТЛЮ*	Характеристика в EUNIS
T3-5211	Центрально-европейские равнинные сосновые леса	Союз <i>Dicrano–Pinion sylvestris</i>	A ₂ , B ₂ , B ₃ , C ₂ , C ₃	Естественные сосновые леса, произрастающие на песчаных почвах (от кислых до основных). Распространены на северо-восточных равнинах и возвышенностях Центральной Европы (от Франконии, Богемского бассейна и восточной Германии до западной и центральной Польши, где такие сообщества наиболее распространены), в центре и на юге Сарматского экорегиона (Беларусь, северная Украина, европейская часть России – до восточных пределов широколиственно-лесной зоны в западной Евразии), в том числе отдельными массивами – в лесостепи (в менее континентальных условиях, чем сосняки степной зоны). Похожи на некоторые типы таёжных лесов, дифференциация с которыми обычно проводится в соответствии с региональными традициями, то есть довольно условна; за пределами ареала <i>Picea abies</i> могут рассматриваться как «аванпосты» таёжных сосновых лесов. В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) мелколиственных видов – <i>Betula</i> spp. и/или <i>Populus tremula</i> ; в подлеске – <i>Juniperus communis</i> , <i>Sorbus</i> spp. Среди подчиненных типов – ацидофитные лишайниковые леса (T3-52112), зелено-мошно-молиновые леса (T3-52113), злаково-разнотравные грабово-дубово-сосновые леса с <i>Serratula tinctoria</i> и <i>Scorzonera humilis</i> (T3-52114).
T3-G2**	Таёжные брусничные сосновые и елово-сосновые леса	Акк. <i>Vaccinio vitis-idaeae–Pinetum</i> Caj. 1921, ?*** <i>Linnaeo borealis–Pinetum sylvestris</i> (Kielland-Lund 1967) Ermakov et Morozova 2011	A ₂ и переход от A ₂ к A ₁	Природные сосновые или елово-сосновые леса (часто – с примесью <i>Betula pubescens</i> в древостое) в таёжной зоне на западе Евразии (северная и центральная Швеция, юго-восточная Норвегия, центральная и южная Финляндия, страны Прибалтики, южно-таёжная и подтаёжная зоны в России). Произрастают в районах с малым количеством дождей осадков – на оподзоленных или практически не развитых песчаных почвах, сформировавшихся на моренных или флювиогляциальных отложениях (в том числе – подстилаемых известняками). В травяно-кустарничковом ярусе обычно доминируют кустарнички (преимущественно <i>Vaccinium vitis-idaea</i> и <i>Empetrum</i> spp.; характерны также <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i>), присутствуют <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Goodyera repens</i> , <i>Lycopodium complanatum</i> , <i>Pyrola chlorantha</i> . Для мохово-лишайникового яруса характерны <i>Cladonia</i> spp., <i>Dicranum polysetum</i> , <i>D. scoparium</i> , <i>D. fuscescens</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> .
T3-G42**	Континентальные южно-таёжные лишайниковые сосновые леса	Акк. <i>Cladonio rangiferinae–Pinetum sylvestris</i> Juraszek 1927, ?*** <i>Cladonio arbusculae–Pinetum sylvestris</i> (Kielland-Lund 1967) Ermakov & Morozova 2011	A ₁	Сосновые леса со сплошным покровом лишайников на подзолах (обычно песчаных) с маломощным грубогумусовым горизонтом. Распространены в континентальных районах Фенноскандии, странах Прибалтики, южно-таёжной и подтаёжной зонах европейской части России. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют преимущественно <i>Cladonia</i> spp. – <i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , в прибрежных районах – <i>C. uncialis</i> , характерны также <i>Cetraria islandica</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>D. scoparium</i> , <i>Stereocaulon</i> spp., <i>Pleurozium schreberi</i> . В очень разреженном травяно-кустарничковом ярусе участвуют <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , а на востоке Швеции и юго-востоке Норвегии – <i>Anemone sylvestris</i> .
T3-F14**	Западные**** таёжные бореально-	Союз <i>Piceion excelsae</i>	между C ₃ и B ₃	Леса с господством ели (<i>Picea abies</i> – к западу от р. Ветлуги, <i>P. obovata</i> – к востоку от неё) и с участием сосны (<i>Pinus sylvestris</i>), а также лиственных деревьев (<i>Acer platanoides</i> , <i>Quercus petraea</i> , <i>Q. robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus laevis</i>) во втором подъяру-

Код типа в EUNIS	Название типа	Синтаксоны эколого-флористической классификации*	ТЛЮ*	Характеристика в EUNIS
	неморальные черничные еловые леса			се древостоя, и с господством черники (<i>Vaccinium myrtillus</i>) и бриевых мхов в напочвенном покрове. Распространены в южно-таёжных регионах Фенноскандии, Прибалтики, северо-восточной Польши, Беларуси и европейской части России (до предгорий Урала). В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) мелколиственных видов – <i>Betula</i> spp. и/или <i>Populus tremula</i> . Произрастают в мезофитных условиях на грубогумусовых подзолистых почвах, подстилаемых мореной нейтрального химического состава. Выделены как один из подтипов в составе типа субконтинентальных таёжных лесов без океанических элементов флоры (Т3-F1), для которого, в целом, характерны: в подлеске – <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Juniperus communis</i> , в напочвенном покрове – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Empetrum</i> spp. (на севере), <i>Ledum palustre</i> (на севере), <i>Linnaea borealis</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Dicranum</i> spp., <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> .
T3-F34**	Западные**** таёжные бореально-неморальные мелкотравные еловые леса	Акк. <i>Melico nutantis–Piceetum abietis</i> K.-Lund 1981, <i>Rhodobryo rosei–Piceetum abietis</i>	C ₃	Леса из ели (<i>Picea</i> spp.), иногда – с примесью сосны (<i>Pinus sylvestris</i>) и с участием во втором ярусе древостоя лиственных деревьев (<i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Ulmus laevis</i>), и с господством в напочвенном покрове кустарничков и мелкотравья, включающего много характерных видов широколиственных лесов. Характерны для южно-таёжных и подтаёжных регионов европейской части России (до предгорий Урала), Белоруссии, стран Прибалтики, северо-восточной Польши. В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) мелколиственных видов – <i>Betula</i> spp. и/или <i>Populus tremula</i> , <i>Alnus</i> spp. В хорошо развитом подлеске обычно обильна <i>Sorbus aucuparia</i> . Выделены как один из подтипов западно-таёжных мелкотравных еловых лесов (Т3-F3), формирующихся на более богатых почвах, чем черничный и папоротниковый типы: на глинистых кислых бурых или оподзоленных (тип гумуса – мюллер), подстилаемых богатыми кальцием породами или расположенных на прогреваемых местоположениях, обычно – в низинах с достаточным увлажнением (иногда – с тенденцией к сезонному избыточному увлажнению). Для типа в целом характерно высокое обилие в травяно-кустарничковом ярусе видов <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Phegopteris connectilis</i> , <i>Trientalis europaea</i> и присутствие <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Hieracium sylvaticum</i> aggr., <i>Linnaea borealis</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Pyrola</i> spp., <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Viola riviniana</i> ; развит ярус мхов.
T3-J511**	Подтаёжные внутриматериковые заболоченные кустарничково-сфагновые сосновые леса	Союз <i>Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris</i> Passarge 1968	A ₄ , A ₅	Разреженные и низкоствольные сосновые (<i>Pinus sylvestris</i>) леса на олиготрофных и переходных болотах и вокруг них, а также в депрессиях рельефа с высоким уровнем грунтовых вод. Выделены в составе типа болотных кустарничково-сфагновых сосновых лесов (Т3-J) как подтип, распространенный во внутриматериковых районах южно-таёжной, подтаёжной и широколиственно-лесной зон Восточной Европы и севера Центральной Европы (в том числе на прибалтийских

Код типа в EUNIS	Название типа	Синтаксоны эколого-флористической классификации*	ТЛЮ*	Характеристика в EUNIS
				низменностях). Для типа в целом характерно произрастание на торфяных и торфянистых почвах, присутствие в травяно-кустарничковом ярусе <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Andromeda polifolia</i> (а также <i>Myrica gale</i>). В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) <i>Betula pubescens</i> .
ТЗ-К32**	Подтаёжные сфагновые еловые леса	Асс. <i>Sphagno girgensohnii-Piceetum</i> K.-Lund 1981.	между С ₄ и С ₅	Еловые или сосново-еловые леса на кислых заболоченных почвах и с развитым покровом из <i>Sphagnum girgensohnii</i> , произрастающие вокруг верховых болот. Распространены на северных низменностях Центральной и Восточной Европы – на южном пределе или за пределами ареала сплошного распространения ели, <i>Picea abies</i> , на равнинах. В древостое возможна довольно большая примесь (но не преобладание) мелколиственных видов – <i>Betula</i> spp. и/или <i>Populus tremula</i> . Для травяного яруса характерны <i>Listera cordata</i> и <i>Moneses uniflora</i> , а на более дренированных микросайтах – <i>Maianthemum bifolium</i> и <i>Oxalis acetosella</i> .
Кустарниковые заросли				
S9-211	Заросли прирусловых ив	Союз <i>Salicion triandrae</i> T. Müller et Görs 1958	нет	Заросли ив (<i>Salix purpurea</i> , <i>S. triandra</i> , <i>S. viminalis</i> , <i>S. acutifolia</i>), часто густые, вдоль водотоков на равнинах и возвышенностях западной Евразии (до Дании и южной Скандинавии на севере, до Грузии на востоке); в Восточной Европе – в бассейнах Днепра, Дона, Волги и Камы, Белой.
S9.3	Заросли болотных ив	Союз <i>Salicion cinereae</i> T. Müller et Görs ex Passarge 1961	нет	Влажные и заболоченные заросли ив (<i>Salix aurita</i> , <i>S. cinerea</i> , <i>S. pentandra</i> , <i>S. rosmarinifolia</i>) в условиях избыточного увлажнения более или менее кислыми водами – на болотах или окраинах водоёмов, или в других бессточных депрессиях рельефа – по всей Европе (от Англии и Скандинавии до Болгарии на юге и до Южного Урала в России на востоке). Некоторые подтипы: с преобладанием <i>Salix aurita</i> , <i>S. cinerea</i> и покровом сфагновых мхов (S9-32); с преобладанием <i>Salix pentandra</i> и травяным покровом из гидрофильных граминоидов (<i>Carex pseudocyperus</i> , <i>Glyceria maxima</i> , <i>Phragmites australis</i>) и <i>Equisetum fluviatile</i> (S9-33); с преобладанием <i>Salix rosmarinifolia</i> и участием <i>Betula humilis</i> (S9-34).

Примечания.

*Указан(ы) не только для территории НП, но и для средней полосы Европейской России в целом.

**Ключевые биотопы (Annex..., 2007; Revised..., 2010–2014; Соболев и др., 2015).

***Ассоциация таёжных лесов в составе союза *Cladonio arbusculae-Pinion sylvestris* Ermakov & Morozova 2011, которая соответствует данному типу и предположительно может быть встречена в средней полосе Европейской России.

****В пояснительном тексте к этому типу подразумевается запад всего материка Евразии, а не запад Европы, поэтому их правильнее было бы назвать «западно-евразийскими».

Среди диагностированных в «Смоленском Поозерье» типов лесных местообитаний 9 рассматриваются как ключевые (*core habitats*) для сохранения биоразнообразия (Annex..., 2007; Revised..., 2010–2014; Соболев и др., 2015). Остальные лесные и кустарниковые местообитания мы называем фоновыми. Рис. 2 иллюстрирует некоторые из выявленных в НП типов ключевых и фоновых лесных местообитаний (в англоязычных подписях указаны оригинальные названия типов в классификации EUNIS).



Рис. 2. Ключевые и фоновые лесные местообитания национального парка «Смоленское Поозерье». *а* – сарматский прибрежный черноольшаник (тип T1-2135, ключевое местообитание), *б* – западный таёжный бореально-неморальный мелкокрапчатый ельник (тип T3-F34, ключевое местообитание), *в* – северо-среднерусский дубово-липовый лес (тип T1-E16A, ключевое местообитание), *г* – евразийский таёжный березняк (тип T1-C15, фоновое местообитание). Фото: Е. В. Тихонова.

Fig. 2. Core and common forest habitats of the National Park «Smolenskoye Poozerie». *a* – Sarmatic riverine (ash-) black-alder forest (T1-2135, core habitat), *б* – Boreo-nemoral small-herb western spruce taiga (T3-F34, core habitat), *в* – Northern middle Russian oak-lime forest (T1-E16A, core habitat), *г* – Eurasian boreal *Betula* forest (T1-C15, common habitat). Photo: E. V. Tikhonova.

Обсуждение

Анализ применения классификации EUNIS для локальной или региональной инвентаризации местообитаний в Беларуси (Пугачевский и др., 2013; Груммо и др., 2017) и Латвии (Aunīņš, 2013) показывает, что исследователи восточноевропейских стран обычно адаптируют исходные диагнозы типов к местным фактическим материалам, чтобы добиться лучшего соответствия и преодолеть затруднения, возникающие при диагностике. Такой же способ работы пришлось применить и в нашем случае.

При обсуждении достоинств и недостатков классификации EUNIS следует учитывать, что она, по исходному замыслу, должна служить инструментом для широкомасштабного выявления различных ключевых местообитаний с целью организации их охраны.

С учётом характера задач, для решения которых была разработана классификация EUNIS, отметим выявленные у неё достоинства.

1. Разносторонний подход к диагностике (то есть использование в ней не только признаков растительности, но и ландшафтных характеристик, а также роли, которую участки играют в жизнедеятельности видов фауны) действительно позволяет более точно оценить ключевое значение тех или иных местообитаний в сохранении биоразнообразия и в общей стабилизации среды обитания. Например, при выделении типа прибрежных широколиственных лесов (тип T1-2), который отнесён к ключевым местообитаниям, позиция участков в ландшафте используется наравне с характеристикой флористического состава (древостоя и нижних ярусов). Это нацеливает специалистов обращать повышенное внимание на такие местообитания, даже если в них не отмечены редкие и охраняемые виды, сами сообщества не являются редкими или общий флористический состав не вполне соответствует характеристике типа. Так, в «Смоленском Поозерье», как и во многих других районах средней полосы Европейской России, в прибрежных лиственных лесах обычно отсутствует ясень (*Fraxinus excelsior*): их можно характеризовать как черноольховые, но не ясенево-черноольховые. Несмотря на это, характерная позиция в ландшафте даёт основание относить эти леса к типу T1-2135 (в составе типа T1-2), то есть при планировании природопользования учитывать их средообразующее и средостабилизирующее значение, что особенно актуально для участков, расположенных за пределами существующих особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

2. В классификации EUNIS специально отражено то обстоятельство, что повышению биоразнообразия нередко способствует комплексность растительности – сочетание в ней многократно повторяющихся и контрастных по флористическому составу и структуре сообществ или их фрагментов. Один из типов I уровня (раздел X – EUNIS ..., 2019 а) как раз и включает различные комплексы растительных сообществ – например, лесостепь, лесотундру, другие типы редколесий и полуоткрытых местностей (в том числе пастбища с перелесками), комплексы на олиготрофных болотах и др. Экосистемная функция таких территорий – структурообразующая. Ряд комплексов рассматриваются как ключевые местообитания (Annex..., 2007; Revised..., 2010–2014; Соболев и др., 2015) просто по принципу повышенного биоразнообразия в них (по сравнению с участками гомогенной растительности), независимо от присутствия редких и охраняемых видов. Вопросы классификации объектов растительности, имеющих гетерогенную и сложную пространственную структуру, ранее привлекали внимание отечественных исследователей (Наумова и др., 1987; Булохов, 2001; Миркин, Наумова, 2012; Холод, 2016), но ещё не для всех типов растительности разработаны в полной мере. На примере классификации EUNIS можно видеть, что дальнейшая разработка этих вопросов необходима в связи с важными прикладными задачами.

Возможность выделять комплексы местообитаний помогает устранить некоторые противоречия в подходе к выделению ключевых типов. Так, все приречные лиственные леса (в средней полосе это – разные типы нижних уровней в составе T1-1, T1-2 и T1-3) отнесены к ключевым местообитаниям, приречные заливные луга (тип E3.4, см. EUNIS..., 2019a) – тоже, но прирусловые заросли ив (тип S9-211) – почему-то не отнесены. Если же выделять на приречных территориях комплексы местообитаний, включая в них прирусловые ивняки, то охрану этих территорий и выполнение ими экосистемных функций можно обеспечить более полноценно.

3. В ряде случаев у фоновых типов местообитаний диагностические критерии очень упрощены уже на высших уровнях, на которых они выделены, а также упрощена структура их подразделения на более низких уровнях классификации; такой подход позволяет при инвентаризации выявлять эти типы быстро и безошибочно. Например, этот «экономный» подход применяется к внедолинным мезофитным мелколиственным лесам (тип T1-C), и при диагностике вторичных березняков (тип T1-C15) и осинников (T1-C24) парка «Смоленское Поозерье» – фоновых местообитаний – мы оценили, насколько это упрощает работу. В принципе, это не исключает возможностей брать мелколиственные леса под охрану при необходимости, например, при подтверждённом произрастании в них охраняемых видов, а осиновые колки лесостепи – в составе комплексов. Однако подобный подход существенно ограничивает применение классификации EUNIS в решении других геоботанических задач, о чём будет сказано ниже.

На инвентаризации ключевых местообитаний, классифицированных по EUNIS, основано проектирование экологических сетей в масштабах регионов и стран (Соболев и др., 2015; Географические ..., 2016). Вместе с тем, многие принципы оценки экосистемных функций и природоохранного значения участков, заложенные в EUNIS и обсуждавшиеся выше в качестве её достоинств, имеют глубокое обоснование, с обще-экологической точки зрения, поэтому могут быть задействованы не только в проектировании сетей, но и в совершенствовании других мер территориальной охраны природы.

Основными недостатками классификации EUNIS, выявленными при её практическом применении, можно назвать следующие.

1. Нечёткость и путаница в формулировках диагностических критериев у многих типов, из-за чего в ряде случаев трудно разграничить ключевые и фоновые местообитания. С точки зрения задач, на которые ориентирована данная классификация, этот недостаток – наиболее серьёзный. Показательный пример – северо-среднерусские липово-дубовые леса (тип T1-E16A), выделенные (на 6-м уровне) в составе грабово-ясенево-дубовых лесов на евтрофных и мезотрофных почвах (ключевой тип 4-го уровня, имеющий код T1-E1). Уже сам поиск типа T1-E16A в структуре классификации вызывает затруднения, поскольку в характеристике ключевого типа T1-E1 указано, что такие леса распространены в пределах ареала бука европейского (*Fagus sylvatica*). Бук не произрастает в средней полосе Европейской России, поэтому можно подумать, что и ключевой тип T1-E1 не имеет отношения к нашей территории. Однако при проверке текстовых характеристик на более низких классификационных уровнях обнаруживается, что в составе типа T1-E1 выделен особый тип T1-E16A, и критерием его выделения служит распространение широколиственных лесов с участием дуба за пределами ареалов бука европейского и граба обыкновенного (*Carpinus betulus*). Такое дополнение типа T1-E1, хотя оно и не выглядит логичным, полезно для обоснования природоохранной ценности наших широколиственных лесов. Однако есть и другая сложность: судя по текстовым характеристикам (таблица), северо-среднерусские дубово-липовые леса отличаются от подтаёжных липовых лесов (тип T1-E42 – фоновые местообитания) только участием дуба (*Quercus robur*). Но дуб – светолюбивый вид, который не возобновляется под пологом леса (Евстигнеев, 1994), поэтому теневыносливые лесообразователи – прежде всего, липа (*Tilia cordata*) как самый массовый из них – с течением времени постепенно вытесняют дуб из лесных сообществ, если нет факторов, ограничивающих онтогенетическое развитие и размножение таких видов. Таким образом, структура классификации EUNIS и состав списка ключевых местообитаний ориентированы на сохранение широколиственных лесов, находящихся на более ранних этапах спонтанной сукцессионной динамики (когда ещё не вытеснен дуб, поселившийся в результате прошлых нарушений) и пренебрежение к лесам, которые дольше развивались спонтанно. Какой из этих типов более ценен для сохранения биоразнообразия и почему – очень дискуссионные вопросы; требуются дальнейшие исследования, чтобы прояснить их. А наличие подобных неоднозначных ситуаций свидетельствует, что классификация разработана недостаточно вдумчиво и не протестирована с точки зрения её практической применимости. В связи же с проектом,

в рамках которого был проведен наш анализ, можно отметить, что надёжное разграничение типов Т1-Е16А и Т1-Е42 при помощи дистанционных методов – трудоёмкая задача, постановка которой не очень рациональна: для решения всё равно нужны данные наземного обследования с большого числа участков (на модельной территории НП, где широколиственные леса не много, – практически со всех участков, на которых они произрастают.)

Затруднения возникают и при выявлении ключевых местообитаний незаболоченных сосновых лесов. Центрально-европейские леса с преобладанием *Pinus sylvestris* в древостое (тип 6-го уровня Т3-5211, включающий в том числе лишайниковый и зеленомошный типы 7-го уровня – см. табл.) – это фоновые местообитания, а таёжные сосновые леса (типы Т3-Г42 и Т3-Г2) – ключевые. При этом географические характеристики всех перечисленных типов допускают их присутствие в средней полосе Европейской России. Из пояснительных текстов можно уяснить, чем типы лишайниковых сосняков Т3-Г42 (таёжный, ключевой) и Т3-52112 (центрально-европейский, фоновый) различаются между собой по характеру экотопа и флористическому составу; похожие различия более или менее прослеживаются в типологии ТЛУ (Воробьёв, 1953). Экологические и флористические различия между типами зеленомошных сосняков Т3-Г2 (таёжный, ключевой) и Т3-52113 (центрально-европейский, фоновый) в меньшей степени понятны из характеристик EUNIS, но аналогии этих различий тоже прослеживаются в типологии ТЛУ. Можно заключить, что в средней полосе для лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов таёжного облика, сформировавшихся на бедных песчаных почвах, по-видимому, подразумевается приуроченность к наиболее сухим экотопам, где из лесообразователей может расти только сосна. Исходя из этого, сосновые леса таёжного облика имеет смысл рассматривать здесь как ключевые, потому что они выполняют средостабилизирующую функцию: закрепляют песчаные почвы в условиях, в которых лесовосстановление после нарушений будет затруднено и может развиваться особенно интенсивная эрозия почв (в том числе – ветровая). Для центрально-европейских же сосновых лесов (в составе древостоя которых допускается значительная примесь мезофильных мелколиственных лесообразователей): по-видимому, подразумевается приуроченность к менее экстремальным условиям. Вместе с тем, большая примесь мелколиственных видов в древостое – это обычно признак вторичных лесов, причем не очень давно сформировавшихся. Рассматривать подобные леса в качестве фоновых – резонно, и удобно отличать их от ключевых при помощи дистанционных методов по признаку состава древостоя (правда, при наличии надёжных данных о рельефе, характере почв и возрасте древостоев). Но такой критерий не проявляет тесной связи с теми различиями в географической (зональной) приуроченности, которые обозначены в названиях ключевых и фоновых типов. А описанные в пояснительных текстах EUNIS флористические критерии зональных различий не очень ясны, особенно для лишайниковых сосняков. В том числе, например, трудно проследить здесь аналогию с критериями дифференциации союза гемибореальных лесов *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz и союза бореальных лесов *Cladonio stellaris-Pinion sylvestris* Kielland-Lund ex Ermakov et Morozova 2011 (Ermakov, Morozova, 2011) в составе порядка *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957.

2. Упрощённый подход к классификации местообитаний, которые не рассматриваются как ключевые, ограничивает возможности рационально планировать их хозяйственное использование. Например, все вторичные мезофитные берёзовые леса, сформировавшиеся в результате вырубки еловых, сосновых и широколиственных древостоев, объединены в классификации EUNIS в один тип (Т1-С15 – см. табл.), не подразделённый по экологическим характеристикам, хотя сообщества различаются по ним (см. в табл. разнообразие их типов ТЛУ) и, соответственно, – по флористическому составу и продуктивности. Кроме того, у вторичных берёзовых лесов различны тренды демутиаций, в зависимости от экотопа: их эколого-флористическая классификация до некоторой степени отражает это (табл.).

Таким образом, сферы применения разных существующих классификаций лесов являются взаимодополняющими. При этом EUNIS в её современном состоянии мало пригодна

для использования в фундаментальных исследованиях – например, в развитии теории динамики лесных экосистем или хотя бы в организации мониторинга этой динамики.

Частное следствие слишком упрощённого и невнимательного подхода к классификации мезофитных мелколиственных лесов – непродуманные формулировки названий типов, затрудняющие их поиск в структуре классификации. Так, на самом высоком уровне выделения этих лесов (3 уровень, код Т1-С) в названии типа указано, что он включает берёзовые леса, но на 4 уровне в его составе выделен тип осинового леса. Ясно, что после появления в структуре классификации такой модификации надо было соответствующим образом отредактировать название типа на 3 уровне и его текстовую характеристику.

3. С чисто научной точки зрения, недостатком является неупорядоченность критериев подразделения в классификации: использование разнородных диагностических признаков при выделении типов на одном и том же уровне, повторное применение какого-либо признака на разных уровнях. Это объяснимо: объекты классификации регулируются многофакторными процессами, в каждом случае соотношение факторов по силе их воздействия своеобразно, поэтому можно провести выделение обособленных классификационных категорий, но сложно систематизировать объяснение различий между ними.

Лишь в отдельных случаях (правда, не имеющих отношения к средней полосе Европейской России) понятны преимущества такой структуры для практики. Например, все местообитания на морских побережьях, в том числе леса и кустарниковые заросли, объединены в особый раздел: видимо, это удобно при разработке планов природоохранных мероприятий и хозяйственной деятельности в прибрежной зоне, так как позволяет не упустить из виду любые участки этой специфической территории.

Но неупорядоченность классификации усложняет диагностику типов. Её приходится проводить без ясного и последовательного алгоритма: необходимо изучить и помнить полный набор подходящих типов (для чего нами и был составлен, по географическому принципу, их предварительный перечень), а при анализе фактического материала – перебирать их все по очереди.

Заключение

Классификация местообитаний EUNIS разработана как инструмент для планирования мер по охране биоразнообразия. Критериями подразделения в ней служат, наравне с признаками растительности, ландшафтные характеристики и экосистемные функции территориальных объектов (роль в стабилизации биотических факторов и в жизнедеятельности популяций авто- и гетеротрофных видов).

Полученные на такой основе оценки значения территорий в поддержании биоразнообразия более фундаментальны, чем полученные в результате анализа текущего состояния растительности и частоты встречаемости различных сообществ и видов, то есть на основе чисто ботанических критериев. Поэтому классификацию EUNIS следует рассматривать как важную, хотя и несовершенную, попытку отразить системообразующие взаимосвязи в природе. Заложенные в ней подходы заслуживают внимания в отношении развития территориальной охраны биоразнообразия, например – при составлении Зелёных книг.

Но в решении других практических или фундаментальных научных задач, стоящих перед специалистами-геоботаниками, классификация EUNIS может быть полезна только в сочетании с применением других классификаций территориальных природных объектов (растительных сообществ, комплексов, ландшафтных выделов). В частности, возможность применения классификации EUNIS в задачах мониторинга и прогнозирования биоразнообразия, управления его состоянием, – дискуссионный вопрос, поскольку в критериях этой классификации не отражено влияние на экосистемы процессов спонтанной биогенной динамики.

Работа выполнена при поддержке РФФИ по проекту № 18-54-00029 «Разработка наземно-дистанционных методов выявления ключевых биотопов лесов и других наземных экосистем особо охраняемых природных территорий Российской Федерации и Республики Беларусь» и государственного задания ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052400130-7.

Список литературы

- Бережина Н. А., Вахрамеева М. Г., Шведчикова Н. К. 2003. Растительность национального парка «Смоленское Поозерье» // Научные исследования в Национальном парке «Смоленское Поозерье». Вып. 1 / Под ред. С. М. Волкова. М.: НИА-Природа. С. 121–149. [Berezina N. A., Vakhrameeva M. G., Shvedchikova N. K. 2003. Rastitel'nost' natsional'nogo parka «Smo-lenskoe Poozer'e» // Nauchnye issledovaniia v Natsional'nom parke «Smolenskoe Poozer'e». Vyp. 1 / Pod red. S. M. Volkova. M.: NIA-Priroda. P. 121–149.]
- Браславская Т. Ю., Тихонова Е. В., Гаврилюк Е. А., Бавшин И. М., Ершов Д. В. 2018. Опыт применения классификации местообитаний EUNIS в средней полосе Европейской России на примере национального парка «Смоленское Поозерье» // Научные основы устойчивого управления лесами: Мат. III Всеросс. (с междунар. участием) науч. конф. «Научные основы устойчивого управления лесами» (г. Москва, 30 октября – 1 ноября 2018 г.). М.: ЦЭПЛ РАН. С. 24–26. [Braslavskaiia T. Yu., Tikhonova E. V., Gavriluk E. A., Bavshin I. M., Ershov D. V. 2018. Opyt primeneniia klassifikatsii mestoobitaniia EUNIS v srednei polose Evropeiskoi Rossii na primere natsional'nogo parka «Smolenskoe Poozer'e» // Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniia lesami: Mat. III Vseross. (s mezhdunar. uchastiem) nauch. konf. «Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniia lesami» (g. Moskva, 30 oktiabria – 1 noiabria 2018 g.). M.: TsEPL RAN. P. 24–26.]
- Булохов А. Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с. [Bulokhov A. D. 2001. Travanaiia rastitel'nost' lugo-Zapadnogo Nечernozem'ia Rossii. Briansk. 296 p.]
- Вальтер Г. 1974. Растительность земного шара. Т. 2. М.: Изд. «Прогресс». 423 с. [Wal'ter H. 1974. Rastitel'nost' zemnogo shara. T. 2. M.: Izd. «Progress». 423 p.]
- Воробьев Д. В. 1953. Типы лесов европейской части СССР. Киев. 452 с. [Vorob'ev D. V. 1953. Tipy lesov evropeiskoi chasti SSSR. Kiev. 452 p.]
- Географические основы формирования экологических сетей в Северной Евразии (мат. 6-й Междунар. науч. конф., г. Тверь, 8-10 ноября 2016 г.). 2016. М.: Ин-т географии РАН. 107 с. [Geograficheskie osnovy formirovaniia ekologicheskikh setei v Severnoi Evrazii (mat. 6-i Mezhdunar. nauch. konf., g. Tver', 8-10 noiabria 2016 g.). 2016. M.: In-t geografii RAN. 107 p.]
- Груммо Д. Г., Цвирко Р. В., Куликова Е. Я., Зеленкевич Н. А., Мойсейчик Е. В., Русецкий С. Г., Жилинский Д. Ю., Ермоленкова Г. В., Романова М. Л., Вознячук Н. Л., Пучило А. В., Шустова С. Ю., Новик С. А., Созинов О. В. 2017. Растительность и биотопы национального парка «Нарочанский». Минск. 82 с. [Grummo D. G., Tsvirko R. V., Kulikova E. Ia., Zelenkevich N. A., Moiseichik E. V., Rusetskii S. G., Zhilinskii D. Yu., Ermolenkova G. V., Romanova M. L., Vozniachuk N. L., Puchilo A. V., Shustova S. Yu., Novik S. A., Sozinov O. V. 2017. Rastitel'nost' i biotopy natsional'nogo parka «Narochanskii». Minsk. 82 p.]
- Евстигнеев О. И. 1994. Дифференциация лиственных деревьев по отношению к свету // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. С. 104–113. [Evstigneev O. I. 1994. Differentsiatsiia listvennykh derev'ev po otноsheniiu k svetu // Vostochnoevropеiskie shirokolistvennye lesa. M.: Nauka. P. 104–113.]
- Ершов Д. В., Гаврилюк Е. А., Тихонова Е. В., Браславская Т. Ю., Королева Н. В., Бавшин И. М., Груммо Д. Г., Судник А. В., Титовец А. В. 2020. Вероятностная оценка пространственного распределения ключевых биотопов в лесах Национального парка «Смоленское Поозерье» на основе спутниковых и топографических данных // Лесоведение. № 1. С. 17–34. [Ershov D. V., Gavriluk E. A., Tikhonova E. V., Braslavskaiia T. Yu., Koroleva N. V., Bavshin I. M., Grummo D. G., Sudnik A. V., Titovets A. V. 2020. Veroiatnostnaia otsenka prostранstvennogo raspredeleniia kluchevykh biotopov v lesakh Natsional'nogo parka «Smolenskoe Poozer'e» na osnove sputnikovykh i topograficheskikh dannykh // Lesovedenie. № 1. P. 17–34.]
- Закон Республики Беларусь «Об охране окружающей среды» 26 ноября 1992 г. № 1992-XII. С изменениями на 21 июля 2017 г. // Национальный правовой Интернет-портал Республики Беларусь [Электронный ресурс]. [Zakon Respubliki Belarus' «Ob okhrane okruzhaiushchei sredy» 26 noiabria 1992 g. № 1992-XII. S izmeneniiami na 21 iuliia 2017 g. // Natsional'nyi pravovoi Internet-portal Respubliki Belarus'.]. [Electronic resource]. URL: <http://pravo.by/document/?guid=3871&p0=v19201982>. Дата обращения [Date of access]: 12.12.2019.
- Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране). 2012 / Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А., Панасенко Н. Н., Анищенко Л. Н., Аверина Е. А., Федотов Ю. П., Харин А. В., Кузьменко А. А., Шапурко А. В. / Под ред. А. Д. Булохова. Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение». 144 с. [Zelenaia kniga Brianskoi oblasti (rastitel'nye soobshchestva, nuzhdaiushchiesia v okhrane). 2012 / Bulokhov A. D., Seminishchenkov Yu. A., Panasenko N. N., Anishchenko L. N., Averinova E. A., Fedotov Yu. P., Kharin A. V., Kuzmenko A. A., Shapurko A. V. / Pod red. A. D. Bulokhova. Briansk: GUP «Brianskoe poligraficheskoe ob"edinenie». 144 p.]
- Зелёная книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. 1996 / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск. 396 с. [Zelenaia kniga Sibiri: redkie i nuzhdaiushchiesia v okhrane rastitel'nye soobshchestva. 1996 / Pod red. I. Yu. Koropachinskogo. Novosibirsk. 396 p.]
- Королева Н. Е. 2011. Основные биотопы северо-таёжных лесов и берёзовых криволиней Мурманской области: ландшафтное и ботаническое разнообразие, основания для охраны // Вестник Мурманского гос. технич. ун-та. Т. 14. № 4. С. 819–832. [Koroleva N. E. 2011. Osnovnye biotopy severo-taеzhnykh lesov i berezovykh krivolesii Murmanskoi oblasti: landshaftnoe i botanicheskoe raznoobrazie, osnovaniia dlia okhrany // Vestnik Murmanskogo gos. tekhnich. un-ta. T. 14. № 4. P. 819–832.]
- Крышень А. М., Полевой А. В., Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. 2009. База данных местообитаний (биотопов) Карелии // Труды Карельского науч. центра РАН. № 4. Сер.: Биogeография. Вып. 9. С. 3–10. [Kryshen' A. M., Polevoi A. V., Gnatiuk E. P., Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. 2009. Baza dannykh mestoobitaniia (biotopov) Karelii // Tr.y Karelskogo nauchn. tsentra RAN. № 4. Ser.: Biogeografiia. Vyp. 9. P. 3–10.]

Лавренко Е. М. 1971. Об охране биологических объектов в СССР // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука. С. 106–113. [Lavrenko E. M. 1971. Ob okhrane biologicheskikh ob'ektov v SSSR // Voprosy okhrany botanicheskikh ob'ektov. L.: Nauka. P. 106–113.]

Лесохозяйственный регламент Национального парка «Смоленское Поозерье». 2015 / Филиал ФГУП «Послесинфорг» «Заплеспроект». Смоленск. 190 с. [Lesokhoziaistvennyi reglament Natsional'nogo parka «Smolenskoe Poozer'e». 2015 / Filial FGUP «Roslesinforg» «Zaplesproekt». Smolensk. 190 p.]

Лысенко Т. М. 2017. Проблема охраны растительных сообществ // Вестник биотехнологии и физико-химической биологии им. Ю. А. Овчинникова. Т. 13. № 3. С. 58–64. [Lysenko T. M. 2017. Problema okhrany rastitel'nykh soobshchestv // Vestnik biotekhnologii i fiziko-khimicheskoi biologii im. Yu. A. Ovchinnikova. T. 13. № 3. P. 58–64.]

Мартыненко В. Б., Миркин Б. М., Баишева Э. З., Мулдашев А. А., Наумова Л. Г., Широких П. С., Ямалов С. М. 2015. Зелёные книги: концепции, опыт, перспективы // Успехи современной биол. № 1. С. 40–51. [Martynenko V. B., Mirkin B. M., Baisheva E. Z., Muldashev A. A., Naumova L. G., Shirokikh P. S., Iamalov S. M. 2015. Zelenye knigi: kontseptsii, opyt, perspektivy // Uspekhi sovremennoi biol. № 1. P. 40–51.]

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем. 488 с. [Mirkin B. M., Naumova L. G. 2012. Sovremennoe sostoianie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti. Ufa: Gilem. 488 p.]

Морозова О. В., Семениченков Ю. А., Тихонова Е. В., Беляева Н. Г., Кожеевникова М. В., Черненко Т. В. 2017. Неморально-нравные ельники Европейской России // Растительность России. № 31. С. 33–58. [Morozova O. V., Semenishchenkov Yu. A., Tikhonova E. V., Beliaeva N. G., Kozhevnikova M. V., Chernen'kova T. V. 2017. Nemoral'notravnye el'niki Evropeiskoi Rossii // Rastitel'nost' Rossii. № 31. P. 33–58.]

Наумова Л. Г., Гоголева П. А., Миркин Б. М. 1987. О симфитосоциологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 6. С. 60–72. [Naumova L. G., Gogoleva P. A., Mirkin B. M. 1987. O simfitosotsiologii // Biul. MOIP. Otd. biol. T. 92. Vyp. 6. P. 60–72.]

Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем (Мат. I Всесоюзной конф. по охране редких растительных сообществ, Москва, 29 октября – 2 ноября 1981 г.). 1982 / Отв. ред. Б. П. Степанов. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела. 88 с. [Okhrana rastitel'nykh soobshchestv redkikh i nakhodiaschikhsia pod ugrozoi ischeznoventia ekosistem (Mat. I Vsesoiuznoi konf. po okhrane redkikh rastitel'nykh soobshchestv, Moskva, 29 oktiabria – 2 noiabria 1981 g.). 1982 / Otd. red. B. P. Stepanov. M.: VNII okhrany prirody i zapovednogo dela. 88 p.]

Постановление Правительства РФ от 15 апреля 1992 г. № 247 «О создании национального парка «Смоленское Поозерье» Министерства экологии и природных ресурсов Российской Федерации в Смоленской области». [Postanovlenie Pravitel'stva RF ot 15 april'ia 1992 g. № 247 «O sozdanii natsional'nogo parka «Smo-lenskoe Poozer'e» Ministerstva ekologii i prirodnykh resursov Rossiiskoi Federatsii v Smolenskoj oblasti».]

Пугачевский А. В., Верещицкая И. Н., Ермохин М. В., Степанович И. М., Созинов О. В., Сакович А. А., Рудаковский И. А., Кулак А. В., Журавлёв Д. В. 2013. Редкие биотопы Беларуси. Минск. 236 с. [Pugachevskii A. V., Vershitskaia I. N., Ermokhin M. V., Stepanovich I. M., Sozinov O. V., Sakovich A. A., Rudakovskii I. A., Kulak A. V., Zhuravlev D. V. 2013. Redkie biotopy Belarusi. Minsk. 236 p.]

Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 429 с. [Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. 1980. L. 429 p.]

Решетникова Н. М. 2002. Сосудистые растения национального парка «Смоленское Поозерье» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна национальных парков. Вып. 2. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. 93 с. [Reshetnikova N. M. 2002. Sosudistye rasteniia natsional'nogo parka «Smolenskoe Poozer'e» (Annotirovannyi spisok vidov) // Flora i fauna natsional'nykh parkov. Vyp. 2. M.: In-t problem ekologii i evoliutsii im. A. N. Severtsova RAN. 93 p.]

Саксонов С. В., Лысенко Т. М., Ильина В. Н., Конева Н. В., Лобанова А. В., Матвеев В. И., Митрошенкова А. Е., Симонова Н. И., Соловьёва В. В., Ужамецкая Е. А., Юрицына Н. А. 2006. Зелёная книга Самарской области: редкие и охраняемые растительные сообщества. 201 с. [Saksonov S. V., Lysenko T. M., Il'ina V. N., Koneva N. V., Lobanova A. V., Matveev V. I., Mitroshenko-va A. E., Simonova N. I., Solov'eva V. V., Uzhametskaia E. A., Iuritsyna N. A. 2006. Zelenaya kniga Samarskoi oblasti: redkie i okhraniaemye rastitel'nye soobshchestva. 201 p.]

Семениченков Ю. А. 2012. Заболоченные ельники и их флористическая дифференциация в Смоленской области // Вестник Брянского гос. ун-та. № 4 (1). С. 155–158. [Semenishchenkov Yu. A. 2012. Zabolochennnye el'niki i ikh floristicheskaya differentsiatsiia v Smolenskoj oblasti // Vestnik Brianskogo gos. un-ta. № 4 (1). P. 155–158.]

Семениченков Ю. А. 2014. Фитоценоотическое разнообразие сероолховых лесов на юго-западе Нечерноземья России // Растительность России. № 25. С. 71–88. [Semenishchenkov Yu. A. 2014. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie serool'khovykh lesov na iugo-zapade Nечernozem'ia Rossii // Rastitel'nost' Rossii. № 25. P. 71–88.]

Семениченков Ю. А. 2016. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра в пределах Российской Федерации. Дис. ... докт. биол. наук. Уфа. 661 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2016. Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiia kak osnova botaniko-geograficheskogo raionirovaniia i okhrany lesnoi rastitel'nosti basseina Verkhnego Dnepra v predelakh Rossiiskoi Federatsii. Dis. ... dokt. biol. nauk. Ufa. 661 p.]

Соболев Н. А., Алексеева Н. М., Пушай Е. С. 2015. Изумрудная сеть территорий особого природоохранного значения. Руководство для органов государственной власти субъектов Российской Федерации, дирекций особо охраняемых природных территорий и органов местного самоуправления / М., СПб.: Изд. Ин-та географии РАН. 48 с. [Sobolev N. A., Alekseeva N. M., Pushai E. S. 2015. Izumrudnaia set' territorii osobogo prirodookhrannogo znachenii.

- Rukovodstvo dlia organov gosudarstvennoi vlasti sub"ektov Rossiiskoi Federatsii, direktsii osobo okhraniaemykh prirodnikh territorii i organov mestnogo samoupravleniia / M., SPb.: Izd. In-ta geografii RAN. 48 p.]
- Холод С. С. 2016. Сигма-синтаксоны острова Врангеля // Растительность России. № 29. С. 89–116. [Kholod S. S. 2016. Sigma-sintaksony ostrova Vrangelia // Rastitel'nost' Rossii. № 29. P. 89–116.]
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья. 992 с. [Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb.: Mir i sem'ia. 992 p.]
- Чибилёв А. А., Мусихин Г. Д., Павлейчик В. М., Паршина В. П. 1996. Зелёная книга Оренбургской области. Кадастр объектов Оренбургского природного наследия. Оренбург. 260 с. [Chibilev A. A., Musikhin G. D., Pavleichik V. M., Parshina V. P. 1996. Zelenaiia kniga Orenburgskoi oblasti. Kadastr ob"ektov Orenburgskogo prirodnogo naslediia. Orenburg. 260 p.]
- Шкаlikov В. А., Ерашов М. А., Борисовская И. А. 2005. Особо охраняемые природные территории Смоленской области. Смоленск. 464 с. [Shkalikov V. A., Erashov M. A., Borisovskaia I. A. 2005. Osobo okhraniaemye prirodnye territorii Smolenskoi oblasti. Smolensk. 464 p.]
- Annex I: natural habitat types of community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation // Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora – consolidated version 01/01/2007. // European Council [Electronic resource]. 2007. URL: <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CONSLEG:1992L0043:20070101:EN:PDF>. Date of access: 9.12.2019.
- Bunce R. G. H., Bogers M. M. B., Evans D., Halada L., Jongman R. H. G., Múcher C. A., Bauch B., de Blust G., Parr T. W., Olsvig-Whittaker L. 2013. The significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species // Ecological Indicators. V. 33. 19–25.
- Davies C. E., Moss D. 1999. EUNIS Habitat Classification. Final Report to the European Topic Centre on Nature Conservation from the Institute of terrestrial Ecology. Brussels. 214 p.
- Davies C. E., Moss D., Hill M. O. 2004. EUNIS Habitat Classification revised 2004. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, European Environment Agency. Huntingdon. 307 p.
- Devillers P., Devillers-Terschuren J., Ledant J.-P. 1991. CORINE biotopes manual. Part 2. Habitats of the European Community. Luxembourg. 300 p.
- Devillers P., Devillers-Terschuren J. 1996. A classification of Palaearctic habitats // Nature and environment. Iss. 78. Strasbourg. 197 p.
- Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N. D., Wikramanayake E., Hahn N., Palminteri S., Hedao H., Noss R., Hansen M., Locke H., Ells E. C., Jones B., Barber V. C., Hayes R., Kormos C., Martin V., Crist E., Sechrest W., Price L., Baillie J. E. M., Weeden D., Suckling K., Davis C., Sizer N., Moore R., Thau D., Birch T., Potapov P., Turubanova S., Tyukavina A., De Souza N., Pinteal L., Brito J., Llewellyn O., Miller A. G., Patzeit A., Ghazanfar S. A., Timberlake J., Klöser H., Shennan-Farpon Y., Kindt R., Lillesø J.-P. B., Van Breugel P., Graudal L., Voge M., Al-Shammari K. F., Saleem M. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm // BioScience. V. 67. Iss. 6. 2017. P. 534–545. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>
- Ecoregions 2017 [Electronic resource]. URL: <https://ecoregions2017.appspot.com>. Date of access: 20.03.2020.
- Ermakov N., Morozova O. 2011. Syntaxonomical survey of boreal oligotrophic pine forests in northern Europe and Western Siberia // Appl. Veg. Sci. V. 14. P. 524–536. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01155.x.
- EUNIS habitat type hierarchical view [Electronic resource]. URL: <http://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser.jsp>. Date of access: 20.12.2019 a.
- EUNIS habitat types hierarchical view – revised groups [Electronic resource]. URL: <http://eunis.eea.europa.eu/habitats-code-browser-2017.jsp>. Date of access: 20.12.2019 b.
- A. Auniņš (Ed. in Chief). European Union Protected Habitats in Latvia: Interpretation manual. 2013. 2nd revised edition. Riga. 359 p.
- Evans D. 2010. Interpreting the habitats of Annex I – Past, present and future // Acta Bot. Gallica: bulletin de la Société botanique de France. V. 157. № 4. P. 677–686.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova E. L., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. // Arctoa. V. 15. P. 1–130.
- Korotkov K. O., Morozova O. V., Belonovskaja E. A. 1991. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moscow: G. E. Vilchek. 346 p.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Påhlsson L. (ed.). 1994. Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn. 627 p.
- Revised Annex I of Resolution 4 (1996) of the Bern Convention on endangered natural habitats types using the EUNIS habitat classification (year of revision 2014) // European Council [Electronic resource]. 2010–2014.

- URL: [https://wcd.coe.int/ViewDoc.jsp?Ref=T-PVS/PA\(2010\)10&Language=lanEnglish&Ver=rev&Site=DG4-Nature&BackColorInternet=DBDCF2&BackColorIntranet=FDC864&BackColorLogged=FDC864](https://wcd.coe.int/ViewDoc.jsp?Ref=T-PVS/PA(2010)10&Language=lanEnglish&Ver=rev&Site=DG4-Nature&BackColorInternet=DBDCF2&BackColorIntranet=FDC864&BackColorLogged=FDC864). Date of access: 12.12.2019.
- Rodwell J. S., Schaminée J. H. J., Mucina L., Pignatti S., Dring J., Moss D. 2002. The Diversity of European Vegetation. An overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats. Report to the European Council EC-LNV 54. Wageningen. 115 p.
- Schaminée J. H. J., Chytrý M., Hennekens S. M., Mucina L., Rodwell J. S., Tichý L. 2012. Development of vegetation syntaxa crosswalks to EUNIS habitat classification and related data sets. Final report to the European Environment Agency EEA/NSV/12/001. Copenhagen. 134 p.
- Schaminée J.H.J., Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Mucina L., Rodwell J.S., Tichý L. 2013. Review of EUNIS forest habitat classification. Report to the European Environmental Agency EEA/NSV/13/005. Wageningen. 111 p.
- Terrestrial habitat mapping in Europe: an overview. 2014. Joint MNHN-EEA report. EEA Technical report. Iss. 1. Luxemburg. 154 p. doi:10.2800/11055.
- Walter H. 1968. Die Vegetation der Erde. Bd. 2. Jena. 1001 S.

Сведения об авторах

Браславская Татьяна Юрьевна
к. б. н., ведущий научный сотрудник
Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН, Москва
E-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Тихонова Елена Владимировна
к. б. н., ведущий научный сотрудник
Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН, Москва
E-mail: tikhonova.cepl@gmail.com

Braslavskaya Tatyana Yurievna
PhD in Biological Sciences, Leading Researcher
Center for Forest Ecology and Productivity RAS, Moscow
E-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Tikhonova Elena Vladimirovna
PhD in Biological Sciences, Leading Researcher
Center for Forest Ecology and Productivity RAS, Moscow
E-mail: tikhonova.cepl@gmail.com

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.55 (470.333)

ДИНАМИКА БОЛЬШЕМАННИКОВЫХ ЛУГОВ В УСЛОВИЯХ КСЕРОФИТИЗАЦИИ ПОЙМЫ РЕКИ ДЕСНЫ

© А. Д. Булохов, Н. Н. Панасенко, Ю. А. Семенищенков, А. В. Харин
A. D. Bulokhov, N. N. Panasenko, Yu. A. Semenishchenkov, A. V. Kharin

Dinamics of the reed mannagrass-meadows
in conditions of the xerophytization of floodplain of the Desna River

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», кафедра биологии
241036, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: kafbot2002@mail.ru

Аннотация. В статье охарактеризовано синтаксономическое разнообразие, которое сформировалось внутри широко распространённой ассоциации высокотравных гело-гигрофитных болотоманниковых лугов *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011 в условиях ксерофитизации поймы р. Десна в последние десятилетия. Геоботаническое обследование поймы, проведённое авторами в 2005, 2018–2019 гг., показало, что, по сравнению с концом 1980-х гг., существенно изменились флористический состав, структура и облик болотоманниковых лугов. В 1985–1990 гг. асс. *G. m.* была представлена единственной субасс. *G. m. typicum*. В условиях ксерофитизации поймы (2005, 2018–2019 гг.) сформировались две новые субассоциации: *G. m. rorippetosum amphibiae* и *G. m. lysimachietosum vulgaris*. Их сообщества образуются при высыхании мелководных стариц и глубоких межгрядных низин. В условиях исходных наибольших влажности и богатства почвы образуются производные от болотоманниковых лугов сообщества субасс. *G. m. rorippetosum amphibiae*. Серийные сообщества вариантов субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris* представляют наиболее продвинутой стадии сукцессии, реализующейся при нарастании сухости субстрата на наиболее бедных почвах. DCA-ординация продемонстрировала, что сообщества типичной субасс. *G. m. typicum*, описанные в 1985–1990 гг., – наиболее гигрофитные, а тренд к ксерофитности ценофлор нарастает к 2005 и 2018–2019 гг.

Ключевые слова: динамика растительности, ксерофитизация, пойма, травяная растительность, *Glycerietum maximae*, р. Десна, Брянская область.

Abstract. The paper describes the syntaxonomical diversity that has formed within the widespread association of high-grass gelo-hydrophytic meadows of the ass. *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011 under xerophytization of the floodplain of the Desna River in recent decades. The geobotanical survey of the floodplain, conducted by the authors in 2005, 2018–2019, showed that, compared with the end of the 1980s, the floristic composition, structure and appearance of *Glyceria maxima*-meadows significantly changed. In 1985–1990 ass. *G. m.* was represented by a single subass. *G. m. typicum*. Under the xerophytization of the floodplain (2005, 2018–2019), two new subassociations were formed: *G. m. rorippetosum amphibiae* and *G. m. lysimachietosum vulgaris*. Their communities are formed during the drying of shallow old floodplain lakes and deep lowlands. Under the conditions of initial maximum soil moisture and richness, communities derived from the *Glyceria maxima*-meadows meadows of the subass. *G. m. rorippetosum amphibiae* are formed. Serial communities of variants of the subass. *G. m. lysimachietosum vulgaris* represent the most advanced stage of succession, which occurs when the dryness of the substrate increases on the poorest soils. DCA-ordination has demonstrated that communities of the typical subass. *G. m. typicum* described in 1985–1990 are the most hygrophytic, and the trend toward xerophytization of the coenoflora increases to 2005 and 2018–2019.

Keywords: vegetation dynamics, xerophytization, floodplain, grass vegetation, *Glycerietum maximae*, Desna River, Bryansk region.

DOI: 10.22281/2686-9713-2020-1-36-56

Введение

Статья продолжает исследования динамики луговой растительности долины р. Десна в условиях ксерофитизации, затронувшей поймы рек Южного Нечерноземья России в последние десятилетия. Растительность поймы определяется в основном гидрологическими условиями, и падение уровня воды в результате климатических изменений является решающим фактором преобразования пойменных экосистем (Mosner et al., 2015; Van Oorschot et al., 2018). Ксерофитизация – сложный интегральный процесс, при котором за счёт снижения уровня паводковых вод и уменьшения длительности затопления происходит интенсивное осушение поймы. В результате процесса ксерофитизации пойменных местообитаний изменяется облик, флористический состав и структура растительных сообществ; стремительно распространяются инвазионные виды растений. В последнее десятилетие эти процессы отмечаются и в пойме р. Десна (Булохов, Афонин, 2018; Булохов, 2019; Булохов и др., 2019 а; Булохов и др., 2019 б).

В качестве модельной для отражения тенденций ксерофитизации выбрана ассоциация высокотравных гело-гигрофитных болотоманниковых лугов *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011. Её сообщества широко распространены в Южном Нечерноземье России (Булохов, 2001, 2009; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009; Прибрежно-водная..., 2014), а в долине Средней Десны рассматриваются в качестве фоновых в условиях длительно затопляемой поймы (Булохов, 2001, 2009).

Геоботаническое обследование ксерофитизированной поймы р. Десна, проведённое авторами в 2005, 2018–2019 гг., показало, что, по сравнению с 1980–1990 гг., существенно изменились флористический состав, структура и облик болотоманниковых лугов. В статье охарактеризовано синтаксономическое разнообразие, которое сформировалось внутри асс. *Glycerietum maximae* в последние десятилетия и может считаться индикатором ксерофитизации пойменных местообитаний.

Материалы и методы

Анализ фитоценотического разнообразия болотоманниковых лугов проведён на основе геоботанических описаний, выполненных авторами в ходе флористико-геоботанических обследований поймы р. Десны 1985–2019 гг., в том числе опубликованных данных 1985–2005 гг.

Река Десна – крупнейший левобережный приток Днепра – берёт начало на Смоленско-Московской гряде из болота Голубев мох в 9 км северо-восточнее г. Ельня (Россия, Смоленская обл.) и впадает в р. Днепр у г. Киев (Украина). Длина реки – 1130 км, площадь водосбора – 88,4 тыс. км². Протяжённость реки в пределах Брянской и Смоленской областей – около 564 км. Правый берег Десны коренной, круто обрывающийся к пойме, которая резко расширяется ниже устья р. Болва, левый берег террасирован. До Брянска долина р. Десна имеет три надпойменных террасы, ниже устья р. Болва – четыре. В пойме р. Десна обычно хорошо выражены её морфологические части: приустьевая, центральная и притеррасная. Ширина поймы р. Десна в пределах области – от 4 до 6 км, а русла – от 50 до 180 м, наибольшая глубина – 12 м (Природа..., 2012).

Участок долины, относящийся к Средней Десне, лежит от устья р. Болва (Брянская обл.) до устья р. Сейм (Курская обл.). Фактически граница этого участка совпадает с условной границей ботанико-географических Евроазиатской таёжной и Европейской широколиственнолесной областей (Семенищенков, 2018).

В долине Средней Десны широко распространены пойменные травяные сообщества различного состава (Булохов, 2001, 2009; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009).

Для классификации сообществ использован метод флористической классификации (Braun-Blanquet, 1964). Синтаксономия разработана на основе 105 геоботанических описаний, выполненных на пробных площадях в 100 м². Классы постоянства в таблицах даны римскими цифрами по пятибалльной шкале: I – вид присутствует, менее чем в 20% описаний, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – в более 80% описаний. Серой заливкой выделены характерные (для ассоциаций и субассоциаций), дифференциальные (для вариантов) и дифференцирующие (для безранговых

«сообществ» виды. Верхним индексом у баллов классов постоянства показаны диапазоны значений обилия-покрытия.

Наименования синтаксонов и их диагнозы даны в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000). Названия синтаксонов высших рангов приведены по сводке L. Mucina et al. (2016).

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ по влажности, кислотности и обеспеченности минеральным азотом почвы дана методом фитоиндикации с использованием шкал Н. Ellenberg et al. (1992) в программе Indicator для MS Excel (Булохов, Семенищенков, 2006). DCA-ординация выполнена в пакете R, интегрированном с программой JUICE (Tichý, 2002).

Названия сосудистых растений даны по П. Ф. Маевскому (2014) с некоторыми дополнениями.

Результаты исследования

В настоящем разделе охарактеризовано фитоценоотическое разнообразие внутри асс. *Glycerietum maximae* в пойме р. Десна в 1985–1990, 2005 и 2018–2019 гг. и сообществ, возникших на месте болотоманниковых лугов в условиях ксерофитизации поймы.

Продромус

Класс *Phragmito–Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941

Порядок *Phragmitetalia* Koch 1926

Союз *Phragmition communis* Koch 1926

Асс. *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011

Субасс. *G. m. typicum*

Вар. *typica*

Вар. *Alopecurus geniculatus*

Вар. *Symphytum officinale*

Субасс. *G. m. roripetosum amphibiae* subass. nov. hoc loco

Вар. *typica*

Вар. *Typha angustifolia*

Вар. *Persicaria hydropiper*

Субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris* subass. nov. hoc loco

Вар. *typica*

Фация *Lysimachia vulgaris*

Вар. *Achillea salicifolia*

Сообщества *Bidens frondosa*

Асс. *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011 (синонимы: *Scirpo lacustris–Glycerietum aquaticae* Allorge 1921, *Scirpo–Phragmitetum* Koch 1926 p. p. (§ 36, nomen ambiguum), *Glycerietum aquaticae* von Soó 1927 (§ 2b, nomen nudum), *Glycerietum aquaticae–fluitantis* Nowiński 1927 p. p. (§ 36, nomen ambiguum), *Glycerietum aquaticae* Hueck 1931).

Х а р а к т е р н ы й в и д (х . в .) : *Glyceria maxima* (доминант) (табл. 1).

С о с т а в и с т р у к т у р а . Внешний вид сообществ определяет *G. maxima*, достигающий в высоту 2 м и доминирующий в травостое. Возможность формирования монодоминантных сообществ связана с особенностями биологии *G. maxima*. Это длиннокорневишный гемикриптофит, гело-гидрофит, который способен существовать в достаточно широком диапазоне обводнённости субстрата – от влажно-лугового, где он обычно не достигает высокого обилия, до болотного и прибрежно-водного, где вид проявляет склонность к доминированию (Раменский, 1938). Манник большой обладает свойствами виолента-конкурента, благодаря своей фенологии (Šumberová, 2011). Появившиеся летом из семян молодые растения продолжают рост и зиму переживают в зелёном состоянии. Рано весной манник быстро развивается и к концу весны уже формирует сомкнутые сообщества, создавая сильную конкуренцию для видов, находящихся под его пологом. Интенсивное распространение вегетативным путем с помощью корневищ дополняется инте-

ресной особенностью – способностью к псевдовивипарии (превращению репродуктивных побегов в вегетативные). Укореняющиеся вивипарные побеги интенсивно развиваются летом и к осени формируют дочерние побеги, образуя корневище с несколькими междоузлиями. Затем на корневище формируется розетка из 3–4 листьев, которая зимует. Она позволяет маннику быстро развиваться весной, а вивипария способствует более быстрому достижению генеративного состояния, по сравнению с растениями, развивающимися обычным путём (Экзерцева, 1976).

Высококонстантны в ценофлоре гидро- и геломорфные виды низинных болот: *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Galium palustre*. Присутствуют в травостое и нитрофильные однолетники: *Bidens frondosa*, *Persicaria lapathifolia*, *P. maculosa*, *P. minor*. (табл. 1). В ценофлоре сочетание видов союзов ***Phragmiton*** и ***Magnocaricion gracilis*** класса ***Phragmito–Magnocaricetea***. Изредка встречаются наиболее гигрофильные виды порядка ***Molinietalia*** класса ***Molinio–Arrhenatheretea***.

Общее проективное покрытие (ОПП) – 60–100%. Флористическое разнообразие – 4–20 видов на 100 м².

Местоположение и экология. Сообщества ассоциации занимают мелководные старицы с илистыми грунтами, а также глубокие низины в пойме р. Десна с сырыми, слабокислыми до нейтральных, хорошо обеспеченными азотом торфянисто-иловатыми, иловато-перегонными и торфянисто-глеевыми почвами. Широко распространены в пойме Средней Десны низкого уровня.

Тип болотоманникового луга относят к классу болотных лугов на минеральных и торфянисто-болотных почвах. Урожайность сена на таких лугах составляет до 60 ц/га, однако оно обычно грубого качества, нередко используется в качестве подстилки. Уборка сена, в том числе механизированная, возможна в сухие годы, когда манниковые луга используются как сенокосы (Булохов, 2009).

В табл. 1 приведены описания (оп. 1–14), выполненные в 1985–1990 гг. в пойме р. Десны. В эти годы пойма ежегодно заливалась во время весеннего половодья, поэтому растения манника длительное время находились частично погружёнными в воду. Эти описания относятся к субасс. ***G. m. typicum typica*** var., которая представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных характерных видов.

В условиях колеблющейся в течение сезона обводнённости формировались сообщества вар. ***Alopecurus geniculatus*** (табл. 1, оп. 9–14).

Дифференциальные виды (диф. в.): *Alopecurus geniculatus*, *Ranunculus repens*.

Ценофлора варианта отличается повышением константности некоторых видов, распространённых в зоне непостоянного увлажнения субстрата в прибрежной части водоёмов и водотоков, в том числе *Agrostis canina*, *Alopecurus geniculatus*, *Ranunculus flammula*, *R. repens* и др. В ценофлоре более представительны гигрофитные виды порядка ***Molinietalia*** класса ***Molinio–Arrhenatheretea*** на фоне преобладающих видов класса ***Phragmito–Magnocaricetea***.

ОПП – 70–90%. Флористическое разнообразие – 11–20 видов на 100 м².

На протяжении последующих десятилетий в пойме р. Десна наблюдался последовательный процесс ксерофитизации поймы, при которой продолжительность и высота паводка существенно сократились (рис. 2, а, б). Эти условия отражают описания сообществ асс. ***Glycerietum maximae***, выполненные в 2005 и 2018 гг.

Сообщества ассоциации, описанные в 2005 г. (табл. 1, оп. 15–25), находились в условиях, когда процесс ксерофитизации поймы из-за отсутствия весенних паводков или их непродолжительности заметно усилился. Ксерофитизация оказала существенное воздействие на состав ценофлоры ассоциации. В это время, по сравнению с 1980–1990 гг., изменился и способ хозяйствования в поймах: сильно сократилось поголовье скота, практически прекратились выпас и сенокосение на многих участках поймы. В таких условиях в сообществах уменьшились численность и обилие характерных видов союзов ***Phragmiton*** и ***Magnocaricion gracilis***, но *Glyceria maxima* сохранил доминирующее положение.

Таблица 1

Асс. *Glycerietum maximae* в пойме р Десна в 1985–1990 гг. и её вар. **typica** в 2005 и 2018 гг.

Table 1

Ass. *Glycerietum maximae* in the floodplain of the Desna River, 1985–1990 and its **typica** var. in 2005, 2018 гг.

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	К							
Варианты	typica (a)								<i>Alopecurus geniculatus</i> (б)							typica (в)									typica (г)										а	б	в	г				
Годы описания	1985–1990								1985–1990							2005									2018																	
Количество видов / описаний	14	10	11	12	12	10	15	10	11	13	12	18	18	20	11	6	13	11	13	9	9	7	9	9	11	9	6	4	5	5	4	5	8	6	8	6	11	9				
Общее проективное покрытие (ОПП), %	90	90	90	60	70	90	90	60	90	90	90	80	80	70	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	80							
Характеристики почвы:																																										
влажность	9,09	19,39	08,99	39,18	9,29	29,08	48,78	88,28	57,28	37,57	48,29	28,89	28,1	9,28	710	8,69	210	8,89	38,3																							
кислотность	6,36	26,86	46,76	87,06	17,25	96,65	65,95	66,36	87,06	46,96	76,46	87,06	46,6	7,07	27,57	07,07	57,36	87,0																								
обеспеченность минеральным азотом	6,15	36,15	45,96	15,85	47,15	56,45	45,55	45,45	66,46	76,75	76,97	36,96	06,2	7,38	68,08	57,28	07,07	17,5																								
Характерный вид (х. в.) асс. <i>Glycerietum maximae</i>																																										
<i>Glyceria maxima</i> (PM)	5	5	5	3	4	5	5	4	5	5	5	4	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	V ³⁻⁵	V ²⁻⁵	V ⁵	V ⁴⁻⁵				
Дифференциальные виды вар. <i>Alopecurus geniculatus</i>																																										
<i>Alopecurus geniculatus</i> (MA)	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	+	2	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺²	.	.				
<i>Ranunculus repens</i> (MA)	+	.	.	.	+	.	.	.	.	2	+	1	3	2	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V ⁺³	II	.				
Х. в. союза <i>Phragmition</i> , порядка <i>Phragmitetalia</i> и класса <i>Phragmito–Magnocaricetea</i>																																										
<i>Carex acuta</i>	2	1	2	2	2	1	1	+	.	1	1	2	2	2	1	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	+	+	.	1	.	.	+	1	V	V	IV	III					
<i>C. vesicaria</i>	+	1	1	+	+	+	+	+	.	1	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	.					
<i>Galium palustre</i>	+	1	+	1	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	II	.				
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	V	I	II	I				
<i>Rorippa amphibia</i>	+	+	2	+	1	3	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	.				
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	1	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	r	.	.	r	.	+	IV	V	II	III				
<i>Phalaroides arundinacea</i>	.	+	+	2	.	+	2	.	+	+	+	1	2	1	.	.	.	+	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	II	.				
<i>Stellaria palustris</i>	+	+	.	+	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	.					
<i>Lythrum salicaria</i>	.	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	r	+	+	+	+	+	.	r	.	r	+	.	+	.	.	1	r	+	III	I	IV	IV				
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	II	I	I	I				
<i>Carex vulpina</i>	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	1	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	I	.				
<i>Poa palustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	I	.				
<i>Oenanthe aquatica</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	2	.	+	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	+	.	I	IV	.	II				
<i>Glyceria fluitans</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	1	3	.	.	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	.	.				
<i>Stachys palustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	1	.	.	.	.	.	+	.	.	I	I	IV	I					
<i>Acorus calamus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	r	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	II	III	II					
<i>Lycopus europaeus</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	I	.	I	II			
<i>Calystegia sepium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	II	I				

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	К					
<i>Iris pseudacorus</i>	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	I	.	II	
<i>Myosotis scorpioides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	
X. в. порядка <i>Molinietalia</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> (MA)																																								
<i>Caltha palustris</i>	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.	
<i>Achillea salicifolia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	г	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	I	.
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.
<i>Ranunculus flammula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.
<i>Mentha arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
<i>Poa trivialis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
<i>Symphytum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
<i>Cirsium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
Прочие виды																																								
<i>Persicaria amphibia</i> var. <i>terrestre</i>	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	II	.
<i>Veronica scutellata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.
<i>Agrostis canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.
<i>Galium aparine</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
<i>Bidens cernua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	г	.	г	+	.	г	.	.	.	.	III	.	.
<i>B. frondosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	l	.	.	.	.	.	.	II	.	.

Примечание. К – здесь и далее – класс постоянства.

Отмечены в одном описании: *Agrostis gigantea* 23 (г), *Beckmannia eruciformis* 15 (+), *Calamagrostis canescens* 12 (+), *Cardamine pratensis* 8 (г), 12 (г), *Cicuta virosa* 21 (+), *Echinocystis lobata* 32 (+), 34 (+), *Eleocharis palustris* 2 (г), *Equisetum pratense* 17 (+), *Eupatorium cannabinum* 21 (г), *Glechoma hederacea* 23 (+), *Gratiola officinalis* 15 (г), *Hippuris vulgaris* 7 (г), *Lathyrus palustris* 4 (+), 7 (+), *Lemna minor* 23 (+), *Lycopus exaltatus* 26 (l), *Mentha arvensis* 12 (+), 14 (+), *Persicaria lapathifolia* 9 (г), *P. maculosa* 25 (+), *Poa trivialis* 12 (+), 14 (l), *Potentilla anserina* 9 (г), 20 (+), *Rorippa palustris* 11 (+), 12 (г), *Rumex crispus* 11 (+), 13 (+), *R. hydrolapatum* 28 (+), 31 (+), *R. maritimus* 27 (+), *Scirpusylvaticus* 8 (г), 18 (l), *Scutellaria galericulata* 5 (г), *Sium latifolium* 11 (+), 14 (г), *Stellaria graminea* 15 (г), *Solanum dulcamara* 27 (+), 29 (+), *Thalictrum lucidum* 5 (г), 12 (г), *Typha latifolia* 21 (+), *Utricularia vulgaris* 24 (+), *Vicia cracca* 19 (+).

Локализация описаний. Брянская обл.: оп. 1–4 – у с. Вщиж (Жуковский р-н), правобережная пойма р. Десна, 1.07.1985; оп. 5–7 – у с. Речица (Жуковский р-н), правобережная пойма р. Десна, 12.07.1985; оп. 8–9 – у д. Неготино (Жуковский р-н), левобережная пойма р. Десна, 25.07.1986; оп. 10 – у п. Усовье (Выгоничский р-н), левобережная пойма р. Десна, 20.07.1986; оп. 11 – г. Брянск, левобережная пойма р. Десна у подвесного моста (Советский р-н), 20.07.1987; оп. 12 – у д. Переторги (Выгоничский р-н), в 0,5 км от понтонного моста, левобережная пойма р. Десна, 15.07.1989; оп. 13, 14 – у с. Удельные Уты (Трубчевский р-н), 7.06.1990; оп. 15, 16 – у д. Скрябино (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 10.07.2005; оп. 17–19 – у с. Полужье (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 14.07.2005; оп. 20, 21 – у д. Кветунь (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 25.07.2005; оп. 22–24 – у с. Речица (Жуковский р-н), левобережная пойма р. Десна, 22.07.2005; оп. 25 – у д. Бетово (Брянский р-н), левобережная пойма р. Десна, 25.07.2005; оп. 26–28 – в 1 км восточнее д. Павловка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 25.07.2018; оп. 29, 30 – в 2 км южнее с. Селище (Трубчевский р-н), левобережная пойма р. Десна, 8.08.2018; оп. 31, 32 – у д. Кветунь (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 33, 34 – у д. Макарино (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018.

Авторы описаний: оп. 1–14, 22–29, 31 – А. Д. Булохов, оп. 15–21 – Ю. А. Семенищенков, оп. 30, 32, 33 – А. В. Харин, оп. 34 – Н. Н. Панасенко.

В сообществах субасс. ***G. m. typicum***, выполненных в 2018 г. (табл. 1, оп. 26–34, рис. 1; 2, а) на местах высохших стариц и глубоких низин в пойме, сокращаются обилие и константность гидрофильных видов, снижается их жизненность. Обмеление местообитаний приводит к внедрению в сообщества нитрофильных однолетников: *Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*, *Echinocystis lobata*. Это соответствует процессу ксерофитизации поймы.



Рис. 1. Высохшая старица и угнетённые растения *Glyceria maxima* на месте сообщества асс. ***Glycerietum maximae***, Брянская область, Выгоничский р-н, у с. Уручье, 2018 г. Фото: Ю. А. Семенищенков.

Fig. 1. Dried floodplain lake and depressed plants of *Glyceria maxima* on the place of the ass. ***Glycerietum maximae***, Bryansk Region, Vygonichsky district, near Uruchye, 2018. Photo: Yu. A. Semenishchenkov.

В связи с изменением условий местообитаний сформировались сообщества нового типа, которые мы выделяем в качестве субасс. ***G. m. typicum***, ***G. m. rorippetosum amphibiae*** subass. nov. hoc loco и ***G. m. lysimachietosum vulgaris*** subass. nov. hoc loco, а также нескольких вариантов, фаций и безранговых «сообществ», объединяющих серийные сообщества, возникающие на месте болотоманиковых. Ниже даётся их характеристика.

Субасс. ***G. m. rorippetosum amphibiae*** subass. nov. hoc loco (табл. 2; номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 1*; Брянская обл., Выгоничский р-н, у с. Уручье, правобережная пойма р. Десна. Дата описания: 25.07.2018. Автор описания – А. Д. Булохов).

Х. в. : *Rorippa amphibia*, *Oenanthe aquatica*.

С о с т а в и с т р у к т у р а. Облик сообществ определяет *Glyceria maxima*, обычно доминирующий в них. Под его пологом обилён *Rorippa amphibia*. На фоне этих двух видов рассеяны характерные виды союза ***Phragmition***, константность которых значительно уменьшается, по сравнению с типичной субассоциацией. Встречаются и более мезофитные характерные виды класса ***Bidentetea*** Tx. et al. ex von Rochow 1951: *Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*, виды *Persicaria*).

ОПП – 70–90%. Флористическая насыщенность – 4–13 видов на 100 м².

Таблица 2

Субасс. *Glycerietum maximae rorippetosum amphibiae* subass. nov. hoc. loco
Варианты: *typica*, *Typha angustifolia*, *Persicaria hydropiper*

Table 2

Subass. *Glycerietum maximae rorippetosum amphibiae* subass. nov. hoc. loco
Variants: *typica*, *Typha angustifolia*, *Persicaria hydropiper*

Номера описаний	1* 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11											12 13 14 15 16 17							18 19 20 21 22 23 24							К			
Варианты	typica (a)											Typha angustifolia (б)							Persicaria hydropiper (в)							а б в			
Количество видов / описаний	7	6	4	6	5	4	8	4	9	10	8	8	8	13	8	7	7	8	12	6	10	10	13	11	11	7	7		
ОПП, %	70	70	90	50	90	70	80	80	70	90	90	90	90	90	90	90	70	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90		
Характеристики почвы:																													
влажность	9,69,89,3 10 9,49,39,88,5 10 8,48,1											9,69,58,99,69,49,88,77,78,88,98,48,18,4																	
кислотность	7,07,37,37,57,37,37,37,37,46,2											6,86,86,77,07,07,07,07,37,37,06,86,46,4																	
обеспеченность минеральным азотом	6,66,46,98,07,68,36,87,37,87,16,7											6,76,86,66,96,66,56,98,47,87,07,66,66,7																	
Характерный вид (х. в.) асс. <i>Glycerietum maximae</i>																													
<i>Glyceria maxima</i> (PM)	2	2	5	2	5	3	5	5	4	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	V ²⁻⁵	V ⁴⁻⁵	V ⁵		
Х. в. субасс. <i>G. m. rorippetosum amphibiae</i>																													
<i>Rorippa amphibia</i> (PM)	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	+	+	2	+	2	2	+	1	1	+	+	V ²⁻⁴	V ⁿ⁻²	V ⁻²		
<i>Oenanthe aquatica</i> (PM)	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	II ^{r+}	V ^{r+}	II ⁺		
Дифференциальные виды (диф. в.) вар. <i>Typha angustifolia</i>																													
<i>Typha angustifolia</i> (PM)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	r	+	+	.	r	.	.	.	I	IV ^{r+}	.	
<i>Ranunculus lingua</i> (PM)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV ⁿ⁻¹	.	
<i>Equisetum fluviatile</i> (PM)	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	r	+	.	+	.	.	.	.	.	.	I	IV ^{r+}	.	
Диф. в. вар. <i>Persicaria hydropiper</i>																													
<i>Persicaria hydropiper</i> (B)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	r	.	.	.	+	+	.	1	3	3	I	I	IV ⁺³	
<i>Chenopodium polyspermum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	r	r	+	+	+	.	.	V ^{r+}	
Х. в. союза <i>Phragmition</i> , порядка <i>Phragmitetalia</i> и класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i> (PM)																													
<i>Galium palustre</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	II	III	IV	
<i>Butomus umbellatus</i>	+	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	.	
<i>Carex acuta</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	+	I	I	III	
<i>Rumex hydrolapathum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	I	I	.	
<i>Iris pseudacorus</i>	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	
<i>Stachys palustris</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	IV	II
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	+	.	r	.	.	.	II	III	
<i>Carex vesicaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	
<i>Solanum dulcamara</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	+	.	.	.	II	
Х. в. порядка <i>Molinietalia</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> (MA)																													
<i>Achillea salicifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	+	.	.	III	
<i>Symphytum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	+	+	+	.	III	
Х. в. класса <i>Bidentetetea</i> (B)																													
<i>Bidens frondosa</i>	.	.	.	.	+	r	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	r	.	.	III	.	III	
<i>B. tripartita</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	r	r	.	.	r	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	II	I	II	
<i>Persicaria minor</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	I	I	I	
<i>P. lapathifolia</i>	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	
<i>Bidens cernua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	III	
Прочие виды																													
<i>Cirsium arvense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	II	I	III	
<i>Lactuca serriola</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	
<i>Persicaria amphibia</i> var. <i>terrestre</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	I	I	I	
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	III	
<i>Epilobium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	II	

Примечание. Отмечены в одном описании: *Alisma plantago-aquatica* 3 (r), *Carex riparia* 10 (r), *Chenopodium rubrum* 19 (r), *Phalaroides arundinacea* 6 (+), *Ranunculus flammula* 11 (+), *Rumex maritimus* 10 (+), *Scutellaria galericulata* 11 (+), *Sium latifolium* 8 (r), *Vicia cracca* 11 (+).

Локализация описаний. Брянская обл.: оп. 1*–3 у с. Уручье (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 25.07.2018; оп. 4–6 – у д. Скрябино (Слобода) (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.09.2018; оп. 7, 11 –

г. Брянск, в 1,2 км восточнее моста через реку (Фокинский р-н), левобережная пойма р. Десна, 29.07.2018; оп. 8, 18 – г. Брянск, правобережная пойма р. Десна, в 2 км северо-восточнее подвесного моста через реку (Советский р-н), 20.07.2018; оп. 9, 17 – у д. Переторги (Выгоничский р-н), в 2 км южнее понтонного моста, левобережная пойма р. Десна, 4.09.2019; оп. 10 – г. Брянск, в 300 м восточнее подвесного моста через р. Десна (Советский р-н), правобережная пойма, 20.07.2018; оп. 12, 13, 16 – в 2,5 км южнее п. Селище (Трубчевский р-н), левобережная пойма р. Десна, 15.08.2018; оп. 14, 15 – в 1,5 км западнее п. Солька (Трубчевский р-н), левобережная пойма р. Десна, 17.08.2018; оп. 19, 20 – у д. Стаево (Брянский р-н), левобережная пойма р. Десна, 13.07.2018; оп. 21, 22 – у д. Павловка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 7.09.2018; оп. 23, 24 – у с. Любец (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 9.08.2019.

Автор описаний – А. Д. Булохов.

Местоположение и экология. Сообщества формируются в местоположениях, ранее занятых гигрофитными сообществами союза *Phragmition* (высохшие старицы с иловатыми сырыми, богатыми минеральным азотом субстратами), куда после обсыхания внедряется *Glyceria maxima*, и формируются сообщества с его участием.

В а р и а б е л ь н о с т ь . В составе субассоциации установлены три варианта.

Вар. typica (табл. 2, оп. 1–11, рис. 2, б) представляет типичные сообщества субассоциации и не имеет собственных диф. в. Обилие *Glyceria maxima* заметно варьирует: от полного доминанта, до обилия-покрытия в 2–3 балла. В приземном горизонте обилен *Rorippa amphibia*. При снижении покрытия манника большого, по возникающим осветлённым местам, жерушник земноводный активно расселяется, образуя розетки высотой до 20 см; цветущие особи не отмечены.

ОПП – 70–90%. Флористическая насыщенность низкая – 4–10 видов на 100 м².

Вар. Typha angustifolia (табл. 2, оп. 12–17; рис. 2, в).

Д и ф . в . : *Equisetum fluviatilis*, *Ranunculus lingua*, *Typha angustifolia*. В сообществах доминирует *Glyceria maxima*. В ценофлоре не обильны и имеют невысокую константность виды союза *Phragmition*; жизненность их низкая.

ОПП – 70–90%. Флористическая насыщенность – 7–13 видов на 100 м².

Местоположение и экология. Сообщества распространены по высохшим старицам на иловатых сырых, богатых минеральным азотом субстратах. *Equisetum fluviatilis*, *Ranunculus lingua*, *Typha angustifolia* – индикаторы переменного увлажнения, способные расти на обильно увлажнённых субстратах, не покрытых водой. Несмотря на отсутствие паводка, вода накапливается на дне стариц весной при таянии снега. Летом дно стариц сухое.

Вар. Persicaria hydropiper (табл. 2, оп. 18–24, рис. 2, з).

Д и ф . в . : *Achillea salicifolia*, *Chenopodium polyspermum*, *Persicaria hydropiper*. В сообществах варианта доминирует *Glyceria maxima*, но возрастает константность и обилие характерных видов классов *Bidentetea* (*Bidens cernua*, *B. frondosa*, *B. tripartita*) и порядка *Molinietalia* (*Achillea salicifolia*, *Symphytum officinale*), а также некоторых рудерально-нигрофильных видов (*Cirsium arvense*, *Urtica dioica*).

ОПП – 90%. Флористическая насыщенность – 6–13 видов на 100 м².

Местоположение и экология. Сообщества варианта распространены по неглубоким, широким низинам в тыловой части поймы на сыроватых и влажных суглинистых почвах.

Оценка связи субассоциации с другими синтаксонами. Флористически и экологически близким синтаксоном является асс. *Oenantherorippetum amphibiae* Lohm. 1950 в составе союза *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964 (порядок *Oenanthetalia aquaticae* Hejný ex Balátová-Tuláčková et al. 1993), установленная в Центральной Европе (Chytrý, 2011). В её сообществах доминируют *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*. В травостое изредка присутствует *Glyceria maxima*. В ценофлоре сообществ вариантов новой субасс. *G. m. rorippetosum amphibiae* иная комбинация видов. Характерным отличием синтаксонов является и отсутствие видов класса *Lemnetea* de Bolós et Masclans 1955, соответствующих более гидрофитным условиям местообитаний.



Рис. 2. Сообщества болышеманниковых лугов в условиях ксерофитизации поймы реки Десны, 2018 г.

a – угнетённые растения *Glyceria maxima* на месте типичного сообщества асс. *Glycerietum maximae*, у д. Стаево (Брянский р-н) (фото: А. Д. Булохов); *б* – сообщество субасс. *G. m. rorippetosum amphibiae typica* var., у д. Стаево (Брянский р-н) (фото: А. Д. Булохов); *в* – сообщество субасс. *G. m. rorippetosum amphibiae Typha angustifolia* var., ур. Быстрик (Трубчевский р-н) (фото: А. Д. Булохов); *г* – сообщество субасс. *G. m. r. a. Persicaria hydropiper* var., г. Брянск (фото: Н. Н. Панасенко); *д* – сообщество субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris typica* var. (фото: А. Д. Булохов); *е* – сообщество субасс. *G. m. typicum Symphytum officinale* var., у д. Переторги (Выгоничский р-н) (фото: А. Д. Булохов).

Fig. 2. Communities of the reed mannagrass-meadows in conditions of the xerophytization of floodplain of the Desna River, 2018. *a* – oppressed plants of *Glyceria maxima* in place of a typical communities of the ass. *Glycerietum maximae*, near Staevo (Bryansk district) (photo: A. D. Bulokhov); *б* – community of the subass. *G. m. rorippetosum amphibiae typica* var., near Staevo (Bryansk district) (photo: A. D. Bulokhov); *в* – community of the subass. *G. m. rorippetosum amphibiae Typha angustifolia* var., natural boundary Bystrick (Trubchevsky district) (photo: A. D. Bulokhov); *г* – community of the subass. *G. m. r. a. Persicaria hydropiper* var., city of Bryansk (photo: N. N. Panasenکو); *д* – community of the subass. *G. m. lysimachietosum vulgaris typica* var. (photo: A. D. Bulokhov); *е* – community of the subass. *G. m. typicum Symphytum officinale* var., near Peretorgi (Vygonichsky district) (photo: A. D. Bulokhov).

Субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris* subass. nov. hoc loco (табл. 3; номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 12*. Брянская обл., Выгоничский р-н, у д. Павловка, правобережная пойма р. Десна. Дата описания: 7.09.2018. Автор описания – А. Д. Булохов).

Х. в. : *Carex acuta*, *Lysimachia vulgaris*, *Stachys palustris*.

Видовой состав и структура. Травостой высотой до 1,8 м формирует *Glyceria maxima*. Его обилие варьирует в зависимости от местоположения и связанного с ним увлажнения. По недавно высохшим старицам манник большой – доминант, определяющий облик сообществ. Однако при нарастании сухости почвы он утрачивает свойства доминанта; его жизненность снижается. Плодоносящие особи становятся редкими. По низинам и неглубоким межгрядным понижениям в травостое начинает доминировать *Lysimachia vulgaris*, который в период цветения создаёт жёлтый аспект. В ценофлоре сохраняются высокая константность и нередко обилие характерных видов класса *Phragmito–Magnocaricetea*, однако появляются рассеянные виды влажных лугов порядка *Molinietalia* и класса *Molinio–Arrhenatheretea*. Высококонстантны и местами обильны *Carex acuta*, *Lysimachia vulgaris*, *Stachys palustris*.

ОПП – 60–90%. Флористическая насыщенность – 6 до 12 видов на 100 м².

Местоположение и экология. Сообщества синтаксона распространены по высохшим мелководным старицам и широким низинам на постоянно влажных, слабокислых или близких к нейтральным, хорошо обеспеченным минеральным азотом пойменных иловатых и торфянистых суглинистых почвах.

Варибельность. В составе субассоциации установлены 2 варианта и фация.

Вар. **typica** (табл. 3, оп. 1–14, рис. 1, д) собственных диф. в. не имеет и представляет типичные сообщества субассоциации. В травостое доминирует *Glyceria maxima*. Сообщества варианта занимают участки площадью до 1,5 га.

ОПП – 70–90%. Флористическая насыщенность – 6–10 видов на 100 м².

Сообщества с высоким обилием *Lysimachia vulgaris* отнесены к фации *Lysimachia vulgaris* (табл. 3, оп. 15–21). Эти сообщества хорошо опознаются по жёлтому аспекту доминанта – вербейника обыкновенного. Обилие *Glyceria maxima* в отдельных сообществах сильно снижается; жизненность его низкая.

Вар. *Achillea salicifolia* (табл. 3, оп. 22–29).

Диф. в. : *Achillea salicifolia*, *Carex cespitosa*, *Epilobium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Galium physocarpum*, *Mentha arvensis*.

В сообществах этого варианта *Glyceria maxima* имеет высокую константность, но не доминирует, низкой жизненности. Усиливаются фитоценотическая роль видов, характерных для влажных лугов порядка *Molinietalia* и класса *Molinio–Arrhenatheretea*, к которым относятся и большинство дифференциальных видов варианта: *Achillea salicifolia*, *Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Galium physocarpum*, *Mentha arvensis*. Содоминантами являются *Achillea salicifolia*, *Lysimachia vulgaris*, иногда *Ranunculus repens*.

ОПП – 70–90%. Флористическая насыщенность – 6–12 видов на 100 м².

В составе субасс. *G. m. typicum* установлен новый вариант.

Вар. *Symphytum officinale* (табл. 3, оп. 30–39, рис. 1, е).

Диф. в. : *Symphytum officinale*. В сообществах этого варианта *Glyceria maxima* также остаётся доминантом в высохших старицах и глубоких низинах, но по неглубоким низинам он вытесняется *S. officinale*, а в некоторых случаях *Calystegia sepium*. *S. officinale* пышно разрастается, достигая высоты 70–80 см; при этом листья достигают крупных размеров – до 20 см в ширину. *Calystegia sepium* создает в отдельных сообществах бледно-зелёный или белый (во время цветения) аспекты. Нередко эта лиана полностью покрывает весь травостой. Из-за недостатка света растения других видов угнетены или постепенно отмирают. В ценофлоре варианта численность и обилие видов союза *Phragmition* существенно сокращается.

ОПП – 100%. Флористическая насыщенность очень низкая из-за выраженного доминирования отдельных видов – 4–8 видов на 100 м².

Субасс. *Glycerietum maximae lysimachietosum vulgaris* subass. nov. hoc. loco
Фация *Lysimachia vulgaris*, варианты: *typica*, *Achillea salicifolia*, *Symphytum officinale*

Subass. *Glycerietum maximae lysimachietosum vulgaris* subass. nov. hoc. loco
Facies *Lysimachia vulgaris*, variants: *typica*, *Achillea salicifolia*, *Symphytum officinale*

47

Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12*	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	К					
<i>Butomus umbellatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	г	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.	
<i>Iris pseudacorus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	г	.	.	г	.	.	г	.	г	+	.	.	I	.	III	II		
<i>Oenanthe aquatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	I	.	.	I	
<i>Solanum dulcamara</i>	.	.	.	.	.	+	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	
X. в. порядка <i>Molinietalia</i> и класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> (MA)																																													
<i>Veronica longifolia</i>	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	.	.	г	.	г	.	г	.	г	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	I	.	
<i>Vicia cracca</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
<i>Lythrum virgatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.
<i>Ranunculus repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	+	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	III	.
<i>Kadenia dubia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.
<i>Iris sibirica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	
Прочие виды																																													
<i>Cirsium arvense</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	+	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	I	.	III	I	
<i>Persicaria amphibia</i> var. <i>terrestre</i>	+	.	.	.	+	+	+	.	г	+	.	.	.	+	+	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	III	III	I	I			
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	II	.	.	I		
<i>Persicaria lapathifolia</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	
<i>Bidens cernua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	г	+	.	.	.	.	II		
<i>Lycopus exaltatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	II		

Примечание. Отмечены в одном описании: *Bidens frondosa* 31 (+), *Carex vulpina* 11 (1), *Echinocystis lobata* 2 (+), *Lathyrus palustris* 26 (+), *Lycopus europaeus* 8 (г), *Myosoton aquaticum* 4 (+), *Persicaria hydropiper* 4 (+), *Ranunculus lingua* 2 (г), *Rumex maritimus* 4 (г), *Hylotelephium purpureum* 22 (+), *Senecio fluviatilis* 35 (г), *Sonchus arvensis* 6 (г), *Thalictrum lucidum* 19 (г).

Локализация описаний: Брянская обл.: оп. 1, 5 – у д. Стаево (Брянский р-н), левобережная пойма р. Десна, 17.08.2018; оп. 2 – у д. Кветунь (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 3 – у д. Макарино (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 4 – г. Брянск, Советский р-н, правобережная пойма р. Десна, в 2 км северо-восточнее подвесного моста через реку, 20.07.2018; оп. 6 – г. Брянск, у п. Бордовичи, левобережная пойма р. Десна, 19.08.2018; оп. 7, 8 – г. Брянск, в 1 км южнее ж.-д. моста (Советский р-н), 15.07.2018; оп. 9–11 – у п. Селец (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 12*–14 – у д. Павловка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 7.09.2018; оп. 15, 16 – в 2 км восточнее д. Переторги (Выгоничский р-н), левобережная пойма р. Десна, 14.08.2018; оп. 17–18 – в 1,5 км восточнее понтонного моста у д. Переторги (Выгоничский р-н), 29.08.2018; оп. 19, 22, 27 – у с. Сосновка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 13.08.2018; оп. 20, 26 – у д. Скрябино (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 12.09.2018; оп. 21, 28 – в 2 км восточнее с. Алешенка (Трубчевский р-н), 15.08.2018; оп. 23, 25 – у с. Витемля (Погарский р-н), правобережная пойма р. Десна, 17.08.2018; оп. 24, 29 – в 2 км южнее п. Будимир (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 17.08.2018; оп. 30, 31 – в 1 км восточнее д. Павловка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 25.07.2018; оп. 32, 33 – у с. Сосновка (Выгоничский р-н), правобережная пойма р. Десна, 5.09.2018; оп. 34, 35 – у д. Кветунь (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 36, 37 – у д. Макарино (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 38 – у д. Сагутьево (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 6.08.2018; оп. 39 – у с. Алешенка (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 7.08.2018.

Авторы описаний: оп. 1–5, 6, 9–17, 30–33, 36, 37, 39 – А. Д. Булохов, оп. 7, 8, 18, 20 – А. В. Харин, оп. 19, 21, 22, 26, 27, 34, 35, 38 – Н. Н. Панасенко, оп. 23–25, 28, 29 – Ю. А. Семищенко.

На отдельных участках высохших стариц произошло практически полное выпадение манника большого из травостоя и сформировались моnodоминантные сообщества заносного вида *Bidens frondosa*. Они рассматриваются в составе безранговой единицы, описание которой даётся ниже.

Сообщества *Bidens frondosa* (табл. 4, рис. 3).

Д и ф ф е р е н ц и р у ю щ и й в и д : *Bidens frondosa* (доминант) – инвазионный североамериканский вид. Черета олиственная определяет облик фитоценозов. Под её сплошным покровом сохраняются немногочисленные характерные виды класса *Phragmito–Magnocaricetea*. Большое влияние на состав ценофлоры сообществ оказывает и евтрофность местообитаний. Сообщества варианта распространены по высохшим старицам с обнажённым илистым дном, богатым органикой и минеральным азотом субстратом. В этих условиях активны нитрофильные виды: *Bidens frondosa*, *Calystegia sepium*, *Echinocystis lobata*, *Persicaria lapatifolia*, *Urtica dioica*.

ОПП – 90%. Флористическая насыщенность – 5–14 видов на 100 м².

Оценка связи сообществ с другими синтаксонами. Сообщества, сформированные видами рода *Bidens* в гигрофитных местообитаниях, традиционно рассматривают в составе класса *Bidentetea*. Однако в связи с тем, что *B. frondosa* сравнительно недавно распространилась в Южном Нечерноземье в качестве вида-неофита, синтаксономия его сообществ вызывает трудности. В Европе установлена асс. *Bidenti frondosae–Atriplicetum prostratae* Poli et J. Tüxen 1960 согг. Gutermann et Mucina 1993 в составе рудерального союза *Chenopodium rubri* (Tüxen 1960) Hilbig et Jage 1972 порядка *Bidentetalia* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Nadač 1944 и класса *Bidentetea*. Её диагностические таксоны, индицирующие исключительно рудеральный характер местообитаний, – *Atriplex patula*, *A. prostrata* subsp. *latifolia*, *Chenopodium glaucum*, – отсутствуют в наших сообществах (Šumberová, Lososová, 2011). Другой синтаксон – асс. *Polygonetum hydropiperis* Passarge 1965 диагностируется видами *Bidens tripartita*, *Persicaria hydropiper*, *Myosoton aquaticum*, которые также в наших сообществах отсутствуют (Šumberová, Lososová, 2011).

Неофитные пионерные сообщества нарушенных местообитаний, сформированные *Bidens frondosa*, в Южном Нечерноземье России (Булохов и др., 2011), в Курской области (Арепьева, 2012; Арепьева и др., 2018) ранее относились к категории «дериватных», так же в составе класса *Bidentetea*. При этом, как отмечает Л. А. Арепьева (2012), такие сообщества характеризуются высоким индексом синантропизации – 30%. На Южном Урале (Абрамова, Голованов, 2016) описаны три типа сообществ с доминированием *Bidens frondosa*: 1) типичные прибрежно-водные «инвазионные» (цит. с. 19) сообщества по берегам стариц и рек (асс. *Polygonetum hydropiperis*, вар. *Bidens frondosa*), 2) теневые сообщества нарушенных опушек по берегам рек (дериватные сообщества *Bidens frondosa* в составе класса *Galio–Urticetea* Passarge 1967 (синоним валидно установленного класса *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951),



Рис. 3. Сообщества *Bidens frondosa* в местообитании асс. *Glycerietum maximae* после высыхания дна старицы в пойме р. Десна, г. Брянск. Фото: А. Д. Булохов.

Fig. 3. Communities of *Bidens frondosa* in the habitat of ass. *Glycerietum maximae* after drying the bottom of the lake in the floodplain of the Desna River, city of Bryansk. Photo: A. D. Bulokhov.

3) сообщества рудеральных местообитаний с переменным режимом увлажнения (дериватные сообщества *Bidens frondosa* в составе классов *Bidentetea tripartitae* и *Stellarietea mediae* Тх. et al. in Тх. 1950 (синоним валидно установленного класса *Papaveretea rhoeadis* S. Brullo et al. 2001 пом. conserv.). Сообщества *Bidens frondosa* сформировались на месте пересохших мелководных стариц, занятых сообществами союза *Phragmition*. В настоящее время череда олиственная удерживает занимаемые местоположения в течении нескольких лет. В ценофлоре сообществ *Bidens frondosa* из поймы р. Десна отмечены 25 видов; из них 48,0% – характерные виды союза *Phragmition*, 24,0% – характерные виды класса *Bidentetea* и союза *Bidention tripartitae* Nordhagen ex Klika et Hadač 1944; 12,0% диагностируют класс *Epilobieteae angustifolii* и союз *Senecionion fluviatilis* Tüxen ex Moor 1958. Таким образом, ценофлора описанных сообществ имеет смешанный фитоценологический состав. Учитывая тот факт, что в ценофлоре сохраняются в значительном числе характерные виды союза *Phragmition*, условно сообщества можно отнести к данному союзу. В дальнейшем при нарастании ксерофитности местообитаний можно ожидать выпадения из ценофлоры гигрофитных видов союза *Phragmition* и усиления позиций сыролуговых видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* и класса *Bidentetea*.

Дифференциация сообществ асс. *Glycerietum maximae* в пойме р. Десна в условиях ксерофитизации поймы приведена в табл. 5.

Эколого-динамический ряд синтаксонов ассоциации на градиентах влажности и обеспеченности минеральным азотом почвы. Для выявления сукцессионного тренда синтаксонов асс. *Glycerietum maximae* был использован метод фитоиндикации, позволяющий с помощью экологических шкал определять не только экологические условия в местоположениях сообществ, но и описать их динамику на градиентах ведущих эдафических факторов – влажности и богатства почвы (рис. 4).

В 1985–1990 гг. асс. *Glycerietum maximae* была представлена единственной субасс. *G. m. typicum*. В условиях ксерофитизации поймы (2005, 2018–2019 гг.) сформировались две новые субассоциации: *G. m. rorippetosum amphibiae* и *G. m. lysimachietosum vulgaris*. Их сообщества образуются при высыхании мелководных стариц и глубоких межгрядных низин. Серийные сообщества вариантов субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris* представляют наиболее продвинутой стадию сукцессии, реализующейся при нарастании сухости суб-

Таблица 4

Сообщества *Bidens frondosa*

Table 4

Communities *Bidens frondosa*

Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	К
Количество видов	6	6	8	8	9	5	8	14	
ОПП, %	90	90	90	90	90	90	90	90	
Характеристики почвы:									
влажность	8,78	38,68	37,68	88,69	0				
кислотность	7,07	07,07	37,37	57,57	16,9				
обеспеченность минеральным азотом	7,57	06,17	78,58	07,37	4				
Характерный вид (х. в.) асс. <i>Glycerietum maximae</i>									
<i>Glyceria maxima</i> (PM)	2	1	+	+	+	+	+	+	V ⁺ 2
Дифференцирующие виды сообществ <i>Bidens frondosa</i>									
<i>Bidens frondosa</i> (B)	5	5	5	5	5	5	5	5	V ⁵
<i>Echinocystis lobata</i> (E)	r	.	.	+	+	+	r	.	IV ⁺ +
Х. в. союза <i>Phragmition</i> , порядка <i>Phragmitetalia</i> и класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i> (PM)									
<i>Oenanthe aquatica</i>	2	1	1	+	.	.	.	+	IV
<i>Carex acuta</i>	.	1	+	.	.	.	.	+	III
<i>Stachys palustris</i>	+	+	+	+	.	.	.	.	III
<i>Calystegia sepium</i> (E)	.	+	.	2	+	.	.	.	II
<i>Solanum dulcamara</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	II
<i>Sparganium erectum</i>	.	.	.	.	r	.	.	r	I
Х. в. класса <i>Bidentetea</i> (B)									
<i>Persicaria lapathifolia</i>	.	.	.	.	+	2	2	.	II
Прочие виды									
<i>Achillea salicifolia</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	II
<i>Urtica dioica</i> (E)	.	.	.	.	r	.	+	.	II

Примечание. Е – характерные виды класса *Epilobieteae angustifolii*.

Отмечены в одном описании: *Bidens cernua* 8 (+), *B. tripartita* 5 (+), *Carex rhynchophysa* 8 (r), *Galium palustre* 3 (+), *Iris pseudacorus* 8 (r), *Lythrum salicaria* 8 (+), *Ranunculus repens* 8 (+), *Persicaria hydropiper* 8 (+), *P. minor* 1 (r), *Phalaroides arundinacea* 8 (r), *Rumex crispus* 3 (r), *Sonchus arvensis* 5 (+), *Typha latifolia* 8 (+).

Локализация описаний. Брянская обл.: оп. 1 – у п. Любец (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 9.08.2018; оп. 2–4 – у с. Алешенка (Трубчевский р-н), правобережная пойма р. Десна, 9.08.2018; оп. 5, 6 – г. Брянск, в 1,2 км восточнее моста через реку (Фокинский р-н), левобережная пойма р. Десна, 29.07.2018; оп. 7 – г. Брянск, в 0,4 км южнее ул. Луговая (Фокинский р-н), правобережная пойма р. Десна, 26.07.2018; оп. 8 – г. Брянск, в 0,3 км южнее ул. Речная (Володарский р-н), пересохающая старица, 9.09.2018.

Авторы описаний: оп. 1–7 – А. Д. Булохов, оп. 8 – Н. Н. Панасенко.

страта на наиболее бедных почвах. При этом обилие-покрытие *Glyceria maxima* существенно сокращается, а его жизненность снижается. По высохшим днищам стариц становятся активными нитрофильные виды: *Calystegia sepium*, *Bidens frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua*, *Echinocystis lobata*, *Symphytum officinale* и др. В целом ксерофитизация поймы представляет собой основной комплексный градиент, определяющий экологические режимы в местоположениях сообществ синтаксонов асс. *Glycerietum maximae*.

Таблица 5

Дифференциация асс. *Glycerietum maximae* и производных от неё синтаксонов в условиях ксерофитизации поймы р. Десна

Table 5

Differentiation of the ass. *Glycerietum maximae* and the derivative syntaxa under conditions of xerophytization of the floodplain of the Desna River

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Годы описания	1985	1990	2005	2018–2019								
Количество описаний	8	6	11	9	10	7	7	14	6	9	10	8
Характерный вид (х. в.) асс. <i>Glycerietum maximae</i>												
<i>Glyceria maxima</i> (PM)	V ³⁻⁵	V ²⁻⁵	V ⁵	V ⁴⁻⁵	V ²⁻⁵	V ⁴⁻⁵	V ⁵	V ³⁻⁵	V ^{r-4}	V ^{r-1}	V ^{r-5}	V
Диф. в. вар. <i>Alopecurus geniculatus</i>												
<i>Alopecurus geniculatus</i> (MA)	.	V ⁺²	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus repens</i> (MA)	II	V ⁺³	II	.	.	.	.	I	.	III	.	I
Х. в. субасс. <i>G. m. roripetosum amphibiae</i>												
<i>Rorippa amphibia</i> (PM)	V	I	.	.	V ²⁻⁴	V ^{r-2}	V ⁺²	.	.	.	.	.
<i>Oenanthe aquatica</i> (PM)	I	IV	.	II	II ^{r+}	V ⁺	II ⁺	I	.	.	I	IV
Дифференциальные виды (диф. в.) вар. <i>Typha angustifolia</i>												
<i>Typha angustifolia</i> (PM)	.	.	.	.	I	IV ^{r+}	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus lingua</i> (PM)	.	.	.	.	.	IV ^{r-1}	.	I	.	.	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i> (PM)	II	I	I	I	I	IV ^{r+}	.	II	III	III	.	.
Диф. в. вар. <i>Persicaria hydropiper</i>												
<i>Persicaria hydropiper</i> (B)	.	.	.	.	I	I	IV ⁺³	I	.	.	.	I
<i>Chenopodium polyspermum</i>	.	.	.	.	.	.	V ^{r+}	.	.	.	.	.
Х. в. субасс. <i>G. m. lysimachietosum vulgaris</i>												
<i>Carex acuta</i> (PM)	V	V	IV	III	I	I	III	IV ⁺²	V ⁺²	V ⁺²	II	III
<i>Lysimachia vulgaris</i> (PM)	V	I	II	I	.	II	III	V ⁺²	V ³⁻⁵	V ²⁻⁵	.	.
<i>Stachys palustris</i> (PM)	I	I	IV	I	.	IV	II	V ⁺²	V ^{r-1}	IV ^{r-1}	IV	III
Диф. в. вар. <i>Achillea salicifolia</i>												
<i>Achillea salicifolia</i> (MA)	I	IV	I	.	.	.	III	.	.	V ⁺⁴	I	II
<i>Filipendula ulmaria</i> (MA)	.	.	II	.	.	.	.	.	I	III ^{r-1}	I	.
<i>Galium physocarpum</i> (MA)	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III ^{r-1}	.	.
<i>Epilobium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	II	I	.	III ^{r+}	.	.
<i>Mentha arvensis</i> (MA)	.	II	.	.	.	.	.	.	.	III ⁺	.	.
<i>Carex cespitosa</i> (MA)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III ^{r+}	.	.
Диф. в. вар. <i>Symphytum officinale</i>												
<i>Symphytum officinale</i> (MA)	.	.	II	.	.	.	III	II	I	I	V ¹⁻⁴	.
Дифференцирующие виды сообществ <i>Bidens frondosa</i>												
<i>Bidens frondosa</i> (B)	.	.	.	II	III	.	III	.	.	.	I	V ⁵
<i>Echinocystis lobata</i>	.	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.	IV ^{r+}
Х. в. союза <i>Phragmition</i> , порядка <i>Phragmitetalia</i> и класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i> (PM)												
<i>Carex vesicaria</i>	V	III	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.
<i>Galium palustre</i>	V	I	II	.	II	III	IV	II	II	.	.	I
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	IV	V	III	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Phalaroides arundinacea</i>	IV	V	II	.	I	.	.	II	I	.	.	I
<i>Stellaria palustris</i>	III	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lythrum salicaria</i>	III	I	IV	IV	.	.	.	III	II	I	IV	I

Синтаксоны	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Carex vulpina</i>	II	I	I	.	.	.	.	I	.	.	.	.
<i>Lathyrus palustris</i>	II	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
<i>Glyceria fluitans</i>	I	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopus europaeus</i>	I	.	I	II	.	.	.	I	.	.	.	.
<i>Iris pseudacorus</i>	I	.	.	II	I	.	.	I	.	III	II	I
<i>Scutellaria galericulata</i>	I	.	.	.	I	.	.	II	.	II	.	.
<i>Acorus calamus</i>	.	II	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sium latifolium</i>	.	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Myosotis scorpioides</i>	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Carex riparia</i>	.	.	.	.	I	.	.	II	.	.	.	.
<i>Solanum dulcamara</i>	.	.	.	II	.	.	II	I	.	.	.	II
<i>Calystegia sepium</i>	.	.	II	I	.	.	.	III	II	I	III	II
<i>Butomus umbellatus</i>	.	.	.	.	I	III	.	I	II	.	.	.
<i>Rumex hydrolapathum</i>	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.

X. в. порядка **Molinietalia** и класса **Molinio-Arrhenatheretea** (MA)

<i>Caltha palustris</i>	III	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa palustris</i>	I	IV	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Thalictrum lucidum</i>	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cardamine pratensis</i>	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus flammula</i>	.	III	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex crispus</i>	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Potentilla anserina</i>	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Vicia cracca</i>	.	.	I	.	I	.	.	II	.	.	.	.
<i>Veronica longifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	II	II	I	.	.
<i>Lythrum virgatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.
<i>Kadenia dubia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.
<i>Iris sibirica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.

X. в. класса **Bidentetea** (B)

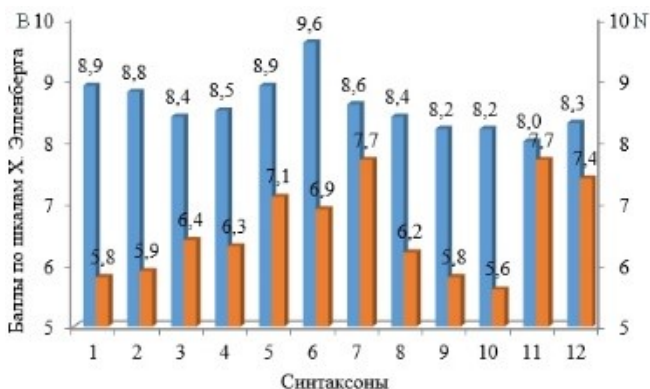
<i>Bidens cernua</i>	.	.	.	III	.	.	III	.	.	.	II	I
<i>B. tripartita</i>	.	.	.	.	II	I	II	.	.	.	.	I
<i>Persicaria minor</i>	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.	.	I
<i>P. lapathifolia</i>	.	I	.	.	I	.	.	I	.	.	.	II

Прочие виды

<i>Persicaria amphibia</i> var. <i>terrestre</i>	II	.	II	.	I	I	I	III	III	I	I	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	II	.	.	.	III	II	.	.	I	II
<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex maritimus</i>	.	.	.	I	I	.	.	I	.	.	.	.
<i>Lycopus exaltatus</i>	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	II	.
<i>Cirsium arvense</i>	.	.	.	.	II	I	III	I	.	III	I	.
<i>Lactuca serriola</i>	.	.	.	.	II	I	.	.	.	.	.	.

Примечание. Отмечены в ценофлоре одного синтаксона: *Agrostis canina* 2 (III), *A. gigantea* 3 (I), *Beckmannia eruciformis* 3 (I), *Calamagrostis canescens* 2 (I), *Carex rhynchophylla* 12 (I), *Chenopodium rubrum* 6 (I), *Cicuta virosa* 3 (I), *Cirsium palustre* 3 (II), *Eleocharis palustris* 1 (I), *Equisetum pratense* 3 (I), *Eupatorium cannabinum* 3 (I), *Galium aparine* 3 (III), *Gratiola officinalis* 3 (I), *Hippuris vulgaris* 1 (I), *Lemna minor* 3 (I), *Myosoton aquaticum* 8 (I), *Persicaria maculosa* 3 (I), *Poa trivialis* 2 (II), *Rorippa palustris* 2 (II), *Rumex hydrolapathum* 4 (II), *Sedum telephium* 10 (I), *Senecio fluviatilis* 11 (I), *Sonchus arvensis* 12 (I), *Sparganium erectum* 12 (II), *Stellaria graminea* 3 (I), *Thalictrum lucidum* 9 (I), *Utricularia vulgaris* 3 (I), *Veronica scutellata* 2 (III), *Xanthium albinum* 12 (II).

Обозначения синтаксонов: 1 – субасс. *Glycerietum maximae typicum typica* var. (1985–1990 гг.); 2 – субасс. *G. m. typicum Alopecurus geniculatus* var. (1985–1990 гг.), 3 – субасс. *G. m. typicum typica* var. (2005 г.); 4 – субасс. *G. m. typicum typica* var. (2018 г.), 5 – субасс. *G. m. roripetosum amphibiae typica* var., 6 – субасс. *G. m. r. a. Typha angustifolia* var., 7 – субасс. *G. m. r. a. Persicaria hydropiper* var., 8 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris typica* var., 9 – субасс. *G. m. l. v.? typica* var. *Lysimachia vulgaris* fac., 10 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris Achillea salicifolia* var., 11 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris Symphytum officinale* var., 12 – сообщества *Bidens frondosa*.



Typha angustifolia var., 7 – субасс. *G. m. r. a. Persicaria hydropiper* var., 8 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris typica* var., 9 – субасс. *G. m. l. v. ? typica* var. *Lysimachia vulgaris* fac., 10 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris Achillea salicifolia* var., 11 – субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris Symphytum officinale* var., 12 – сообщества *Bidens frondosa*.

Fig. 4. Ecologico-dynamical sere of syntaxa of the ass. *Glycerietum maximae* on soil moisture and richness in mineral nitrogen gradients.

Designations of environmental factors: B – soil moisture (blue columns), N – soil richness with mineral nitrogen (orange columns). Designations of the syntaxa: 1 – subass. *Glycerietum maximae typicum typica* var. (1985–1990), 2 – subass. *G. m. typicum Alopecurus geniculatus* var. (1985–1990), 3 – subass. *G. m. typicum typica* var. (2005); 4 – subass. *G. m. typicum typica* var. (2018), 5 – subass. *G. m. roripetosum amphibiae typica* var., 6 – subass. *G. m. roripetosum amphibiae Typha angustifolia* var., 7 – subass. *G. m. roripetosum amphibiae Persicaria hydropiper* var., 8 – subass. *G. m. lysimachietosum vulgaris typica* var., 9 – subass. *G. m. l. v. typica* var. *Lysimachia vulgaris* fac., 10 – subass. *G. m. lysimachietosum vulgaris Achillea salicifolia* var., 11 – subass. *G. m. lysimachietosum vulgaris Symphytum officinale* var., 12 – *Bidens frondosa*-communities.

ДСА - ординация синтаксонов. Диаграмма ДСА-ординации (рис. 5) демонстрирует экологические различия местообитаний сообществ субасс. *G. m. typicum*, описанных в разные годы. При этом сообщества, описанные в 1985–1990 (синтаксоны 1, 2) – наиболее гигрофитные; тренд к ксерофитности нарастает к 2005 (3) и к 2018 (4) гг.

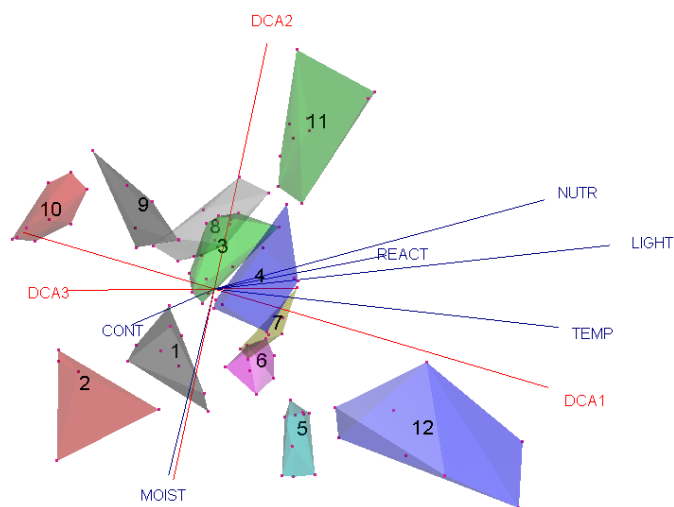


Рис. 5. Диаграмма ДСА-ординации асс. *Glycerietum maximae* (1985–2019 гг.) и синтаксонов, сообщества которых сформировались на месте типичных болшеманиковых лугов в ксерофитизированной пойме р. Десна. Обозначения векторов экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещённость, MOIST – влажность почвы, NUTR – богатство почвы минеральным азотом, REACT – кислотность почвы, TEMP – температурное число (определены по шкалам Н. Ellenberg et al. (1992)). Обозначения синтаксонов: те же, что для рис. 2.

Fig. 5. DCA-ordination diagram of the ass. *Glycerietum maximae* (1985–2019) and syntaxa, whose communities formed on the site of typical *Glyceria maxima*-meadows in the xerophytized floodplain of the Desna River.

Designations of the vectors of environmental factors: CONT – continentality, LIGHT – light, MOIST – soil moisture, NUTR – soil richness in mineral nitrogen, REACT – soil acidity, TEMP – temperature (determined by H. Ellenberg et al. (1992)). Designations of the syntaxa: the same as for fig. 3.

Субасс. *G. m. typicum typica* var. (3, 4) представляет базовый синтаксон, на основе которого формируется синтаксономическое разнообразие в ксерофитизированной пойме р. Десна. В условиях исходных наибольших влажности и богатства почвы формируются производные от большеманниковых лугов сообщества субасс. *G. m. rorippetosum amphibiae* (5–7). В наиболее ксерофитных условиях образуются производные сообщества субасс. *G. m. typicum Symphytum officinale* var. (11).

Синтаксоны субасс. *G. m. lysimachietosum vulgaris* (8–10) последовательно от субасс. *G. m. typicum* формируют ряд вдоль вектора уменьшения богатства почвы минеральным азотом. При этом на наиболее бедных субстратах формируются сообщества *G. m. l. v. Achillea salicifolia* var. (10).

Факторами дифференциации сообществ *Bidens frondosa* (12) являются высокие значения освещённости и температурного числа. Такие условия свойственны быстро высохшим ста-рицам, где стремительно снижаются фитоценотические позиции *Glyceria maxima* и харак-терных видов союза *Phragmition* с формированием открытых и полуоткрытых местообита-ний с богатыми субстратами, где понижена конкуренция со стороны многолетних растений.

Ось DCA1 соответствует градиентам освещённости, температурного числа и, в меньшей степени, богатства минеральным азотом почвы. Ось DCA2 практически совпадает с векто-ром, соответствующим градиенту влажности почвы. Ось DCA3 частично соответствует гра-диентам кислотности почвы и континентальности.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-54-00036 Бел_а «Динамика луговой растительности пойм рек Десна (Российская Фе-дерация) и Сож (Республика Беларусь) в связи с изменением гидрологического режима, вли-янием антропогенных факторов и ксерофитизации поймы».

Список литературы

- Абрамова Л. М., Голованов Я. М. 2016. Классификация сообществ с инвазивными видами на Южном Урале. III. Сообщества с *Bidens frondosa*, *Hordeum jubatum* и *Urtica cannabina* // Растительность России. № 28. С. 13–27. [Abramova L. M., Golovanov Ya. M. 2016. Klassifikatsiia soobshchestv s invazivnymi vidami na Iuzhnom Urale. III. Soobshchestva s *Bidens frondosa*, *Hordeum jubatum* i *Urtica cannabina* // Rastitel'nost' Rossii. № 28. P. 13–27.]
- Арепьева Л. А. 2012. Фитоценозы неофитов на урбанизированных территориях Курской области // Изв. СамНЦ РАН. Т. 14. № 1 (4). С. 958–962. [Arep'eva L. A. 2012. Fitotsenozy neofitov na urbanizirovannykh territoriakh Kurskoi oblasti // Izv. SamNTs RAN. T. 14. № 1 (4). P. 958–962.]
- Арепьева Л. А., Полюянов А. В., Скляр Е. А. 2018. Распространение и инвазионный статус *Bidens frondosa* L. в Курской области // Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества. № 1 (13). С. 3–9. [Arep'eva L. A., Poluiyanov A. V., Skliar E. A. 2018. Rasprostraneniye i invazionnyi status *Bidens frondosa* L. v Kurskoi oblasti // Biul. Bri-anskogo otdeleniia Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 1 (13). P. 3–9.]
- Булохов А. Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с. [Bulokhov A. D. 2001. Travanaiia rastitel'nost' Iugo-Zapadnogo Nechoernozem'ia Rossii. Briansk. 296 s.]
- Булохов А. Д. 2009. Типология лугов Брянской области. Брянск: Изд-во «Курсив». 218 с. [Bulokhov A. D. 2009. Tipologiiia lugov Brianskoi oblasti. Briansk: Izd-vo «Kursiv». 218 p.]
- Булохов А. Д. 2019. Сообщества класса *Sedo-Scleranhetea* Br.-Bl. 1955 в пойме реки Десны // Разнообразие рас-тительного мира. № 3. С. 56–66. [Bulokhov A. D. 2019. Soobshchestva klassa *Sedo-Scleranhetea* Br.-Bl. 1955 v poime reki Desny // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 3. P. 56–66.]
- Булохов А. Д., Афонин О. В. 2018. Динамика сообществ класса *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941 под влиянием ксерофитизации поймы реки Десны (Брянская область) // Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества. № 4 (16). С. 9–18. [Bulokhov A. D., Afonin O. V. 2018. Dinamika soobshchestv klas-sa *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novák 1941 pod vlianiem kserofitizatsii poimy reki Desny (Brianskaia oblast') // Biul. Brianskogo otdeleniia Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 4 (16). P. 9–18.]
- Булохов А. Д., Дайнеко Н. М., Панасенко Н. Н., Семенищенков Ю. А., Харин А. В., Тимофеев С. Ф. 2019 а. Динамика сообществ сырых лугов в поймах рек Десны и Сожа при многолетнем снижении весеннего половодья // Пойменные и дельтовые биоценозы Голарктики: биологическое многообразие, экология и эволюция. Сб. мат. Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 13–18 мая 2019 г. Астрахань. С. 38–42. [Bulokhov A. D., Daineko N. M., Panasenko N. N., Semenishchenkov Yu. A., Kharin A. V., Timofeev S. F. 2019 a. Dinamika soobshchestv syrykh lugov v poimakh rek Desny i Sozha pri mnogoletnem snizhenii vesennego polovod'ia // Poimennyye i del'tovyye biotsenozy Golarctiki: biologicheskoe mnogoobrazie, ekologiia i evoliutsiia. Sb. mat. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Astrakhan', 13–18 maia 2019 g. Astrakhan'. P. 38–42.]

Булохов А. Д., Ключев Ю. А., Панасенко Н. Н. 2011. Неофиты и их сообщества в Брянской области // Бот. журн. Т. 96. № 5. С. 606–621. [Bulokhov A. D., Kliuev Yu. A., Panasenko N. N. 2011. Neofity i ikh soobshchestva v Brianskoi oblasti // Bot. zhurn. T. 96. № 5. P. 606–621.]

Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А. 2006. Компьютерная программа INDICATOR и методические указания по её использованию для экологической оценки местообитаний и анализа флористического разнообразия растительных сообществ. Брянск. 30 с. [Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A. 2006. Komp'yuternaia programma INDICATOR i metodicheskie ukazaniia po ee ispol'zovaniuiu dlia ekologicheskoi otsenki mestoobitaniy i analiza floristicheskogo raznoobrazia rastitel'nykh soobshchestv. Briansk. 30 p.]

Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А., Панасенко Н. Н., Харин А. В. 2019 б. Динамика сообществ ассоциации *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931 в долине реки Десны в связи с процессом ксерофитизации поймы // Бюл. Брянского отделения Русского ботанического общества. № 1 (17). С. 11–26. [Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A., Panasenko N. N., Kharin A. V. 2019 b. Dinamika soobshchestv assotsiatsii *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931 v doline reki Desny v svyazi s protsessom kserofitizatsii поймы // Биол. Бriansкого отделения Русского ботанического общества. № 1 (17). Р. 11–26.]

Маевский П. Ф. 2014. Флора средней европейской части России. Изд. 11-е, испр. и доп. М. 635 с. [Maevskii P. F. 2014. Flora srednei polusy evropeiskoi chasti Rossii. Izd. 11-e, ispr. i dop. M. 635 p.]

Прибрежно-водная растительность приграничных территорий Брянской (Россия), Гомельской (Беларусь) и Черниговской (Украина) областей. 2014. Чернигов: Десна Полиграф, 2014. 176 с. [Pribrezhno-vodnaia rastitel'nost' prigranichnykh territorii Brianskoi (Rossiia), Gomeľ'skoi (Belarus') i Chernigovskoi (Ukraina) oblastei. Chernigov: Desna Poligraf, 2014. 176 p.]

Природа и природные ресурсы Брянской области / Под ред. Л. М. Ахромеева. 2012. Брянск. 320 с. [Priroda i prirodnye resursy Brianskoi oblasti / Pod red. L. M. Akhromeeva. 2012. Briansk. 320 p.]

Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с. [Ramenskii L. G. 1938. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel'. M.: Sel'khozgiz. 620 p.]

Раменский Л. Г. 1971. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Изб. работы. Л. 334 с. [Ramenskii L. G. 1971. Problemy i metody izucheniia rastitel'nogo pokrova. Izb. raboty. L. 334 p.]

Семенищенков Ю. А. 2006. Эколого-флористическая классификация как основа охраны флористического и фитоценотического разнообразия (на примере Судость-Деснянского междуречья): Дис. ... канд. биол. наук. Брянск. 412 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2006. Ekologo-floristicheskaiia klassifikatsiia kak osnova okhrany floristicheskogo i fitotsenoticheskogo raznoobrazia (na primere Sudost'-Desnianskogo mezhdurech'ia): Dis. ... kand. biol. nauk. Briansk. 412 p.]

Семенищенков Ю. А. 2009. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск. 400 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2009. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnianskogo mezhdurech'ia. Briansk. 400 p.]

Семенищенков Ю. А. 2018. Ботанико-географическое районирование российской части днепровского бассейна. Брянск. 60 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2018. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie rossiiskoi chasti dneprovskogo basseina. Briansk. 60 p.]

Экзерцева В. В. 1976. Явление «живорождения» у манника большого *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. // Биология внутренних вод. Информационный бюл. № 32. С. 17–20. [Ekzertseva V. V. 1976. Iavlenie «zhivorozhdeniia» u mannika bol'shogo *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. // Biologiia vnutrennikh vod. Informatsionnyi biul. № 32. P. 17–20.]

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien; New-York. 865 S.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scr. Geobot. 18. S. 1–258.

Mosner E., Weber A., Carambia M., Nilson E., Schmitz U., Zelle B., Donath T., Horchler P. 2015. Climate change and floodplain vegetation – future prospects for riparian habitat availability along the Rhine River // Ecological Engineering 82. P. 493–511. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.013>

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M. & Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Šumberová K. 2011. MCA05 *Glycerietum maximae* Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011 // Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace / Chytrý M. (ed.). Praha: Academia. P. 409–413.

Šumberová K., Lososová Z. 2011. MBB02 *Bidentifronsosae-Atriplicetum prostratae* Poli et J. Tüxen 1960 corr. Gutermann et Mucina 1993 // Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace / Chytrý M. (ed.). Praha: Academia. P. 376–378.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. Veg. Sci. 13. P. 451–453.

Van Oorschot M., Kleinans M. G., Buijse A. D., Geerling G., Middelkoop H. 2018. Combined effects of climate change and dam construction on riverine ecosystems // Ecological Engineering. 120. P. 329–344.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat D.-P. 2000. International Code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // Journ. of Veg. Sci. 11 (5). P. 739–768. <https://doi.org/10.2307/3236580>

Сведения об авторах

Булахов Алексей Данилович

д. б. н., заведующий кафедрой биологии, профессор
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: kafbot2002@mail.ru

Панасенко Николай Николаевич

к. б. н., доцент кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: panasenkobot@yandex.ru

Семенищников Юрий Алексеевич

д. б. н., профессор кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: yuricek@yandex.ru

Харин Андрей Викторович

к. б. н., доцент кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: avbr1970@yandex.ru

Bulokhov Alexey Danilovich

Sc. D. in Biological sciences, Head of the Dpt. of Biology, Professor
Bryansk State University named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: kafbot2002@mail.ru

Panasenko Nikolay Nikolaevich

Ph. D. in Biological sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: panasenkobot@yandex.ru

Semenishchenkov Yuri Alexeevich

Sc. D. in Biological sciences, Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: yuricek@yandex.ru

Kharin Andrey Viktorovich

Ph. D. in Biological sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: avbr1970@yandex.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.55:581.526.42(476)

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА» (БЕЛАРУСЬ)

© Р. В. Цвирко, Д. Г. Груммо
R. V. Tsvirko, D. G. Grummo

Syntaxonomical diversity of forest vegetation
of the National Park «Belovezhskaya Pushcha» (Belarus)

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси»
220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. Тел.: +37517-284-18-53, e-mail: r.tsvirko@tut.by

Аннотация. В статье приведены результаты изучения синтаксономического разнообразия лесной растительности национального парка «Беловежская пушча» (Беларусь). Подробная классификационная схема, составленная на основе метода Ж. Браун-Бланке, включает 5 классов, 7 порядков, 7 союзов, 16 ассоциаций, 5 субассоциаций, 23 варианта, 18 фаций и безранговое сообщество. Дана краткая характеристика установленных синтаксонов с указанием диагностических видов. Приведена синоптическая таблица и объяснены некоторые синтаксономические решения. Преобладание синтаксонов класса *Vaccinio-Piceetea* и высокое постоянство бореальных видов в ценофлорах установленных единиц подтверждает отнесение региона к Евразийской таёжной зоне. Лесные местообитания на данной территории могут соответствовать охраняемым в Европейском союзе биотопам из группы 9000 – Леса бореальной Европы (Council Directive 92/43/EEC). Показано, что высокое синтаксономическое разнообразие лесной растительности Беловежской пушчи представляет особую важность для решения актуальных вопросов инвентаризации и охраны растительности Беларуси и соседних государств.

Ключевые слова: лесная растительность, синтаксономия, Беловежская пушча, Республика Беларусь.

Abstract. The article presents the results of a study of the syntaxonomical diversity of forest vegetation of the National Park «Belovezhskaya Pushcha» (Belarus). A detailed classification scheme compiled on the basis of the J. Brawn-Blanquet approach includes 5 classes, 7 orders, 7 alliances, 16 associations, 5 subassociations, 23 variants, 18 facies and a non-rank «community». A brief description of the established syntaxa with an indication of the diagnostic species is given. A synoptic table is presented and some syntaxonomical solutions are explained. The predominance of syntaxa of the class *Vaccinio-Piceetea* and the high constancy of the boreal species in the coenofloras of the established units confirms that the region belongs to the Eurasian taiga zone. Forest habitats on this territory may correspond to the biotopes of the group 9000 – Forests of boreal Europe (Council Directive 92/43/EEC), protected in the European Union. It is shown that the high syntaxonomical diversity of the forest vegetation of the Belovezhskaya Pushcha is of particular importance for solving urgent issues of inventory and protection of vegetation of Belarus and neighboring states.

Keywords: forest vegetation, syntaxonomy, Belovezhskaya Pushcha, Republic of Belarus.

DOI: 10.22281/2686-9713-2020-1-57-80

Введение

Национальный парк «Беловежская пушча» (далее – НП) расположен в юго-западной части Беларуси на площади 150 тыс. га, около 83% которой занимают леса. Здесь широко распространены как сообщества, характерные для южной тайги (елово-сосновые и еловые кустарничково-зеленомошные леса южнотаёжного облика), так и широколиственно-еловые леса с *Carpinus betulus*, дубово-грабово-сосновые и широколиственные леса с *Picea abies* и без неё. Высокое разнообразие лесной растительности НП связано, в том числе, с её расположением, которое отражено в системе геоботанического районирования: территория находится в юго-

западной части подзоны грабово-дубово-темнохвойных лесов Евразийской таёжной зоны (Неманско-Предполесский округ, Беловежский р-н) (Растительный покров..., 1969).

Несмотря на многолетнее изучение растительности НП различными научными коллективами (Беловежская..., 1980), обобщённая характеристика лесов её белорусской части до сих пор отсутствовала. Отдельные вопросы ценотического разнообразия в отечественных научных работах рассматривались, в основном, в рамках лесной типологии. В то же время лесная растительность польской части Беловежской пуши исследована достаточно детально (Czerwiński, 1978; Sokołowski, 2004; W. Matuszkiewicz et al., 2012; и др.).

В статье приведены результаты изучения синтаксономического разнообразия лесной растительности национального парка «Беловежская пуца» с использованием метода Ж. Браун-Бланке и дана краткая характеристика установленных синтаксонов.

Материалы и методы

В основу статьи положены, в основном, результаты исследований 2013–2018 гг., которые проводились в рамках работы по комплексной оценке современного состояния биологического разнообразия и составлению геоботанической карты национального парка «Беловежская пуца» (Груммо и др., 2019).

Классификация растительности выполнена методом Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) на основе 245 геоботанических описаний на площадках в 1000 м², а также информации, полученной при характеристике картируемых полигонов.

Большинство установленных ассоциаций широко известны в Европе. Сравнительный анализ их ценофлор проведён, главным образом, с синтаксонами польской части Беловежской пуши (Czerwiński, 1978; Sokołowski, 2004; W. Matuszkiewicz et al., 2012), что вполне соотносится с положением территории в системе геоботанического районирования. Анализ позволил выявить региональные диагностические виды, включающие характерные, константные и дифференцирующие. Для этого использовали показатели константности и индекса верности (ϕ -коэффициент), рассчитанные в программе JUICE (Tichý, 2002). В ряде случаев диагностические виды отличаются от закреплённых в оригинальных диагнозах синтаксонов. Например, в лишайниковых сосняках Беловежской пуши асс. *Cladino–Pinetum sylvestris* индекс верности *Carex ericetorum*, *Corynephorus canescens*, *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella* составил более 60, однако в литературе эти виды обычно не приводятся в качестве диагностических видов ассоциации. В смешанных дубово-елово-сосновых лесах асс. *Quercus roboris–Pinetum sylvestris* в качестве диагностических можно рассматривать *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. В кустарничково-зеленомошных сосняках на свежих песчаных почвах асс. *Peucedano oreoselinii–Pinetum sylvestris* в нашем случае не оказалось «верных» видов с высоким постоянством. Таким образом, эта ассоциация установлена в соответствии с принципом «многосторонней дифференциации растительных сообществ» (Миркин, Наумова, 2012), а комбинация её диагностических видов порождает таковые союзы.

Для детального отражения ценотического разнообразия установлены синтаксоны ранга варианта и фации, под которой мы, следуя Ж. Браун-Бланке, понимаем наиболее мелкую синтаксономическую единицу, устанавливаемую на основе преобладания определённого вида. Обеднённые флористически сообщества ассоциаций отнесены к отдельным вариантам, обозначенным «*inops*».

Номенклатура высших синтаксономических единиц приведена в соответствии с «Иерархической системой...» Европы (Mucina et al., 2016).

Названия типов леса указаны по И. Д. Юркевичу (1980). Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995), мохообразных – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), лишайников – по «Nordic Lichen Flora...» (2013). Названия видов выделены курсивом, синтаксонов – жирным курсивом.

Результаты и их обсуждение

Синтаксономическое разнообразие лесной растительности НП представлено 5 классами, 7 порядками, 7 союзами, 16 ассоциациями, 5 субассоциациями, 23 вариантами, 18 фациями и 1 безранговым сообществом. Ниже приведён перечень установленных синтаксонов.

Классификационная схема лесной растительности национального парка «Беловежская пуща»

Класс **VACCINIO–PICEETEA** Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Порядок ***Pinetalia sylvestris*** Oberd. 1957

Союз ***Dicrano–Pinion sylvestris*** Libbert 1933

Асс. ***Cladino–Pinetum sylvestris*** Juraszek 1928

Асс. ***Peucedano oreoselini–Pinetum sylvestris*** W. Matuszkiewicz 1962

Варианты: ***typica***, ***Avenella flexuosa***, ***Calamagrostis arundinacea***, ***Cladonia rangiferina***, ***inops***

Фация ***Betula pendula***

Асс. ***Quercu roboris–Pinetum sylvestris*** J. Matuszkiewicz 1988

Варианты: ***typica***, ***Brachypodium pinnatum***, ***Picea abies***, ***inops***

Фация ***Betula pendula***

Асс. ***Molinio caeruleae–Pinetum sylvestris*** W. Matuszkiewicz et J. Matuszkiewicz 1973

Субасс. ***M. c.–P. s. typicum***

Вар. ***typica***

Фация ***Betula pendula***

Субасс. ***M. c.–P. s. ledetosum palustris*** Bulokhov in Tsvirko et Semenishchenkov 2014

Порядок ***Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris*** Passarge 1968

Союз ***Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris*** Passarge 1968

Асс. ***Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris*** de Kleist 1929

Варианты: ***typica***, ***Carex nigra***, ***Vaccinium myrtillus***

Порядок ***Piceetalia excelsae*** Pawłowski et al. 1928

Союз ***Piceion excelsae*** Pawłowski et al. 1928

Асс. ***Quercu roboris–Piceetum abietis*** W. Matuszkiewicz et Polakowski 1955

Варианты: ***typica***, ***inops***

Фации: ***Betula pendula***, ***Pinus sylvestris***, ***Populus tremula***

Асс. ***Sphagno girgensohnii–Piceetum abietis*** Polakowski 1962

Фации: ***Betula pendula***, ***Pinus sylvestris***

Асс. ***Carici remotae–Piceetum abietis*** Semenishchenkov 2014

Фация ***Pinus sylvestris***

Сообщества ***Pinus sylvestris–Carex appropinquata–Sphagnum centrale*** [***Vaccinio–Piceetea***]

Класс **OXYCOCCO–SPHAGNETEA** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок ***Sphagnetalia medii*** Kästner et Flössner 1933

Союз ***Sphagnion medii*** Kästner et Flössner 1933

Асс. ***Sphagno–Pinetum sylvestris*** Kobendza 1930

Класс **CARPINO–FAGETEA SYLVATICAE** Jakucs ex Passarge 1968

Порядок ***Carpinetalia betuli*** P. Fukarek 1968

Союз ***Carpinion betuli*** Issler 1931

Асс. ***Tilio cordatae–Carpinetum betuli*** Traczyk 1962

Субасс. ***T. c.–C. b. typicum***

Субасс. ***T. c.–C. b. stachietosum sylvaticae*** Traczyk 1962

Субасс. ***T. c.–C. b. calamagrostietosum arundinaceae*** Traczyk 1962

Фации: ***Betula pendula***, ***Pinus sylvestris***, ***Populus tremula***, ***Quercus robur***

Класс **ALNO GLUTINOSAE–POPULETEA ALBAE** P. Fukarek et Fabijanić 1968

Порядок ***Alno–Fraxinetalia excelsioris*** Passarge 1968

Союз ***Alnion incanae*** Pawłowski et al. 1928

Асс. *Stellario nemorum–Alnetum glutinosae* Lohmeyer 1957

Фация *Quercus robur*

Асс. *Circaeo alpinae–Alnetum glutinosae* Oberd. 1953

Варианты: *typica*, *inops*

Фации: *Betula pendula*, *Picea abies*

Класс *ALNETEA GLUTINOSAE* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* Malcuit 1929

Асс. *Carici elongatae–Alnetum glutinosae* Tx. 1931

Фация *Betula pubescens*

Асс. *Carici acutiformis–Alnetum glutinosae* Scamoni 1935

Фация *Betula pubescens*

Асс. *Thelypterido palustris–Alnetum glutinosae* Klika 1940

Асс. *Thelypterido palustris–Betuletum pubescentis* Czerwiński 1972

На территории НП преобладают леса класса *Vaccinio–Piceetea*, занимающие 80,3 тыс. га, что составляет 64,6% площади парка. Основная часть их представлена сообществами союза *Dicrano–Pinion sylvestris* (70,6 тыс. га, или 87,9%). К данному классу отнесены также смешанные широколиственно-хвойные и вторичные мелколиственные леса с преобладанием в напочвенном покрове бореальных видов. Сообщества союза *Piceion excelsae* занимают площадь 7,3 тыс. га, союза *Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris* – 1,3 тыс. га.

На значительной площади представлены заболоченные лиственные леса класса *Alnetea glutinosae* (около 19 тыс. га, или 15,3%) и широколиственные леса класса *Carpino–Fagetea* (15,2 тыс. га, или 12,2%). К последнему в качестве фаций отнесены также сосновые и мелколиственные леса (с *Betula pendula* и *Populus tremula*), ценофлору которых составляют, в основном, неморальные виды. Лиственные леса класса *Alno–Populetea* в долинах рек и вдоль малых водотоков, представленные союзом *Alnion incanae*, распространены на площади 9,7 тыс. га. Площади, занимаемые травяно-осоково-сфагновыми и пушицево-сфагновыми сосновыми лесами, составляют около 1 тыс. га и 90 га соответственно.

Ниже даётся характеристика установленных синтаксонов.

Асс. *Cladino–Pinetum sylvestris* Juraszek 1928 – разреженные низкопродуктивные монодоминантные сосновые леса с развитым покровом кустистых лишайников (табл., синтаксон 1).

Диагностические виды (д. в.): *Pinus sylvestris*; *Carex ericetorum*, *Corynephorus canescens*, *Hieracium pilosella*, *Rumex acetosella*; *Cladonia arbuscula*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *C. gracilis*, *C. pyxidata*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Polytrichum juniperinum*.

Константные виды (к. в.): *Pinus sylvestris*; *Cladonia arbuscula*, *C. cornuta*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *Dicranum polysetum*.

Доминантные виды (дом. в.): *Pinus sylvestris*; *Calluna vulgaris*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*.

Леса данной ассоциации на территории НП однородные по составу. Древостой с невысокой сомкнутостью (0,4–0,5) образован *Pinus sylvestris*. Травяно-кустарничковый ярус разрежен (проективное покрытие не более 30%); высокое постоянство характерно для *Calluna vulgaris*, *Carex ericetorum*, *Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*, *Melampyrum pratense*, *Rumex acetosella*. В напочвенном покрове обычно преобладают лишайники.

Встречаются сообщества небольшими по площади участками в южной части НП на вершинах песчаных гряд и дюн. Могут возникать также при отмирании части древостоя в лесных культурах, созданных на сухих старопашотных почвах.

Ассоциации соответствует тип леса сосняк лишайниковый (*Pinetum cladoniosum*).

¹ Группы диагностических, константных и доминантных видов разных ярусов разделены точкой с запятой.

Синоптическая таблица синтаксонов лесной растительности Беловежской пуши (в пределах Беларуси)

Synoptic table of forest vegetation syntaxa of Belovezhskaya Pushcha (within Belarus)

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Количество описаний		5	28	19	12	26	9	5	12	16	44	21	21	12	8	7
Среднее число видов		23	20	27	19	16	32	25	50	42	33	43	41	40	28	44
Диагностические виды (д. в.) acc. <i>Cladino-Pinetum sylvestris</i>																
<i>Pinus sylvestris</i>	A	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	III	I	III	I	.	V
<i>P. sylvestris</i>	B	II	I	I	.	I	.	.	.	III	.	.	.	.	.	III
<i>P. sylvestris</i>	C	V	III	I	I	III	.	I	.	III	.	.	.	.	.	III
<i>Carex ericetorum</i>	D	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Corynephorus canescens</i>	D	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	D	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosella</i>	D	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia arbuscula</i>	E	V	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. cornuta</i>	E	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. crispata</i>	E	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. gracilis</i>	E	V	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. pyxidata</i>	E	III	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. rangiferina</i>	E	V	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. uncialis</i>	E	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	E	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Д. в. acc. <i>Peucedano oreoselini-Pinetum sylvestris</i>																
<i>Juniperus communis</i>	C	IV	IV	I	II	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	I
<i>Calluna vulgaris</i>	D	III	III	I	II	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	D	IV	IV	II	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Melampyrum pratense</i>	D	IV	V	III	III	.	II	IV	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	D	III	V	IV	V	I	II	III	IV	I	I	.	.	.	.	I
Д. в. acc. <i>Quercu roboris-Pinetum sylvestris</i>																
<i>Quercus robur</i>	A	.	.	II	.	.	II	I	I	.	IV	III	.	.	.	.
<i>Q. robur</i>	B	.	I	III	.	.	III	I	I	.	II	I	.	.	.	.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	D	.	IV	V	II	.	IV	.	I	.	III	I	I	.	.	.
<i>Convallaria majalis</i>	D	.	II	V	I	.	IV	I	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>Goodyera repens</i>	D	.	I	III	II	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Maianthemum bifolium</i>	D	.	I	V	II	.	V	V	V	I	V	V	IV	III	I	I
<i>Oxalis acetosella</i>	D	.	I	IV	I	.	V	IV	V	I	V	V	V	IV	I	I
<i>Rubus saxatilis</i>	D	.	.	IV	.	.	IV	.	V	II	II	III	IV	II	I	II
<i>Trientalis europaea</i>	D	.	II	V	II	I	IV	III	III	I	II	I	II	II	.	I
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	E	.	II	III	II	.	I	.	I	I	.	.	.	.	.	.

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Д. в. acc. <i>Molinio caeruleae-Pinetum sylvestris</i>																
<i>Molinia caerulea</i>	D	.	I	.	V	I	I	IV	I	I	.	.	.	I	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	E	.	.	II	IV	II	III	V	III	III	I	II	I	.	II	II
<i>Sphagnum capillifolium</i>	E	.	.	.	III	.	.	IV	I	II	.	.	.	.	.	I
Д. в. acc. <i>Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris</i>																
<i>Andromeda polifolia</i>	D	.	.	.	.	IV	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Eriophorum vaginatum</i>	D	.	.	.	II	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ledum palustre</i>	D	.	.	.	III	V	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Oxycoccus palustris</i>	D	.	.	.	.	V	.	.	.	III	.	.	.	.	.	I
<i>Vaccinium uliginosum</i>	D	.	.	.	III	V	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Polytrichum strictum</i>	E	.	.	.	I	IV	.	.	.	II	.	.	.	.	.	II
<i>Sphagnum angustifolium</i>	E	.	.	.	I	V	.	.	.	II	.	.	.	.	.	I
<i>S. magellanicum</i>	E	.	.	.	.	V	.	.	I	III	.	.	.	.	.	.
Д. в. acc. <i>Quercu roboris-Piceetum abietis</i>																
<i>Picea abies</i>	A	.	II	V	IV	.	V	V	V	II	IV	IV	V	III	II	II
<i>P. abies</i>	B	.	IV	V	V	II	V	V	V	IV	III	III	V	V	III	III
<i>P. abies</i>	C	I	V	V	V	IV	IV	V	V	V	II	II	V	III	II	IV
<i>Carpinus betulus</i>	B	.	.	II	.	.	III	.	.	.	V	V	I	.	.	.
<i>C. betulus</i>	C	.	I	III	.	.	IV	.	I	.	V	V	II	I	.	.
<i>Carex digitata</i>	D	.	.	II	.	.	IV	I	.	.	III	II	.	.	.	.
<i>Mycelis muralis</i>	D	.	.	II	.	.	V	.	I	.	IV	II	II	I	.	.
<i>Viola riviniana</i>	D	.	.	I	.	.	IV	.	.	.	IV	III	I	I	.	.
<i>Plagiomnium affine</i>	E	.	.	III	I	.	V	III	III	.	II	II	I	.	.	.
Д. в. acc. <i>Sphagno girgensohnii-Piceetum abietis</i>																
<i>Leucobryum glaucum</i>	E	.	I	.	.	.	IV	.	I	.	.	.	.	I	.	.
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	E	.	.	.	II	.	.	III	V	IV	.	.	I	I	.	IV
Д. в. acc. <i>Carici remotae-Piceetum abietis</i>																
<i>Alnus glutinosa</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	I	I	V	V	V	III
<i>A. glutinosa</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II	I	I	III	IV	II
<i>A. glutinosa</i>	C	.	.	.	.	I	.	.	.	V	II	I	I	IV	V	III
<i>Athyrium filix-femina</i>	D	.	.	.	.	.	I	.	.	V	II	II	IV	IV	V	III
<i>Carex elongata</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	V	IV	.	III	IV	V	IV
<i>C. remota</i>	D	.	.	.	.	.	I	.	.	V	I	I	V	IV	I	.
<i>Circaea alpina</i>	D	.	.	.	.	.	I	.	.	IV	.	I	I	III	II	.
<i>Dryopteris expansa</i>	D	.	.	.	.	.	I	.	.	III	.	.	II	IV	II	I

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Lycopodium annotinum</i>	D	.	.	I	I	.	.	I	III	I	.	.	I	I	.	.
<i>Solanum dulcamara</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	IV	II	.	III	II	V	IV	III
<i>Thelypteris palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	.	I	I	IV	V	V
<i>Calliergonella cuspidata</i>	E	.	.	.	.	I	.	.	IV	IV	.	I	III	III	IV	V
<i>Sphagnum centrale</i>	E	.	.	.	.	I	.	I	V	V	.	.	.	I	I	V
<i>S. squarrosum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	.	.	.	I	I	II

Д. в. сообщества *Pinus sylvestris*–*Carex appropinquata*–*Sphagnum centrale*

<i>Betula pubescens</i>	A	.	.	.	II	.	I	II	IV	.	.	I	III	IV	V	.
<i>B. pubescens</i>	B	.	.	.	I	III	.	III	II	IV	.	.	.	I	II	IV
<i>B. pubescens</i>	C	.	.	.	III	V	.	III	III	III	.	.	.	I	III	IV
<i>Carex appropinquata</i>	D	.	.	.	.	.	.	I	IV	.	.	.	II	I	V	.
<i>C. nigra</i>	D	.	.	.	I	I	.	II	.	IV	.	.	.	.	.	III
<i>C. lasiocarpa</i>	D	.	.	.	I	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	III
<i>Comarum palustre</i>	D	.	.	.	.	.	.	I	V	.	.	.	.	I	I	V
<i>Equisetum fluviatile</i>	D	.	.	.	.	.	.	I	V	.	.	.	.	I	II	IV
<i>Menyanthes trifoliata</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	I	IV	.	.	.	I	I	III
<i>Thysselinum palustre</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	II	IV	.	I	I	II	IV	V
<i>Climacium dendroides</i>	E	.	.	.	.	.	.	II	IV	.	I	I	III	II	IV	IV
<i>Sphagnum fallax</i>	E	.	.	.	.	III	.	.	I	V	.	.	.	.	.	I
<i>S. fimbriatum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	II

Д. в. acc. *Tilio cordatae*–*Carpinetum betuli*

<i>Acer platanoides</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	.	.
<i>A. platanoides</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	I	I	.
<i>A. platanoides</i>	C	.	.	I	.	.	.	.	I	.	IV	III	II	.	.	.
<i>Carpinus betulus</i>	A	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	III	II	.	.	.
<i>Tilia cordata</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.
<i>T. cordata</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	.	.	.	.
<i>T. cordata</i>	C	.	.	.	.	I	.	.	.	III	II	I	.	.	.	.
<i>Anemonoides nemorosa</i>	D	.	.	I	.	.	II	.	I	.	V	III	II	.	.	.
<i>Dentaria bulbifera</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.	.	.	.	.
<i>Galeobdolon luteum</i>	D	.	.	.	.	II	.	.	.	V	V	II	I	.	.	.
<i>Galium odoratum</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	V	IV	I	.	.	.	.
<i>Hepatica nobilis</i>	D	.	.	I	.	.	.	.	.	IV	III	.	.	.	.	.
<i>Moehringia trinervia</i>	D	.	.	I	.	.	III	.	I	I	IV	I	I	.	.	I
<i>Polygonatum multiflorum</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.
<i>Stachys sylvatica</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	I	.	.	.	.
<i>Stellaria holostea</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	V	IV	.	.	.	.	.

Д. в. acc. *Stellario nemori*–*Alnetum glutinosae*

<i>Fraxinus excelsior</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.	.	.
<i>F. excelsior</i>	B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.	.	.
<i>F. excelsior</i>	C	.	.	.	.	I	.	I	.	III	V	II	II	I	.	.

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Euonymus europaea</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	I	.	.	.
<i>Aegopodium podagraria</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	III	V	I	I	.	I	.
<i>Equisetum pratense</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	.	.	.	.	.
<i>E. sylvaticum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	IV	I	.	.	.	.
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	II	IV	I	.	.	.	.
<i>Stellaria nemorum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	II	IV	IV	II	.	.

Д. в. acc. *Circaeo alpinae*–*Alnetum glutinosae*

<i>Urtica dioica</i> s. l.*	D	.	.	.	.	.	III	.	V	II	IV	V	V	V	I	IV
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	-----	---	---	----	----	---	---	---	---	----

Д. в. acc. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae*

<i>Carex acutiformis</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	III	.	I	I	V	V	III
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	III	.	I	III	III	V	I	II
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	III	II	.	I	I	IV	II	V
<i>Phragmites australis</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	III	II	.	II	IV	V	IV	IV
<i>Ribes spicatum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	II	III	IV	I	II
<i>Scirpus sylvaticus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	III	I	.
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.	II	III	V	I	III

Д. в. acc. *Carici acutiformis*–*Alnetum glutinosae*

<i>Salix cinerea</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	I	IV	V
<i>Ranunculus lingua</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	I	II	IV	III

Д. в. acc. *Thelypterido palustris*–*Betuletum pubescentis*

<i>Stellaria palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	.	I	.	I	III
<i>Sphagnum teres</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	I	.	IV

Д. в. класса *Vaccinio*–*Piceetea*

<i>Chimaphila umbellata</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hypopitys monotropa</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Luzula pilosa</i>	D	I	III	V	III	.	III	III	II	I	I	I	I	.	.	.
<i>Moneses uniflora</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.
<i>Orthilia secunda</i>	D	.	.	I	.	.	II	.	II	II	.	.	.	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	D	.	I	II	III	.	III	III	.	II	I	I	.	.	.	.
<i>Pyrola rotundifolia</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	D	II	V	V	V	V	V	V	V	V	II	I	II	III	I	III
<i>Dicranum polysetum</i>	E	V	V	IV	V	V	.	IV	II	IV	I	.	I	.	.	III
<i>D. scoparium</i>	E	I	II	I	I	.	.	II	II	I	.	I	.	.	.	III
<i>Hylocomium splendens</i>	E	I	V	V	V	I	IV	IV	V	III	I	I	III	.	.	II
<i>Pleurozium schreberi</i>	E	III	V	V	V	V	V	V	V	I	.	II	I	.	.	IV
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	E	.	.	I	.	.	II	II	III	III	I	I	II	I	.	III
<i>Sphagnum russowii</i>	E	.	.	.	I	I	.	I	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>S. wulfianum</i>	E	.	.	.	I	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	I

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Д. в. класса <i>Carpino-Fagetea sylvaticae</i>																
<i>Corylus avellana</i>	C	.	II	III	I	.	IV	I	III	.	III	V	V	III	.	.
<i>Daphne mezereum</i>	C	.	.	I	.	.	II	.	I	.	II	III	II	I	.	.
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	.	.	I	.	.	II	.	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>Ulmus glabra</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.
<i>Ajuga reptans</i>	D	.	.	.	.	II	.	.	.	.	II	I	.	.	.	.
<i>Asarum europaeum</i>	D	.	.	.	.	II	.	.	.	.	II	III	I	.	.	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	II	I	I	.	.	.
<i>Carex pilosa</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.
<i>C. sylvatica</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	D	.	.	I	.	II	.	II	.	IV	III	II	.	.	.	.
<i>Galium intermedium</i>	D	.	.	I	.	I	.	I	.	I	.	I	.	.	.	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	D	.	.	I	.	II	.	I	.	III	III	II	.	.	.	.
<i>Hieracium sylvularum</i>	D	.	.	I	.	II	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.
<i>Lathyrus vernus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	.	.	.	.
<i>Lilium martagon</i>	D	.	.	I	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Melica nutans</i>	D	.	.	I	.	II	.	I	.	II	I	I	.	.	.	.
<i>Melittis sarmatica</i>	D	.	.	I	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Milium effusum</i>	D	.	.	I	.	II	.	III	.	IV	IV	IV	I	.	I	.
<i>Paris quadrifolia</i>	D	.	.	.	.	I	.	II	I	II	IV	III	I	I	II	.
<i>Poa nemoralis</i>	D	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Pulmonaria obscura</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.	.	.
<i>Sanicula europaea</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	D	.	.	I	.	I	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.
<i>Viola mirabilis</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.
<i>Atrichum undulatum</i>	E	.	.	I	.	II	.	I	.	III	I	I	.	.	.	.

Д. в. класса <i>Alno glutinosae-Populetea albae</i>																
<i>Ulmus laevis</i>	A	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.	.
<i>U. laevis</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.
<i>Padus avium</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	II	I	.	.
<i>Viburnum opulus</i>	C	.	.	.	II	.	I	I	I	I	II	II	I	II	.	.
<i>Angelica sylvestris</i>	D	.	.	.	.	I	.	I	I	.	I	I	I	.	II	.
<i>Festuca gigantea</i>	D	.	.	.	.	.	.	III	I	I	II	III	.	.	II	.
<i>Ficaria verna</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.
<i>Geranium robertianum</i>	D	.	.	.	III	.	IV	I	III	V	V	IV	I	II	.	.
<i>Geum urbanum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	I	.	.	.	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	D	.	.	.	.	.	.	III	.	I	V	V	V	II	I	.
<i>Mercurialis perennis</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	I	.	.	.
<i>Ranunculus cassubicus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.	.
<i>Brachythecium rivulare</i>	E	.	.	.	.	.	.	III	II	I	II	IV	III	I	III	.
<i>Eurhynchium angustirete</i>	E	.	.	.	.	II	.	III	.	I	II	III	I	.	.	.

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	III	III	I	II	III	I	II	.
<i>P. undulatum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.	II	III	I	.	I
Д. в. класса <i>Alnetea glutinosae</i>																
<i>Rhamnus cathartica</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	I
<i>Agrostis canina</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	I	I	.	.	I	I	I	I
<i>Calamagrostis canescens</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	I	III	.	.	I	II	II	III
<i>Caltha palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	III	III	.	II	II	III	II	III
<i>Cardamine amara</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	I	I	II	II	.
<i>Carex canescens</i>	D	.	.	.	.	I	.	I	I	III	.	.	.	I	I	III
<i>C. pseudocyperus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	I	.	I
<i>C. rostrata</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.
<i>C. vesicaria</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I	I
<i>Cirsium palustre</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	II	I	.	I
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	.	I	II	I	III
<i>Eupatorium cannabinum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	I	I	.
<i>Filipendula ulmaria</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	III	I	III	III	I
<i>Galium palustre</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	.	III	III	V	V	V
<i>G. uliginosum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	II	.
<i>Glyceria fluitans</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	II	II	.
<i>Iris pseudacorus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	III	III	I
<i>Lycopus europaeus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	IV	III	.	III	III	V	V	IV
<i>Lysimachia vulgaris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	V	V	I	IV	V	V	V	V
<i>Lythrum salicaria</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	I	I	I	II	III
<i>Ribes nigrum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	II	II	I	.
<i>Scutellaria galericulata</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	II	II	II	I	III

Д. в. класса <i>Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae</i>																
<i>Salix rosmarinifolia</i>	C	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	II
<i>Carex chordorrhiza</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I
<i>C. echinata</i>	D	.	.	.	.	I	.	I	I	II	.	.	.	.	.	I
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	II	I	.	I	.	.	.	.
<i>D. incarnata</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I
<i>Dryopteris cristata</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.	.	I	II
<i>Epilobium palustre</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	II
<i>Viola epipsila</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.	II	II	.	I
<i>V. palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	II	I
<i>Aulacomnium palustre</i>	E	.	I	.	II	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I
<i>Brachythecium mildeanum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I
<i>Calliergon cordifolium</i>	E	.	.	.	.	I	.	.	III	III	.	I	I	III	I	III
<i>C. giganteum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	I	I	.	.	.
<i>Fissidens adianthoides</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.
<i>Plagiomnium elatum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	.	.	I

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Д. в. класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>																
<i>Agrostis stolonifera</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	I	.	.	.
<i>Anthriscus sylvestris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.
<i>Bistorta major</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	II	.
<i>Carex cespitosa</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.
<i>Cirsium oleraceum</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	II	I	.	I
<i>Crepis paludosa</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	III	III	II	.	I
<i>Deschampsia cespitosa</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	III	III	I	.	.
<i>Galium rivale</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	I	II	.	.
<i>Geranium palustre</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.
<i>Geum rivale</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	II	II	II	I	III
<i>Juncus effusus</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	I	I	II	I	I
<i>Myosotis palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	II	I	III	.	III
<i>Platanthera bifolia</i>	D	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	I
<i>Poa palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	II	III	.	.	II	III	I	IV
<i>P. trivialis</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.	.
<i>Ranunculus repens</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	III	I	III	II	I
<i>Stachys palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.

Д. в. класса <i>Trifolio-Geranietea sanguinei</i>																
<i>Genista tinctoria</i>	C	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Agrostis tenuis</i>	D	.	II	I	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.
<i>Anthericum ramosum</i>	D	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	D	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Campanula persicifolia</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Clinopodium vulgare</i>	D	.	.	I	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	D	.	II	II	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	D	.	I	II	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.	.	.
<i>Solidago virgaurea</i>	D	.	I	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.
<i>Vicia sylvatica</i>	D	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.

Прочие общие виды для синтаксонов																
<i>Betula pendula</i>	A	.	II	IV	II	.	V	III	.	I	II	I	I	.	.	.
<i>B. pendula</i>	B	I	III	III	III	.	II	I	.	I	I	I	.	.	.	.
<i>B. pendula</i>	C	III	IV	II	III	I	.	.	.	I	I	.	I	.	.	.
<i>Populus tremula</i>	A	.	.	II	.	.	II	III	I	.	II	II	I	.	.	.
<i>P. tremula</i>	C	.	.	II	.	.	III	III	I	.	III	II	I	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	C	.	III	III	V	I	II	III	V	V	I	I	III	IV	V	V
<i>Quercus robur</i>	C	IV	IV	V	III	I	V	IV	IV	III	III	IV	V	.	.	I
<i>Rubus idaeus</i>	C	.	.	II	.	.	III	I	II	.	III	IV	II	III	III	I
<i>Sorbus aucuparia</i>	C	I	II	V	IV	.	V	V	V	I	III	IV	III	II	II	I

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Dryopteris carthusiana</i>	D	I	II	IV	III	II	V	IV	IV	IV	IV	III	IV	V	II	II
Прочие виды																
<i>Amelanchier spicata</i>	C	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	C	I	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Malus sylvestris</i>	C	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.
<i>Rubus nessensis</i>	C	.	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix aurita</i>	C	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	I	.
<i>S. caprea</i>	C	.	I	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Sambucus racemosa</i>	C	.	I	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.
<i>Sarothamnus scoparius</i>	C	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.
<i>Avenella flexuosa</i>	D	I	II	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bidens cernua</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I
<i>Bidens tripartita</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	I	.	.	I	I
<i>Carduus crispus</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.
<i>Carex leporina</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. riparia</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	D	.	I	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chelidonium majus</i>	D	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	I	I	.
<i>Cicuta virosa</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.
<i>Cystopteris fragilis</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	.	.	.
<i>Danthonia decumbens</i>	D	I	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca rubra</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.
<i>Fragaria vesca</i>	D	.	I	II	.	.	II	.	.	.	I	I	I	.	.	.
<i>Galeopsis bifida</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.
<i>Hottonia palustris</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	I	.
<i>Oenanthe aquatica</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	.	.
<i>Persicaria amphibia</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	I	I	.
<i>P. hydropiper</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	I	.
<i>P. maculata</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.
<i>Scorzonera humilis</i>	D	.	I	I	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.
<i>Sium latifolium</i>	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.
<i>Veronica officinalis</i>	D	.	.	II	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.	.
<i>Viola canina</i>	D	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.
<i>B. salebrosum</i>	E	.	I	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia furcata</i>	E	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>C. pleurota</i>	E	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	E	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.
<i>Rhizomnium punctatum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	.	.	.

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	E	.	.	I	.	.	II	I	.	.	I	I	.	.	.	.
<i>Straminergon stramineum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.

Синтаксоны	h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Thuidium assimile</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.
<i>T. tamariscinum</i>	E	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	I	.	.	.

Примечание. В таблице «h» – ярусы и подъярусы: А – первый подъярус древостоя, В – второй подъярус древостоя, С – кустарниковый ярус, подлесок, Д – травяно-кустарничковый ярус, Е – мохово-лишайниковый ярус. Классы постоянства видов даны римскими цифрами по пятибальной шкале: I – вид присутствует, менее, чем в 20% описаний, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – в более 80% описаний. Серой заливкой выделены диагностические виды синтаксонов.

Обозначения синтаксонов: 1 – acc. *Cladino-Pinetum sylvestris*, 2 – acc. *Peucedano oreoselinii-Pinetum sylvestris*, 3 – acc. *Quercu roboris-Pinetum sylvestris*, 4 – acc. *Molinio caeruleae-Pinetum sylvestris*, 5 – acc. *Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris*, 6 – acc. *Quercu roboris-Piceetum abietis*, 7 – acc. *Sphagno girgensohnii-Piceetum abietis*, 8 – acc. *Carici remotae-Piceetum abietis*, 9 – сооб. *Pinus sylvestris-Carex appropinquata-Sphagnum centrale*, 10 – acc. *Tilio cordatae-Carpinetum betuli*, 11 – acc. *Stellario nemori-Alnetum glutinosae*, 12 – acc. *Circaeo alpinae-Alnetum glutinosae*, 13 – acc. *Carici elongatae-Alnetum glutinosae*, 14 – acc. *Carici acutiformis-Alnetum glutinosae*, 15 – acc. *Thelypterido palustris-Betuletum pubescentis*.

Отмечены для одного синтаксона с классом постоянства I (ярус, номер синтаксона): *Abies alba* A (10), *A. alba* C (10), *Populus tremula* B (3), *Ulmus glabra* B (10), *U. laevis* B (11), *Pyrus communis* C (3), *Quercus rubra* C (7), *Salix pentandra* C (15), *S. pentandra* C (15), *Actaea spicata* D (10), *Adoxa moschatellina* D (10), *Alliaria petiolata* D (10), *Alopecurus geniculatus* D (9), *Anthoxanthum odoratum* D (2), *Aquilegia vulgaris* D (10), *Bidens frondosa* D (13), *Calamagrostis epigeios* D (2), *Calla palustris* D (13), *Campanula rapuncululus* D (10), *Cardamine impatiens* D (12), *Carex diandra* D (15), *C. dioica* D (9), *C. elata* D (14), *C. limosa* D (15), *C. montana* D (10), *C. pallescens* D (2), *C. pilulifera* D (3), *C. vaginata* D (3), *Cephalanthera rubra* D (3), *Circaeae lutetiana* D (11), *Cirsium rivulare* D (12), *Corydalis solida* D (10), *Dactylis glomerata* D (10), *Diphysastrum complanatum* D (2), *Drosera rotundifolia* D (5), *Epipactis helleborine* D (11), *E. palustris* D (8), *Eriophorum polystachyon* D (15), *Galium aparine* D (12), *G. boreale* D (6), *Geranium sanguineum* D (3), *G. sylvaticum* D (10), *Hedera helix* D (10), *Impatiens parviflora* D (9), *Knautia arvensis* D (3), *Koeleria grandis* D (2), *Laserpitium latifolium* D (10), *Linnaea borealis* D (3), *Luzula multiflora* D (8), *Lycopodium clavatum* D (2), *Melampyrum nemorosum* D (6), *Neottia nidus-avis* D (6), *Polygala comosa* D (3), *Potentilla alba* D (10), *P. erecta* D (8), *Ranunculus flammula* D (8), *Rorippa amphibia* D (14), *Rumex acetosa* D (9), *R. aquaticus* D (8), *R. obtusifolius* D (12), *Senecio paludosus* D (9), *Sparganium emersum* D (14), *Spergula arvensis* D (1), *Stellaria graminea* D (2), *Symphytum officinale* D (14), *Thymus serpyllum* D (1), *Trifolium alpestre* D (3), *Vincetoxicum hirsutidaria* D (10), *Brachythecium albicans* E (1), *Ceratodon purpureus* E (7), *Cetraria islandica* E (1), *Cladonia cenotea* E (1), *C. fimbriata* E (1), *C. squamosa* E (1), *Dicranum bonjeanii* E (8), *Plagiothecium cavifolium* E (8), *P. laetum* E (8), *Polytrichum formosum* E (10), *Polytrichum piliferum* E (1), *Rhodobryum roseum* E (6), *Sphagnum fuscum* E (15), *S. quinquefarium* E (9).

**Urtica dioica* s. l. здесь и далее рассматривается в широком смысле, включая *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz (*U. dioica* ssp. *galeopsifolia* (Wierzb. ex Opiz) Chrtek).

Acc. *Peucedano oreoselinii-Pinetum sylvestris* W. Matuszkiewicz 1962 – кустарничково-зеленомошные сосновые леса на свежих песчаных почвах (табл. синтаксон 2, рис. 1, a).

Д. в.: *Pinus sylvestris*; *Juniperus communis*; *Calluna vulgaris*; *Festuca ovina*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium vitis-idaea*.

К. в.: *Picea abies* (C), *Pinus sylvestris*; *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*; *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*

Дом. в.: *Pinus sylvestris*; *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*; *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Древесный ярус сообществ образован *Pinus sylvestris* с небольшой примесью (до 20–30%) *Betula pendula* и *Picea abies*. Подпрост обычно разрежен, иногда густые куртины формируют *Picea abies* и *Quercus robur*, хорошее возобновление *Pinus sylvestris* идёт в местах нарушения мохового покрова. В подлеске высоко постоянство *Juniperus communis*.

Напочвенный покров представлен сплошным ковром зелёных мхов (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Calamagrostis arundinacea*, *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*.

В составе ассоциации установлены варианты: *tyrica*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cladonia rangiferina*.

Вар. *tyrica* представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

Вар. *Avenella flexuosa* объединяет сообщества с высоким обилием в травяно-кустарничковом ярусе *Avenella flexuosa*. Для них характерна простая вертикальная структура древесного яруса, низкая сомкнутость подроста и подлеска (не более 5%).

Вар. *Calamagrostis arundinacea* представляет сообщества с более сложной вертикальной структурой древостоя; в древесном ярусе высоко постоянство *Picea abies*. Хорошо выражен ярус подроста и подлеска. Высоко проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (40–60%). В напочвенном покрове преобладают *Calamagrostis arundinacea* и *Vaccinium myrtillus*, среди мохообразных – *Hylocomium splendens*.

Вар. *Cladonia rangiferina* – сообщества с разреженным древостоем и травяно-кустарничковым ярусом. В подросте часто отмечается хорошее возобновление *Pinus sylvestris* (3–5 тыс. шт./га). В напочвенном покрове встречаются лишайники и светолюбивые травянистые растения; среди мохообразных обычно преобладает *Dicranum polysetum*.

На территории НП на месте ранее сведённых кустарничково-зеленомошных лесов также встречаются сообщества с преобладанием *Betula pendula* в древесном ярусе. Они отличаются разреженным моховым покровом и высоким обилием опушечных видов растений. Такие сообщества рассматриваются в качестве фации *Betula pendula*.

Сообщества с обеднённым флористическим составом (вар. **inops**) представлены, в основном, молодняками и несомкнувшимися лесными культурами.

Сообщества ассоциации преобладают на территории НП (около 32,2 тыс. га, или 25,9%), особенно в южной и северной частях; молодняки сосредоточены, в основном, в северо-восточном и юго-восточном секторах парка. По его периферии нередко формируют крупные лесные массивы.

Ассоциации соответствуют типы леса сосняк вересковый (*Pinetum callunosum*), сосняк брусничный (*Pinetum vaccinosum*) и сосняк мшистый (*Pinetum pleuroziosum*).

Акк. *Quercus roboris*–*Pinetum sylvestris* J. Matuszkiewicz 1988 – дубово-елово-сосновые леса на свежих супесчаных почвах (табл., синтаксон 3, рис. 1, б).

Д. в.: *Picea abies* (A, B), *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* (A, B); *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Goodyera repens*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*; *Ptilium crista-castrensis*.

К. в.: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* (C); *Sorbus aucuparia*; *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*; *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Дом. в.: *Picea abies* (B, C), *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* (C); *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*; *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*.

Ассоциация объединяет дубово-елово-сосновые леса с хорошо развитыми травяно-кустарничковым (проективное покрытие – 40–60%) и моховым (50–70%) ярусами. Для них характерна сложная вертикальная структура древостоя, преобладание в напочвенном покрове бореальных кустарничков и трав с участием неморальных видов.

Вар. **typica** объединяет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

К вар. *Picea abies* отнесены елово-сосновые кустарничково-зеленомошные леса. Для них характерны: высокое обилие в древесном ярусе и подросте *Picea abies*, меньшее встречаемость и обилие неморальных видов, таких как *Carex digitata*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Melica nutans*, *Viola riviniana*, а также *Pteridium aquilinum* и *Rubus saxatilis*, хорошо развитый моховой покров (проективное покрытие – 80–90%) с участием *Ptilium crista-castrensis*.

В составе вар. *Brachypodium pinnatum* объединены дубово-сосновые леса с высоким видовым разнообразием (40–50 видов на 1000 м²). Данные сообщества отличает высокое постоянство *Ajuga reptans*, *Anemonoides nemorosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Clinopodium vulgare*, *Lilium martagon*, *Melittis sarmatica*, а также слабо развитый моховой покров.

На месте погибших кустарничково-зеленомошных ельников встречаются редколесья с отдельно стоящими деревьями *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. Для них характерна высокая сомкнутость кустарников и разреженный моховой покров; в прогалинах высоко обилие опушечных видов растений. Такие сообщества рассматриваются нами в качестве фации *Betula pendula*. Здесь также встречаются сообщества вар. **inops**, представленные, в основном, молодняками.

Распространены сообщества ассоциации по всей территории НП и занимают площадь около 27,8 тыс. га (22,4%). Наиболее крупные массивы высоковозрастных лесов расположены южнее и северо-восточнее от его центра. Молодняки сконцентрированы, в основном, в северо-восточной и южной частях территории.

Смешанные дубово-елово-сосновые леса могут формироваться на месте искусственно созданных кустарничково-зеленомошных моnodоминантных сосняков. В процессе демутиации со временем начинается возобновление *Picea abies* и *Quercus robur*. Особенности видового состава и структуры описанных фитоценозов – слабое возобновление *Pinus sylvestris* и высокое обилие *Picea abies*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus* и *Corylus avellana* – указывают на то, что данные сообщества в своем развитии могут смениться сосново-еловыми и сосново-широколиственными лесами.

Ассоциации соответствует тип леса сосняк орляковый (*Pinetum pteridiosum*), представленный субформациями дубово-сосновых (*Querceto-Pineta*) и елово-сосновых (*Piceeto-Pineta*) лесов.

Асс. *Molinia caeruleae-Pinetum sylvestris* W. Matuszkiewicz et J. Matuszkiewicz 1973 – чернично-зеленомошные сосновые леса на влажных песчаных и супесчаных почвах (табл., синтаксон 4, рис. 1, в).

Д. в.: *Pinus sylvestris*; *Molinia caerulea*; *Polytrichum commune*, *Sphagnum capillifolium*.

К. в.: *Picea abies* (B, C), *Pinus sylvestris*; *Frangula alnus*; *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*; *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Дом. в.: *Picea abies* (B), *Pinus sylvestris*; *Vaccinium myrtillus*; *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Сообщества ассоциации на территории НП достаточно однородные по составу и отличаются невысоким синтаксономическим разнообразием. Древостой образован *Pinus sylvestris* с участием *Picea abies* и *Betula pendula*, реже – с *B. pubescens* и *Populus tremula*. В подросте преобладают *B. pubescens*, *P. abies* и *Quercus robur*, в подлеске высоко постоянство *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*.

Доминант травяно-кустарничкового яруса – *Vaccinium myrtillus*. Высоко постоянство *Dryopteris carthusiana*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Моховой покров хорошо развит (проективное покрытие – 80–95%); преобладают *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* с вкраплениями *Aulacomnium palustre* и *Dicranum polysetum*; куртины образуют *Polytrichum commune* и *Sphagnum capillifolium*.

Иногда по окраинам крупных массивов кустарничково-сфагновых сосняков или в локальных замкнутых понижениях встречаются леса с высоким постоянством болотных видов растений (*Carex nigra*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *Vaccinium uliginosum*). По совокупности физиономических, флористических и экологических признаков они объединяются нами в субасс. **M. с.–P. s. ledetosum palustris**, которая является крайней в ряду увлажнения от кустарничково-зеленомошных сосняков к заболоченным лесам.

Сообщества с преобладанием в древесном ярусе *Betula pendula* в соответствующих почвенно-грунтовых условиях рассматриваются в качестве фации ***Betula pendula***.

Леса распространены равномерно по всей территории НП на площади 10,5 тыс. га (8,5%).

Ассоциации соответствует тип леса сосняк черничный (*Pinetum myrtillosum*), а также часть сосняков долгомошных (*Pinetum polytrichosum*).

Асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* de Kleist 1929 – кустарничково-сфагновые сосновые леса на торфяных почвах (табл., синтаксон 5, рис. 1, 2).

Д. в.: *Pinus sylvestris*; *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*; *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

К. в.: *Betula pubescens* (С), *Pinus sylvestris*; *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*; *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

Дом. в.: *Pinus sylvestris*; *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*; *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*.

На территории НП установлены три варианта данной ассоциации.

Вар. **typica** представлен олиготрофными кустарничково-сфагновыми сосняками на среднемоощных торфах (1,5–1,7 м) с преобладанием в напочвенном покрове *Ledum palustre*, *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*.

К вар. *Vaccinium myrtillus* отнесены леса в осушенных местообитаниях с высоким обилием *Vaccinium myrtillus* и зелёных мхов – *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*. Они отличаются от типичных сообществ более высокой продуктивностью древостоя (III–IV классы бонитета). На территории Беловежской пуши хорошо прослеживается связь таких лесов с сообществами асс. *Molinio caeruleae–Pinetum sylvestris*, в направлении которых происходит смена в местах снижения уровня грунтовых вод.

В составе вар. *Carex nigra* объединены мезоолиготрофные сосняки, которые отличаются относительно высоким обилием *Betula pubescens* в составе древостоя и присутствием мезотрофных гигрофитов (*Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum fallax*). Формирование их обычно связано с неустойчивым гидрологическим режимом либо локальным подтоплением, в том числе ранее осушенных территорий. Могут они встречаться также и по окраинам крупных массивов олиготрофных кустарничково-сфагновых сосновых лесов в полосе контакта с минеральными почвами.

Ассоциации соответствует тип леса сосняк багульниковый (*Pinetum ledosum*), а также часть сосняков долгомошных (*Pinetum polytrichosum*).

Асс. *Sphagno–Pinetum sylvestris* Kobendza 1930 – пушицево-сфагновые сосновые леса на торфяных почвах.

Д. в. и к. в.: *Pinus sylvestris*; *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*; *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*.

Дом. в.: *Pinus sylvestris*; *Eriophorum vaginatum*; *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*.

Сообщества ассоциации характеризуются наличием двух эдификаторных ярусов – древесного и мохового. Первый образован *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и отличается крайне низкой продуктивностью (средняя высота – 3,5–4,5 м; средний диаметр – 4–5 см) и сомкнутостью 0,4–0,6. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Eriophorum vaginatum*, образующая волнистый покров из плотных, иногда довольно крупных (до 0,8–1,0 м в диаметре) кочек. Содоминантом является *Ledum palustre*, высоко постоянство *Vaccinium uliginosum*. Доля других видов болотных кустарничков (*Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*) незначительна, но они постоянно присутствуют в сообществах. Моховой покров сплошной, сложен обычно *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*, реже *S. fallax*.

На территории НП «Беловежская пуша» сообщества встречаются редко, в основном они приурочены к окраинам крупных массивов кустарничково-сфагновых лесов.

Ассоциации соответствует тип леса сосняк сфагновый (*Pinetum sphagnosum*).



Рис. 1. Сообщества синтаксонов сосновых и еловых лесов национального парка «Беловежская Пуща»:
 а – ass. *Peucedano oreoselini*–*Pinetum sylvestris typica* var., б – ass. *Quercus roboris*–*Pinetum sylvestris*, в – ass. *Molinio caeruleae*–*Pinetum sylvestris*, г – ass. *Vaccinio uliginosi*–*Pinetum sylvestris*, д – ass. *Sphagno girgensohnii*–*Piceetum abietis*, е – ass. *Carici remotae*–*Piceetum abietis*.

Fig. 1. Communities of the syntaxa of pine and spruce forests of the national park «Belovezhskaya Pushcha»:
 а – ass. *Peucedano oreoselini*–*Pinetum sylvestris typica* var., б – ass. *Quercus roboris*–*Pinetum sylvestris*, в – ass. *Molinio caeruleae*–*Pinetum sylvestris*, г – ass. *Vaccinio uliginosi*–*Pinetum sylvestris*, д – ass. *Sphagno girgensohnii*–*Piceetum abietis*, е – ass. *Carici remotae*–*Piceetum abietis*.

Асс. *Quercus roboris–Piceetum abietis* W. Matuszkiewicz et Polakowski 1955 – мелкотравно-зеленомошные широколиственно-еловые леса с участием неморальных видов на супесчаных и суглинистых почвах (табл., синтаксон 6).

Д. в.: *Carpinus betulus* (B, C), *Picea abies*, *Quercus robur* (A, B); *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Mycelis muralis*, *Viola riviniana*; *Plagiomnium affine*.

К. в.: *Betula pendula* (A), *Picea abies*, *Quercus robur* (C); *Sorbus aucuparia*; *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Mycelis muralis*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*; *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*.

Дом. в.: *Betula pendula* (A), *Picea abies*, *Pinus sylvestris* (A); *Corylus avellana*; *Oxalis acetosella*; *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*.

Сообщества ассоциации на территории НП достаточно однородные по составу. Древостой образован *Picea abies* с участием *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* и *Populus tremula*. Его высота в возрасте 130–150 лет достигает 33–35 м. Характерно наличие второго древесного подъяруса и подроста, в котором преобладает *Picea abies* и присутствуют *Quercus robur*, *Carpinus betulus*. Подлесок формируют обычно *Corylus avellana* (иногда образует густой полог сомкнутостью 0,3–0,4) и *Sorbus aucuparia* с участием *Frangula alnus*, *Daphne mezereum* и *Euonymus verrucosa*.

В напочвенном покрове преобладают обычно *Oxalis acetosella* и зелёные мхи – *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*. Высоко постоянство *Calamagrostis arundinacea*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis*, *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Mycelis muralis*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola riviniana*.

Нередко в соответствующих почвенно-грунтовых условиях встречаются фитоценозы с преобладанием в древесном ярусе *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* или *Populus tremula*, но диагностические признаки которых (в первую очередь, видовой состав и характер возобновления) указывают на близость к еловым лесам. Такие типы сообществ рассматриваются в качестве фаций – *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*.

Обеднённые флористически сообщества ассоциации (вар. **inops**) представлены молодняками лесных культур либо сообществами на ранних стадиях восстановления ельников.

Распространены по всей территории НП, но встречаемость сообществ выше в его северной части. Производные леса на месте ельников чаще встречаются по периферии парка.

Ассоциации соответствуют типы леса ельник кисличный (*Piceetum oxalidosum*) и ельник орляковый (*Piceetum pteridiosum*), а также производные от них сосняки и березняки кисличные с *Picea abies* (*Pinetum oxalidosum*, *Betuletum oxalidosum*).

В последние десятилетия площадь лесов данной ассоциации на территории Беловежской пуши значительно сократилась из-за периодических массовых усыханий *Picea abies*. На их месте обычно формируются смешанные елово-берёзовые и елово-сосновые леса. Высокая репродуктивная способность *Picea abies* позволяет относительно быстро создавать сомкнутый полог. Производные леса с преобладанием в древесном ярусе *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* и *Populus tremula* могут возникать также в результате создания лесных культур и зарастания вырубок и нелесных площадей. Нередко в фитоценозах с высоким обилием *Carpinus betulus* и *Corylus avellana* после выпадения *Picea abies* из состава древостоя происходит формирование хвойно-широколиственных лесов асс. *Tilio-Carpinetum*. Они характеризуются смешанным древостоем, который обычно слагают 5–7 видов деревьев, невысоким обилием бореального разнотравья и зелёных мхов (в первую очередь, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*).

Асс. *Sphagno girgensohnii–Piceetum abietis* Polakowski 1962 – кустарничково-сфагново-зеленомошные еловые леса на влажных и сырых почвах (табл., синтаксон 7, рис. 1, д).

Д. в.: *Picea abies*; *Molinia caerulea*; *Leucobryum glaucum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum capillifolium*, *S. girgensohnii*.

К. в.: *Picea abies*, *Pinus sylvestris* (A); *Sorbus aucuparia*; *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*; *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*.

Дом. в.: *Picea abies*, *Pinus sylvestris* (A); *Vaccinium myrtillus*; *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Сообщества ассоциации на территории НП также однородные по составу. Древостой образован *Picea abies* с участием *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Populus tremula*. Выражен второй подъярус и подрост из *Picea abies*. Подлесок формируют *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia* с участием *Corylus avellana*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium myrtillus*, высоко постоянство *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Molinia caerulea*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров образуют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, в понижениях обильны *Polytrichum commune*, *Sphagnum capillifolium* и *S. girgensohnii*; у оснований деревьев и на кочках часто встречаются *Dicranum polysetum* и *Leucobryum glaucum*.

Леса распространены по всей территории, чаще встречаются вблизи водотоков. Нередко в соответствующих почвенно-грунтовых условиях из-за периодических усыханий *Picea abies* формируются смешанные елово-берёзовые леса (фация *Betula pendula*).

Ассоциации соответствуют типы леса ельник черничный (*Piceetum myrtillosum*) и долгомошный (*Piceetum polytrichosum*), а также производные от них березняки и осинники черничные (*Betuletum myrtillosum*, *Populetum myrtillosum*).

Асс. *Carici remotae–Piceetum abietis* Semenishchenkov 2014 – приручьевые и заболоченные травяно-сфагново-зеленомошные черноольхово-еловые леса (табл., синтаксон 8, рис. 1, е).

Д. в.: *Alnus glutinosa*, *Picea abies*; *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *C. remota*, *Circaea alpina*, *Dryopteris expansa*, *Lycopodium annotinum*, *Solanum dulcamara*, *Thelypteris palustris*; *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*.

К. в.: *Alnus glutinosa* (B, C), *Picea abies*, *Pinus sylvestris* (A); *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*; *Carex elongata*, *C. remota*, *Lysimachia vulgaris*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Urtica dioica*; *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*.

Дом. в.: *Picea abies*, *Pinus sylvestris* (A); *Carex remota*.

Древостой сообществ образован *Picea abies* с участием *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Populus tremula*; выражен второй подъярус из *Picea abies*. В подросте также преобладает *Picea abies*, высоко постоянство *Alnus glutinosa* и *Quercus robur*. Подлесок редкий; его формируют обычно *Corylus avellana*, *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*.

В травяно-кустарничковом ярусе выраженные доминанты отсутствуют. На кочках и других микроповышениях преобладают бореальные кустарнички и травы – *Dryopteris expansa*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. В понижениях часто встречаются *Athyrium filix-femina*, *Caltha palustris*, *Carex elongata*, *Carex remota*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Festuca gigantea*, *Galium palustre*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Milium effusum*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Solanum dulcamara*, *Thelypteris palustris*, *Urtica dioica*, *Viola epipsila*.

Моховой покров характеризуется высоким видовым разнообразием. Наибольшим обилием отличаются *Calliergonella cuspidata*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*; часто встречаются *Brachythecium rivulare*, *Calliergon cordifolium*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. ellipticum*, *P. undulatum*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*.

Леса приурочены к окраинам заболоченных черноольховых лесов и водотокам, обычно формируются на торфяных и торфянисто-глеевых хорошо дренируемых почвах. Встречаются фрагментами по всей территории. Из-за относительно глубокой торфяной залежи для еловых лесов (1,3 м) можно полагать, что сообщества данной ассоциации генетически связаны с черноольховыми заболоченными лесами. При постепенном снижении уровня грунтовых вод в черноольшаниках образуются плотный подрост и второй древесный подъярус

из *Picea abies*, которую затем сменяет *Alnus glutinosa*. Так же происходит смена и в сосновых заболоченных лесах, которые были ранее сформированы на низинных болотах, вероятно, в результате пожаров. Последние отличаются от ельников лишь преобладанием в древесном ярусе *Pinus sylvestris*, но диагностические признаки (в первую очередь, видовой состав и характер возобновления) указывают на близость к еловым лесам. Эти сосняки рассматриваются в качестве фации *Pinus sylvestris*.

Ассоциации соответствуют типы леса ельник приручейно-травяной (*Piceetum fontinale-herbosum*) и долгомошный (*Piceetum polytrichosum*), а также производные от них сосняки приручейно-травяные (*Pinetum fontinale-herbosum*).

Сообщество *Pinus sylvestris*–*Carex appropinquata*–*Sphagnum centrale* – травяно-осоково-сфагновые сосновые леса на торфяных почвах (табл., синтаксон 9, рис. 2, а).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*; *Carex appropinquata*, *C. elongata*, *C. lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Thysselinum palustre*, *Thelypteris palustris*; *Climacium dendroides*, *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*.

К. в.: *Picea abies* (С), *Pinus sylvestris*; *Frangula alnus*; *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Lysimachia vulgaris*, *Thelypteris palustris*, *Vaccinium myrtillus*; *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. squarrosum*.

Дом. в.: *Betula pubescens* (А), *Pinus sylvestris* (А); *Thelypteris palustris*; *Sphagnum centrale*, *S. fallax*.

Леса данной ассоциации по видовому составу и ярусной структуре близки к мезотрофным пушистоберезовым заболоченным лесам. Обычно их формально различают по соотношению в древесном ярусе *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*.

В описанных нами сообществах древостой образован *Pinus sylvestris* с участием *Betula pubescens* и *Picea abies*, редко – с *Alnus glutinosa*. Подрост, как правило, низкой численности (1,5–3,0 тыс. шт/га); его образуют *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *Quercus robur*. Подлесок редкий; высокое постоянство характерно для *Frangula alnus* и *Salix cinerea*; встречаются также *Juniperus communis*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. rosmarinifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus*.

В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие – 40–70%) доминантов нет. Наибольшим постоянством характеризуются *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*, *Carex acutiformis*, *C. appropinquata*, *C. canescens*, *C. elongata*, *C. lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre*, *Dryopteris carthusiana*, *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Oxycoccus palustris*, *Phragmites australis*, *Poa palustris*, *Thelypteris palustris*, *Thysselinum palustre*, *Vaccinium myrtillus*. Мозаичность микроорельефа обуславливает высокое разнообразие видов мохового покрова. Наиболее часто встречаются *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*, *S. squarrosum*.

В работах польских авторов такие леса включались в асс. *Thelypterido palustris*–*Betuletum pubescentis* (Czerwiński, 1978; Sokołowski, 2004) класса *Alnetea glutinosae*. Мезотрофные заболоченные сосняки описывались и в других регионах Европы (Смагин, 2010; Кучеров, Кутенков, 2011), однако их синтаксономическое положение остаётся не ясным. В нашей работе они отнесены в качестве безранговых сообществ к классу *Vaccinio-Piceetea*, так как по флористическим и физиономическим критериям они в большей степени ближе к бореальным заболоченным лесам. Наиболее распространённым вариантом таких сообществ являются мезотрофные травяно-осоково-сфагновые пушистоберёзово-сосновые леса на среднемошных торфах (1,7–2,0 м) с высоким видовым разнообразием напочвенного покрова (40–50 видов).



a



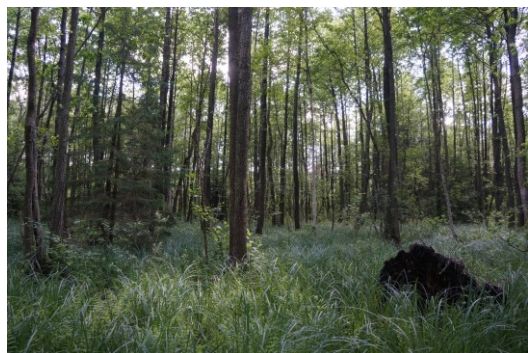
б



в



г



д



е

Рис. 2. Сообщества синтаксонов заболоченных лесов национального парка «Беловежская Пуща»:
a – безранговое сообщество *Pinus sylvestris*–*Carex appropinquata*–*Sphagnum centrale*, *б* – асс. *Stellario nemorum*–*Alnetum glutinosae*, *в* – асс. *Circaeo alpinae*–*Alnetum glutinosae*, *г* – асс. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae*,
д – асс. *Carici acutiformis*–*Alnetum glutinosae*, *е* – асс. *Thelypterido palustris*–*Betuletum pubescentis*.

Fig. 2. Communities of the syntaxa of boggy forests of the national park «Belovezhskaya Puscha»:
a – non-rank «community» *Pinus sylvestris*–*Carex appropinquata*–*Sphagnum centrale*, *б* – ass. *Stellario nemorum*–*Alnetum glutinosae*, *в* – ass. *Circaeo alpinae*–*Alnetum glutinosae*, *г* – ass. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae*,
д – ass. *Carici acutiformis*–*Alnetum glutinosae*, *е* – ass. *Thelypterido palustris*–*Betuletum pubescentis*.

Встречаются также сообщества с высоким обилием олиготрофных видов, близкие к мезоолиготрофным кустарничково-сфагновым заболоченным соснякам, но их отличительным признаком является присутствие в древесном ярусе *Picea abies* и высокое обилие видов эвтрофных и мезотрофных лесов (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Thelypteris palustris*).

При снижении уровня грунтовых вод в наиболее бедных минеральными веществами экотопах происходит формирование сообществ асс. *Molinio caeruleae-Pinetum sylvestris*. При минерализации торфяной залежи также может происходить смена и на еловые кустарничково-травяно-сфагновые леса асс. *Sphagno girgensohnii-Piceetum abietis*.

Ассоциации соответствуют типы леса сосняк осоковый (*Pinetum caricosum*), отчасти – сосняки долгомошный (*Pinetum polytrichosum*), приручейно-травяной (*Pinetum fontinale-herbosum*) и осоково-сфагновый (*Pinetum caricoso-sphagnosum*).

Асс. *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* Traczyk 1962 – мезофитные смешанные широколиственные леса (табл., синтаксон 10, рис. 3–5).

Д. в.: *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur* (A, B), *Tilia cordata*; *Anemonoides nemorosa*, *Dentaria bulbifera*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Hepatica nobilis*, *Moehringia trinervia*, *Polygonatum multiflorum*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*.

К. в.: *Acer platanoides* (C), *Carpinus betulus* (B, C); *Anemonoides nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*.

Дом. в.: *Acer platanoides* (A), *Betula pendula* (A), *Carpinus betulus* (A, B), *Pinus sylvestris* (A), *Populus tremula* (A), *Quercus robur* (A), *Tilia cordata* (A, B); *Corylus avellana*; *Oxalis acetosella*.

Ассоциация объединяет неморальные широколиственные леса, широко распространённые (общая площадь – 15,2 тыс. га) в центральной части НП и характеризующиеся обычно сложной видовой (5–7 видов) и ярусной структурой древостоя. Иногда встречаются и монодоминантные фитоценозы, в которых в древесном ярусе преобладают, например, *Pinus sylvestris* или *Populus tremula*, но видовой состав и характер возобновления указывают на близость к неморальным широколиственным лесам. Такие типы сообществ рассматриваются в качестве фаций *Pinus sylvestris* и *Populus tremula* соответственно.

Синтаксономическое разнообразие ассоциации в НП представлено тремя субассоциациями (рис. 3). Маловидовые сообщества на наиболее бедных почвах отнесены к субасс. *T. c.–C. b. calamagrostietosum arundinaceae*, 2 – *T. c.–C. b. typicum*, 3 – *T. c.–C. b. stachietosum sylvaticae*.

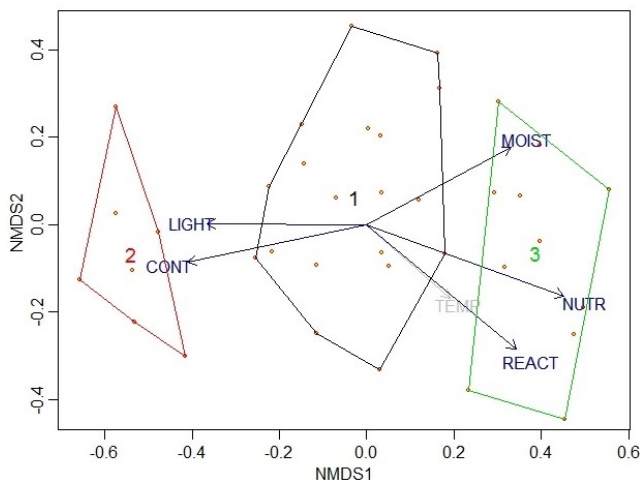


Рис. 3. Диаграмма NMDS-ординации синтаксонов асс. *Tilio cordatae-Carpinetum betuli*.

Обозначения субассоциаций: 1 – *T. c.–C. b. calamagrostietosum arundinaceae*, 2 – *T. c.–C. b. typicum*, 3 – *T. c.–C. b. stachietosum sylvaticae*. Обозначения векторов экологических факторов: LIGHT – освещенность, CONT – континентальность, TEMP – температурное число, MOIST – влажность почвы, REACT – кислотность почвы, NUTR – богатство почвы минеральным азотом (определены по шкалам H.Ellenberg et al. (1992)).

Fig. 3. NMDS-ordination diagram of the ass. *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* syntaxa.

Designations of subassociations: 1 – *T. c.–C. b. calamagrostietosum arundinaceae*, 2 – *T. c.–C. b. typicum*, 3 – *T. c.–C. b. stachietosum sylvaticae*. The designations of the vectors of environmental factors: LIGHT – light, CONT – continentality, TEMP – temperature, MOIST – soil moisture, REACT – soil reaction, NUTR – soil richness in mineral nitrogen (determined according to the H. Ellenberg's scales (Ellenberg et al. (1992))).

dinaceae Traczyk 1962. Для них характерно присутствие *Pinus sylvestris* в древесном ярусе, высокое постоянство *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, а также отсутствие либо низкая встречаемость в напочвенном покрове *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Polygonatum multiflorum*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*.

Субасс. ***T. c.–C. b. stachietosum sylvaticae*** Traczyk 1962 объединяет сообщества с высоким видовым разнообразием на более влажных почвах. Для них характерен смешанный древостой, в котором нередко преобладает *Acer platanoides* с участием *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* и *Tilia cordata*. Общее проективное покрытие напочвенного покрова обычно превышает 50–60%; в нём высоки постоянство и обилие таких видов, как *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Dentaria bulbifera*, *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*. Остальные сообщества рассматриваются нами как типичные для ассоциации (субасс. ***T. c.–C. b. typicum***).



Рис. 4. Сообщество асс. *Tilio cordatae–Carpinetum betuli*.
Fig. 4. Community of the ass. *Tilio cordatae–Carpinetum betuli*.



Рис. 5. Сообщества субасс. *Tilio cordatae–Carpinetum betuli stachietosum sylvaticae* (слева) и фации асс. *T. c.–C. b. Pinus sylvestris* (справа).

Fig. 5. Communities of the subass. *Tilio cordatae–Carpinetum betuli stachietosum sylvaticae* (to the left) and ass. *T. c.–C. b. Pinus sylvestris* fac. (to the right).

В последние десятилетия на территории Беловежской пуши наблюдается тренд к увеличению площади лесов данной ассоциации. Во-первых, это связано с периодическими массовыми усыханиями ельников. На месте широколиственно-еловых лесов после выпадения *Picea abies* из древостоя обычно происходит переформирование вертикальной структуры фитоценозов, при котором высокая репродуктивная способность *Carpinus betulus* позволяет относительно быстро создавать сомкнутый полог. В результате этого формируются смешанные елово-грабово-дубовые леса неморального состава. Во-вторых, широколиственные леса образуются на относительно богатых почвах на месте лесных культур с преобладанием *Pinus sylvestris* или мелколиственных пород. С увеличением возраста древостоя постепенно растёт обилие *Carpinus betulus* и его спутников, и формируется типичная для широколиственных лесов структура фитоценоза.

Ассоциации соответствуют формации широколиственных видов (дубравы, кленовики, липняки и т. д.) кисличной серии типов леса, а также производные от них сосняки и лиственные леса (березняки, осинники, реже черноольшаники). Нередко к данной ассоциации относятся лиственные леса снытевой серии типов леса.

Асс. *Stellario nemorum–Alnetum glutinosae* Lohmeyer 1957 – смешанные широколиственно-черноольховые леса на сырых почвах (табл., синтаксон 11, рис. 2, б).

Д. в.: *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus* (B, C), *Fraxinus excelsior*; *Euonymus europaea*; *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Carex remota*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Hepatica nobilis*, *Ranunculus lanuginosus*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum*.

К. в.: *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus* (B, C), *Fraxinus excelsior* (C); *Corylus avellana*; *Aegopodium podagraria*, *Carex remota*, *Galeobdolon luteum*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Urtica dioica*.

Дом. в.: *Alnus glutinosa* (A), *Carpinus betulus* (B), *Picea abies* (A), *Quercus robur* (A); *Corylus avellana*; *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*.

Распространены по всей территории НП на площади 1,7 тыс. га (1,1%), но наиболее крупные массивы сосредоточены в центральной части парка. Типичные сообщества ассоциации – смешанные широколиственно-черноольховые леса, формирующиеся вблизи водотоков или в местах с близкими грунтовыми водами. Характеризуются они сложной ярусной структурой древостоя и высоким видовым разнообразием. Отличаются наличием хорошо выраженных двух эколого-ценотических групп в напочвенном покрове: на повышениях преобладают широколиственнолесные мезофильные, в понижениях – гигро- и гелофильные виды заболоченных черноольховых лесов. В синтаксономическом отношении леса однородны; изредка встречаются сообщества со значительным доминированием *Quercus robur*, рассматриваемые в качестве фации.

Сообщества ассоциации занимают промежуточное положение между мезофитными неморальными широколиственными лесами класса *Carpino–Fagetea* и заболоченными черноольховыми лесами класса *Alnetea glutinosae*.

При снижении уровня грунтовых вод структура и видовой состав сообществ изменяются в сторону мезофитных лесов асс. *Tilio cordatae–Carpinetum betuli*. При усыхании отдельных деревьев смыкание полога древостоя происходит достаточно быстро за счёт деревьев второго подъяруса.

Однозначного соответствия единицам лесной типологии нет, поскольку сообщества приурочены к условиям с нестабильным гидрологическим режимом в течении вегетационного периода. Такие леса определяются как дубравы черничные (*Quercetum myrtillosum*) или черноольшаники снытевые (*Alnetum aegopodiosum*). Нередко из-за преобладания в напочвенном покрове *Urtica dioica* фитоценозы относят к крапивной серии типов леса.

Асс. *Circaeo alpinae–Alnetum glutinosae* Oberd. 1953 – широколиственно-черноольховые леса на хорошо дренируемых торфяных почвах (табл., синтаксон 12, рис. 2, в).

Д. в.: *Alnus glutinosa*; *Circaea alpina*, *Dryopteris expansa*, *Stellaria nemorum*, *Urtica dioica*.

К. в.: *Alnus glutinosa*, *Picea abies*; *Corylus avellana*; *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Lysimachia vulgaris*, *Oxalis acetosella*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*.

Дом. в.: *Alnus glutinosa* (A), *Betula pendula* (A), *Picea abies* (A, B); *Corylus avellana*; *Impatiens noli-tangere*, *Oxalis acetosella*, *Urtica dioica*.

Распространены по всей территории НП на площади 8 тыс. га (6,4%). Наиболее крупные массивы сосредоточены в центральной части парка. Формируются в условиях оторфованных дренируемых ложбин и склонов, по периферии болот или вдоль слабых водотоков на торфяно-глеевых почвах (глубина торфяной залежи более 30 см, в среднем – 1,0–1,5 м).

В составе древостоя, кроме *Alnus glutinosa*, высоко постоянство *Picea abies*, нередко образующей плотный второй подъярус. Встречаются также *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Betula pendula* и *B. pubescens*. В подлеске доминирует *Corylus avellana* с участием *Daphne mezereum*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Ribes spicatum*, *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus*.

В напочвенном покрове сообществ преобладают *Impatiens noli-tangere* и *Urtica dioica*. Высоко постоянство *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *C. remota*, *Cirsium oleracium*, *Crepis paludosa*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Galeobdolon luteum*, *Geranium robertianum*, *Lysimachia vulgaris*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Ranunculus repens*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Stellaria nemorum*, *Viola epipsila*. Для мохового покрова характерно высокое видовое разнообразие. Мохообразные произрастают на валежнике и в виде отдельных куртин на почве, где образуют покрытие до 30%.

Ассоциация занимает промежуточное положение между эвтрофными заболоченными еловыми, мезофитными широколиственными и заболоченными черноольховыми лесами. Их формирование часто связано с относительно глубокой торфяной залежью (более 1 м), но занимаемые экотопы отличаются высоким дренажем. Не исключено, что широкое распространение таких лесов является следствием общего снижения уровня грунтовых вод под воздействием мелиоративных каналов, расположенных по периферии лесных массивов.

На территории Беловежской пуши в таких лесах часто в древостое отмечается второй подъярус из *Picea abies*. Нередко встречаются сообщества с преобладанием *Picea abies* в первом подъярусе на относительно глубоком торфе (около 2 м) с характерным для ассоциации комплексом видов растений. Такие черноольхово-еловые леса рассматриваются нами в качестве фации *Picea abies*.

Ассоциации соответствуют сообщества крапивной серии типов леса, наиболее распространённый из которых – черноольшаник крапивный (*Alnetum urticosum*).

Асс. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae* Тх. 1931 – гигрофитные черноольховые разнотравные леса на торфяных почвах (табл., синтаксон 13, рис. 2, з).

Д. в.: *Alnus glutinosa*; *Athyrium filix-femina*, *Carex acutiformis*, *C. elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Phragmites australis*, *Ribes spicatum*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*; *Plagiomnium ellipticum*.

К. в.: *Alnus glutinosa*, *Picea abies* (B); *Athyrium filix-femina*, *Carex acutiformis*, *C. elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*; *Plagiomnium ellipticum*.

Дом. в.: *Alnus glutinosa* (A), *Betula pubescens* (A), *Picea abies* (B); *Athyrium filix-femina*, *Urtica dioica*.

Сообщества ассоциации широко распространены по всей территории НП (11,9 тыс. га или 9,6%) и нередко образуют крупные лесные массивы. Многие характерные виды класса *Alnetea glutinosae* являются также диагностическими и для данной ассоциации.

Напочвенный покров сообществ отличается высоким проективным покрытием (более 70%). Для приствольных повышений характерно присутствие бореального мелкотравья. На хорошо дренируемых ровных участках высоко обилие неморальных видов, хотя в целом в сообществах преобладают гигро- и гелофильные виды.

Фон в напочвенном покрове образуют *Athyrium filix-femina*, *Impatiens noli-tangere* и *Urtica dioica*. Высокое постоянство имеют *Caltha palustris*, *Carex acutiformis*, *C. elongata*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Geranium robertianum*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Maianthemum bifolium*, *Myosotis palustris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Oxalis acetosella*, *Phragmites australis*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, *Rubus idaeus*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*, *Thelypteris palustris*, *Vaccinium myrtillus*.

Несмотря на высокое видовое разнообразие, подчинённых синтаксонов ассоциации не установлено, за исключением фации *Betula pubescens*, выделенной по преобладающему виду в древесном ярусе.

Ассоциации соответствуют типы леса черноольшаник кочедыжниковый (*Alnetum filicosum*), таволговый (*Alnetum filipendulosum*) и касатиковый (*Alnetum iridosum*). Такие типы фитоценозов иногда ошибочно определяют как ольсы болотнопапоротниковые (*Alnetum thelypteridosum*).

Асс. *Carici acutiformis*–*Alnetum glutinosae* Scamoni 1935 – гигрофитные черноольховые осоковые леса на торфяных почвах (табл., синтаксон 14, рис. 2, д).

Д. в.: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*; *Salix cinerea*; *Carex acutiformis*, *Phragmites australis*, *Ranunculus lingua*, *Solanum dulcamara*, *Thysselium palustre*.

К. в.: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* (А); *Frangula alnus*; *Carex acutiformis*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris*.

Дом. в.: *Alnus glutinosa* (А), *Betula pubescens* (А); *Carex acutiformis*, *Phragmites australis*.

Распространены по всей территории НП на 2,8 тыс. га, концентрируются вдоль рек, в местах густой сети временных водотоков, в оторфованных ложбинах со слабым сточным уклоном. Для местообитаний характерен поёмный режим подтопления, в начале вегетационного периода сохраняется высокий уровень воды на поверхности, выражена кочковатость.

По видовому составу сообщества близки к асс. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae*, однако отличаются от неё более простой вертикальной структурой и отсутствием или низкой встречаемостью ряда характерных видов (*Chrysosplenium alternifolium*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*). Ценофлору сообществ формируют гидро- и гигрофильные виды с преобладанием в напочвенном покрове *Carex acutiformis*.

По преобладающему виду установлена фация *Betula pubescens*.

Ассоциации соответствует осоковая серия типов леса: черноольшаники и березняки осоковые (*Alnetum caricosum*, *Betuletum caricosum*).

Асс. *Thelypterido palustris*–*Alnetum glutinosae* Klika 1940 – топяные пушистоберезово-черноольховые леса на глубоких торфяных почвах.

Д. в.: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*; *Salix cinerea*; *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris*, *Thysselium palustre*; *Sphagnum centrale*, *S. squarrosum*.

К. в.: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*; *Frangula alnus*, *Salix cinerea*; *Carex elongata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris*, *Thysselium palustre*; *Sphagnum centrale*, *S. squarrosum*.

Дом. в.: *Alnus glutinosa* (А), *Betula pubescens* (А); *Salix cinerea*; *Phragmites australis*.

Сообщества формируются в обводнённых замкнутых западинах со слабой проточностью грунтовых вод, обычно граничат с открытыми низинными осоковыми болотами. Основная их часть сконцентрирована в пределах лесоболотного комплекса «Дикое». Сообщества во многих случаях представляют собой ранние стадии зарастания низинных травяных болот, на что указывает низкий средний возраст их древостоев. С увеличением возраста и снижением уровня грунтовых вод формируются сообщества асс. *Carici elongatae*–*Alnetum glutinosae*.

Ассоциации соответствуют типы леса черноольшаник болотнопапоротниковый (*Alnetum thelypteridosum*) и ивняковый (*Alnetum salicosum*).

Асс. *Thelypterido palustris*–*Betuletum pubescentis* Czerwiński 1972 – травяно-осоковые пушистоберезовые леса на торфяных почвах (табл., синтаксон 15, рис. 2, e).

Д. в.: *Betula pubescens*; *Salix cinerea*; *Carex appropinquata*, *C. lasiocarpa*, *C. nigra*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Stellaria palustris*, *Thelypteris palustris*, *Thyselinum palustre*; *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Sphagnum centrale*, *S. squarrosum*, *S. teres*.

К. в.: *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* (A); *Frangula alnus*, *Salix cinerea*; *Carex appropinquata*, *C. elongata*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Thelypteris palustris*, *Thyselinum palustre*; *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum centrale*.

Дом. в.: *Betula pubescens* (A); *Salix cinerea*; *Calamagrostis canescens*, *Carex appropinquata*, *Thelypteris palustris*.

Ассоциация объединяет коренные сообщества пушистоберезовых лесов, занимающие наиболее обводнённые местообитания со слабой проточностью грунтовых вод на относительно глубоких (около 2 м) торфяных почвах.

Древостой образован *Betula pubescens* с участием *Alnus glutinosa*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Подрост обычно редкий, подлесок хорошо выражен (сомкнутость 0,3–0,4), в нём преобладают *Frangula alnus* и *Salix cinerea*, встречаются также *Juniperus communis*, *Salix pentandra*, *S. rosmarinifolia*, *Viburnum opulus*.

В травяно-кустарничковом ярусе доминантов нет; изредка преобладают *Calamagrostis canescens*, *Carex appropinquata*, *Thelypteris palustris*. Наибольшим постоянством отличаются *Athyrium filix-femina*, *Carex appropinquata*, *C. elongata*, *C. lasiocarpa*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Phragmites australis*, *Ranunculus lingua*, *Scutellaria galericulata*, *Thelypteris palustris*, *Thyselinum palustre*, *Stellaria palustris*. Мозаичность микрорельефа обуславливает высокое разнообразие видов мохового покрова; его проективное покрытие составляет 40–60%.

Сообщества образуют крупные лесные массивы по периферии осоковых болот (общая площадь – 2,4 тыс. га), основная их часть сконцентрирована в пределах лесоболотного комплекса «Дикое».

Ассоциации соответствует преимущественно тип леса березняк болотнопапоротниковый (*Betuletum thelypteridosum*).

Заключение

Лесная растительность национального парка «Беловежская пушта» представлена разнообразными по экологии и генезису сообществами, что демонстрирует предложенная синтаксономическая схема. Специфичность видового состава и структуры фитоценозов отражает особенности географического положения региона и характер хозяйственного использования лесной растительности. Преобладание синтаксонов класса *Vaccinio–Piceetea* и высокое постоянство бореальных видов в ценофлоре широколиственных лесов подтверждает отнесение региона к Евразийской таёжной зоне. Из этого также следует, что лесные местообитания на данной территории могут соответствовать охраняемым в Европейском союзе биотопам из группы 9000 – Леса бореальной Европы (Council Directive 92/43/EEC).

Сложная вертикальная структура в высоковозрастных лесах Беловежской пушты отражается на видовом составе сообществ. Во многих случаях в ценофлоре синтаксонов число константных и характерных видов выше по сравнению с аналогичными синтаксонами других регионов. С этой позиции изучение синтаксономического разнообразия лесов Беловежской пушты представляет особую важность для решения актуальных вопросов инвентаризации и охраны растительности Беларуси и соседних государств.

Список литературы

- Беловежская пушта. 1980. Минск. 230 с. [Belovezhskaya pushcha. 1980. Minsk. 230 p.]
Гельтман В. С. 1982. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск. 328 с. [Gel'tman V. S. 1982. Geograficheskii i tipologicheskii analiz lesnoi rastitel'nosti Belorussii. Minsk. 328 p.]
Груммо Д. Г., Цвирко Р. В., Зеленкевич Н. А., Куликова Е. Я., Созинов О. В. 2019. Карта растительности национального парка «Беловежская пушта»: опыт создания и практического использования // Геоботаническое картографирование. СПб. С. 18–38. [Grummo D. G., Tsvirko R. V., Zelenkevich N. A., Kulikova E. Ya., Sozinov O. V. 2019. Karta rastitelnosti natsional'nogo parka «Belovezhskaya pushcha»: opyt sozdaniya i prakticheskogo ispol'zovaniya // Geobotanicheskoe kartografirovaniye. SPb. S. 18–38.]

rastitel'nosti nacional'nogo parka «Belovezhskaya pushcha»: opyt sozdaniya i prakticheskogo ispol'zovaniya // Geobotanicheskoe kartografirovaniye. SPb. S. 18–38.] <https://doi.org/10.31111/geobotmap/2019.18>

Груммо Д. Г., Цвирко Р. В., Куликова Е. Я. 2018. Растительность и биотопы национального парка «Беловежская пушча» // Беловежская пушча. Исследования. Вып. 16. С. 7–18. [Grummo D. G., Tsvirko R. V., Kulikova E. Ya. 2018. Rastitel'nost' i biotopy natsional'nogo parka «Belovezhskaya pushcha» // Belovezhskaya Pushcha. Issledovaniia. Вып. 16. Р. 7–18.]

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. 2011. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. Т. 96. № 6. С. 738–768. [Kucherov I. B., Kutenkov S. A. 2011. Traviano-sfagnovyie sosniaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii // Bot. zhurn. T. 96. № 6. S. 738–768.]

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с. [Mirkin B. M., Naumova L. G. 2012. Sovremennoe sostoianie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti. Ufa. 488 p.]

Рамсарские территории Беларуси: «Болото Дикое». 2020 / Груммо Д. Г., Зеленкевич Н. А., Цвирко Р. В., Журавлёв Д. В., Мойсейчик Е. В., Ермоленкова Г. В., Домбровский В. Ч., Жилинский Д. Ю., Русецкий С. Г., Созинов О. В., Колосков М. Н., Карлионов Н. В., Янута Г. Г., Кулак А. В. / Ред. Д. Г. Груммо. Минск. 260 с. [Ramsarskie territorii Belarusi: «Boloto Dikoe». 2020 / Grummo D. G., Zelenkevich N. A., Tsvirko R. V., Zhuravlev D. V., Mojsejchik E. V., Ermolenkova G. V., Dombrovskij V. Ch., Zhilinskij D. Yu., Rusetskij S. G., Sozinov O. V., Koloskov M. N., Karlionova N. V., Yanuta G. G., Kulak A. V. / Red. D. G. Grummo. Minsk. 260 p.]

Растительность Европейской части СССР. 1980. Ред. С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука. 429 с. [Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR. 1980. Red. S. A. Gribova, T. I. Isachenko, E. M. Lavrenko. L.: Nauka. 429 p.]

Растительный покров Белоруссии: (с картой М. 1:1000000). 1969. Ред. И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман. Минск. 175 с. [Rastitel'nyi pokrov Belorussii: (s kartoi M. 1:1000000). 1969. Red. I. D. Iurkevich, V. S. Gel'tman. Minsk. 175 p.]

Семениченков Ю. А. 2014. Об ассоциации приручевых ельников в Южном Нечерноземье России // Вестник Брянского гос. ун-та. Сер.: Точные и естественные науки. № 4. С. 177–183. [Semenishchenkov Ju. A. 2014. Ob assotsiatsii priruchevykh el'nikov v Iuzhnom Nечernozem'e Rossii // Vestnik Brianskogo gos. un-ta. Ser.: Tochnye i estestvennye nauki. № 4. P. 177–183.]

Смагин В. А. 2010. Растительность лесных евтрофных болот таёжной зоны европейской части России // Бот. журн. Т. 95. № 3. С. 380–404. [Smagin V. A. 2010. Rastitel'nost' lesnykh evtrofnykh bolot taezhnoi zony Evropeiskoi chasti Rossii // Bot. zhurn. T. 95. № 3. P. 380–404.]

Цвирко Р. В. 2017. Синтаксономия сосновых лесов Беларуси // Бюл. Брянского отделения РБО. № 2 (10). С. 45–62. [Tsvirko R. V. 2017. Sintaksonomiia sosnovykh lesov Belarusi // Bul. Brianskogo otdeleniia RBO. № 2 (10). P. 45–62.]

Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб: Мир и семья–95. 990 с. [Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb: Mir i sem'ia–95. 990 p.]

Юркевич И. Д. 1980. Выделение типов леса при лесоустроительных работах. Минск. 120 с. [Iurkevich I. D. 1980. Vydelenie tipov lesa pri lesoustroitel'nykh rabotakh. Minsk. 120 p.]

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 P.

Czerwiński A. 1978. Zbiorowiska leśne północno-wschodniej Polski // Zeszyty Naukowe Politechniki Białostockiej. 27. 205 s.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. Göttingen. 258 S.

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J. -P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. Vol. 19. Suppl. 1. P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–131.

Matuszkiewicz J. M. 2008. Zespoły leśne Polski. Warszawa. 372 s.

Matuszkiewicz W. 2005. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa. 537 s.

Matuszkiewicz W., Danielewicz W., Kićński P., Sikorski P., Szwed W., Wierzba M., Wysocki Cz. 2012. Zbiorowiska roślinne Polski. Lasy i zarośla. Warszawa. 522 s.

Nordic Lichen Flora. 2013. Vol. 5. Cladoniaceae / Eds. T. Ahti, S. Stenroos, R. Moberg. Uppsala: Uppsala University. 117 p.

Sokołowski A. W. 2004. Lasy Puszczy Białowieskiej. Warszawa. 537 s.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. of vegetation science. Vol. 13 (3). P. 451–453.

Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. 2013 / M. Chytrý, J. Doua, J. Roleček, J. Šádlo, K. Boublík, R. Hédli, M. Vítková, D. Zelený, J. Navrátilová, Z. Neuhäuslová, P. Petřík, J. Kolbek, Z. Lososová, K. Šumberová, R. Hrivnák. Praha: Academia. 552 s.

Сведения об авторах

Цвирко Руслан Владимирович

к. б. н., ст. н. с. лаборатории геоботаники и картографии растительности

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники

имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси», Минск

E-mail: r.tsvirko@nut.by

Tsvirko Ruslan Vladimirovich

Ph. D. in Biological sciences, Senior Researcher of the Laboratory of geobotany and vegetation mapping

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the NAS of Belarus, Minsk

E-mail: r.tsvirko@nut.by

Груммо Дмитрий Геннадьевич

к. б. н., зам. директора по научной работе

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники

имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси», Минск

E-mail: zm.hrummy@gmail.com

Grummo Dmitry Gennadevich

Ph. D. in Biological sciences, Deputy Director for Research

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the NAS of Belarus, Minsk

E-mail: zm.hrummy@gmail.com

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 577.182.24:577.182.26

ТЕСТИРОВАНИЕ АНТИБИОТИКОВ БАКТЕРИОСТАТИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ В ALLIUM ТЕСТЕ

© И. И. Концевая, С. В. Жадко, О. Г. Алексеенко
I. I. Kontsevaya, S. V. Zhadko, O. G. Alekseenko

Bacteriostatic antibiotic testing in the Allium test

УО «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины», кафедра ботаники и физиологии растений
246019, Республика Беларусь, г. Гомель, ул. Советская, д. 104. Тел.: +375 (232) 57-89-05, e-mail: ikantsavaya@mail.ru

Аннотация. Изучены цитогенетические эффекты, индуцируемые у *Allium cepa* L. (сорт Стурон) антибиотиками бактериостатического действия. Результаты тестирования показали, что доксициклин (100,0 мг/л), рифампицин (30,0 мг/л) и капреомицин (1000,0 мг/л) в тестируемых концентрациях не оказывают существенного негативного влияния на возникновение патологических процессов в клетках. В то же время при применении тетрациклина (20,0 мг/л) возрастает в 2,0 раза количество патологических митозов в клетках, по сравнению с контролем (с 12 до 24%). Тетрациклин индуцировал задержку митоза в метафазе. Сравнение спектра патологических митозов по вариантам опыта показало, что и в контроле, и в опытных вариантах доминирует патология «забегание/отставание хромосом» в анафазе митоза. Однако необходимо учитывать, что снижение функциональной активности кинетохора может возникать не только в патологических, но и в физиологических условиях. Патологию «мосты» регистрировали во всех клетках (около 61% случаев), находящихся на стадиях анафазы и телофазы, только в варианте применения тетрациклина. Следует акцентировать внимание на разную реакцию меристематических клеток корешков лука при действии структурных изомеров, каковыми являются тетрациклин и доксициклин.

Ключевые слова: антибиотики, митотическая активность, фазный индекс, патология митоза, *Allium cepa*, Allium тест.

Abstract. The cytogenetic effects induced in *Allium cepa* L. (cultivar Sturon) with antibiotics of bacteriostatic effect were tested. The test results showed that doxycycline (100,0 mg/l), rifampicin (30,0 mg/l) and capreomycin (1000,0 mg/l) in the tested concentrations do not have a significant negative effect on the occurrence of pathological processes in the cells. At the same time, with the use of tetracycline (20,0 mg/l), the number of pathological mitoses in the cells increases 2,0 times as compared to the control (from 12 to 24%). Tetracycline induced metaphase delay in mitosis. Comparison of the spectrum of pathological mitoses according to the experimental variants showed that both the control and the experimental variants are dominated by the pathology «running-in / lagging of chromosomes» in the anaphase of mitosis. However, it must be borne in mind that a decrease in the functional activity of the kinetochore can occur not only in pathological, but also in physiological conditions. Pathology «bridges» was recorded in all cells (about 61% of cases) located at the stages of anaphase and telophase only in the tetracycline application. Attention should be paid to the different reaction of onion root meristematic cells under the action of structural isomers, such as tetracycline and doxycycline.

Keywords: antibiotics, mitotic activity, phase index, mitosis pathology, *Allium cepa*, Allium test.

DOI: 10.22281/2686-9713-2020-1-81-88

Введение

Исследования по влиянию антибиотиков на клеточные культуры различных сельскохозяйственных и лесных растений довольно многочисленны (Концевая, 2011; Дунаева, 2015; Ray, Ali, 2017; Liang et al., 2019). Выявлен как стимулирующий эффект антибиотиков, так и представлены сведения о негативном их влиянии на рост культуры клеток и тканей растений. Таким образом, есть потенциальная опасность антибиотиков для клеток эукариотического организма, и эта опасность учитывается в меньшей степени, чем должно быть.

Об этом свидетельствует порой бесконтрольное применение антибиотиков на практике. Имеются немногочисленные работы по цитогенетическому исследованию эффекта антибиотиков на клетки высших организмов в тест-системах, предложенных Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) (Редькин и др., 1996; Гурова, 1997; Kumar, 2018). Однако актуальным вопросом сегодня является изучение влияния побочных воздействий антибиотиков, оказываемых на эукариотический организм. Например, побочные эффекты тетрациклинов связаны с неизбирательностью действия антибиотиков на синтез белка как в клетках микро-, так и макроорганизмов (Селизарова, 2003).

В настоящее время существует ряд современных молекулярно-биологических тестов, но из-за высокой технологической сложности и стоимости их применение ограничено. Наблюдения за особенностями корневой системы лука обыкновенного (*Allium cepa* L.) (Fiskesjö, 1997) показали, что это растение может быть использовано как тест-система для обнаружения потенциально генотоксичных соединений. В качестве показателей цитогенотоксичности корневой меристемы лука, согласно методике, предлагаемой ВОЗ (Руководство..., 1989), были выбраны длина и количество корешков, митотическая активность, доля аберрантных клеток. Результаты тестов с *A. cepa* имеют корреляцию с другими тестами на животных, растениях и микроорганизмах, а также могут быть экстраполированы на человека (Руководство..., 1989).

Рассматриваемые в работе антибиотики относятся к разным химическим группам и по-разному блокируют синтез белка прокариот (Коротяев, Бабичев, 2012; Машковский, 2012). В частности, тетрациклины (тетрациклин, доксициклин) являются ингибиторами элонгации белковой цепи и блокируют связывание aa-tРНК на А-участке рибосомы 70S; рифампицин угнетает активность ДНК-зависимых РНК-полимераз, вследствие чего у бактерий подавляются процессы транскрипции. Капреомицин, подобно рифампицину, относится к противотуберкулёзным средствам из группы гликопептидов; это полипептид, выделенный из *Streptomyces capreolus* (Капреомицин, 2019).

В обычно применяемых дозах все эти антибиотики функционируют бактериостатически. Понятия бактерицидности и бактериостатичности относительны, поскольку ряд препаратов могут быть бактерицидными по отношению к одним микроорганизмам и бактериостатическими – к другим (Остерман, 2018). В зависимости от дозы препараты некоторых групп могут являться бактериостатиками и бактериоцидами (например, современные макролиды, являясь бактериостатиками, в высоких дозах могут оказывать бактерицидный эффект) (Практическое..., 2007).

Цель работы: изучить цитогенетические эффекты, индуцируемые у *Allium cepa* L. антибиотиками бактериостатического действия.

Материалы и методы исследования

Исследование ответных реакций растений *A. cepa* в условиях действия водных растворов антибиотиков выполняли с помощью модифицированного *Allium* теста (Fiskesjö, 1997; Концевая, 2012). В качестве контроля использовали отстоянную водопроводную воду. Растворы антибиотиков также готовили на водопроводной воде (Fiskesjö, 1997).

Луковицы, необходимые для постановки опыта, были приобретены в специализированном магазине; сорт *A. cepa* – «Стурон».

Тестировали следующие антибиотики: тетрациклин (РУП «Белмедпрепараты», Беларусь), доксициклин (РУП «Белмедпрепараты», Беларусь), рифампицин (Holden Medical B. V., Нидерланды), капреомицин (РУП «Белмедпрепараты», Беларусь). Концентрации антибиотиков в мг/л указаны в разделе «Результаты и обсуждение». При выборе концентраций антибиотиков для некоторых из них исходили из концентраций, предлагаемых в информации PhytoTechnology Laboratories (USA) (Antibiotics, 2011). Часть концентраций антибиотиков была выбрана на основании наших предварительных исследований.

Давленные препараты для цитогенетического анализа, окрашенные ацетогематоксилином, изготавливали по общепринятой методике (Паушева, 1988). Анализировали в варианте по 10–30 проростков. В каждом препарате учитывали все клетки на стадии профазы, метафазы, анафазы и телофазы. К стадии метафазы относили клетки на стадии прометафазы. Для выявления стадии митоза, на которой происходит митотический блок, подсчитывали относительную продолжительность фаз митоза (фазный индекс, ФИ, %). Для определения возможной задержки митоза на стадии метафазы использовали метафазно-профазный индекс (МПИ) (Паушева, 1988; Алов, 1972). Патологию митоза (ПМ) подсчитывали как отношение числа клеток с нарушениями митоза к общему числу делящихся клеток (Паушева, 1988) и классифицировали отдельно для каждого корешка по И. А. Алову (1972) с небольшой модификацией. Просмотр препаратов осуществляли на компьютеризированной кариологической станции, оснащённой микроскопом Leica DMR (Германия) при увеличении $40 \times 10 \times 1,5$ или микроскопом Leica Gallen III (Германия) при увеличении 40×10 . По каждому варианту было просмотрено не менее 10000 клеток.

Статистическую обработку полученных результатов исследований проводили с помощью пакета прикладного программного обеспечения MS Excel и Statistica v. 7.0.

Результаты и обсуждение

Патологический митоз в клетках организма является одним из способов возникновения мутаций и развития анеуплоидии (Алов, 1972). Результаты тестирования показали при применении тетрациклина возрастание в 2,0 раза патологических митозов в клетках (с учётом профазы), по сравнению с контролем (рис. 1).

В тоже время при использовании доксициклина, рифампицина и капреомицина наблюдали нормальное значение уровня спонтанного мутирования: 2,0–6,3% (Захаров, 1996; Прохорова и др., 2003). Причём определение корреляционных связей между ПМ с учётом профазы и ПМ без учёта профазы выявило высокое положительное значение, равное 0,95.

Метафазно-профазный индекс свидетельствует о задержке митоза в метафазе в случае, когда его значение будет больше единицы. Анализ данного показателя в опыте указывает на существенное более чем в 2 раза увеличение значения МПИ, по сравнению с контролем, при применении тетрациклина (20,0 мг/л) (рис. 2).

В тоже время доксициклин, несмотря на его пятикратное увеличение концентрации по сравнению с тетрациклином, незначительно превышает значение МПИ, по сравнению с контролем. Действие рифампицина и капреомицина показали отсутствие патологий митоза, связанных с повреждением митотического аппарата.

Для выявления возможной задержки клеток на какой-либо стадии митоза вследствие повреждения цитогенетических структур клетки под действием стрессовых факторов необходим расчёт различных типов митотического индекса и определение долей делящихся клеток (фазных индексов (ФИ)) (Паушева, 1988; Козак, Марченко, 2011).

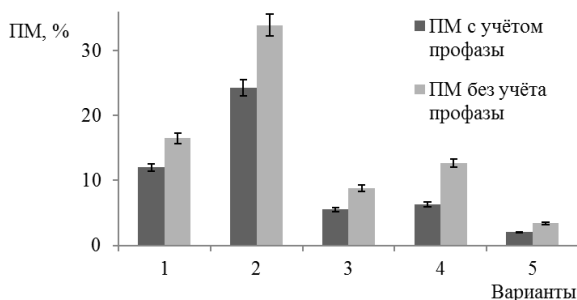


Рис. 1. Влияние тестируемых веществ на патологию митоза (ПМ). Варианты опыта: 1 – контроль (вода); 2 – тетрациклин, 20,0 мг/л; 3 – доксициклин, 100,0 мг/л; 4 – рифампицин, 30,0 мг/л; 5 – капреомицин, 1000,0 мг/л.

Fig. 1. The effect of the test substances on the pathology of mitosis (PM). Test variants: 1 – control (water); 2 – tetracycline, 20,0 mg/l; 3 – doxycycline, 100,0 mg/l; 4 – rifampicin, 30,0 mg/l; 5 – capreomycin, 1000,0 mg/l.

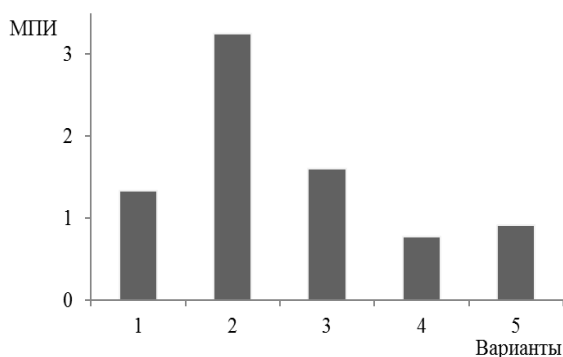


Рис. 2. Влияние тестируемых веществ на метафазно-профазный индекс (МПИ).
Обозначения вариантов – те же, что для рис. 1.

Fig. 2. The effect of test substances on the metaphase-prophase index (МПИ).
The designations of variants are the same as for fig. 1.

В тоже время доля клеток на стадии метафазы существенно увеличилась при действии тетрациклина (рис. 3). Полученные значения метафазного индекса в эксперименте свидетельствуют о том, что тетрациклин вызывает патологии митоза, связанные с повреждением митотического аппарата.

Доля клеток на стадии анафазы имела тенденцию, в том числе существенную, к снижению в вариантах использования доксициклина, рифампицина и капреомицина (рис. 3). Значение телофазного индекса во всех вариантах опыта снизилось, по сравнению с контролем, в 1,3–3,8 раза (рис. 3).

Таким образом, при рассмотрении фазных индексов отмечено индуцирование доксициклином, рифампицином и капреомицином такой патологии митоза как задержка митоза в профазе, что связано с повреждением хромосом. В тоже время тетрациклин индуцировал задержку митоза в метафазе (рис. 3), что, в свою очередь, связано с повреждением митотического аппарата.

Сравнение спектра патологических митозов в вариантах опыта показало, что патологии «забегание/отставание хромосом», «асинхронное веретено деления», «обособление единичных хромосом и группы хромосом в метафазе» встречаются не только в опытных вариантах, но и в контроле. Среди выявленных нарушений, как в контрольном, так и в опытных вариантах с применением доксициклина, рифампицина, капреомицина в числе доминирующих является патология «забегание/отставание хромосом» в анафазе митоза. Патология митоза «забегание/отставание хромосом» в метакинезе и при расхождении к полюсам возникает при повреждении хромосом в области кинетохора. Однако необходимо помнить, что снижение функциональной активности кинетохора может возникать не только в патологических, но и физиологических условиях (Алов, 1972).

Второй по численности оказалась патология «асинхронное веретено деления». Следует подчеркнуть, что обычно меристематические клетки делятся продольно, и лишь немногие

Изучение доли клеток на стадии профазы показало, что в вариантах применения рифампицина, доксициклина и капреомицина она существенно возрастает с 28,4% до 37,0%, 50,0% и 49,5%, соответственно (рис. 3), по сравнению с контролем. Задержка митоза в профазе относится к группе митозов, связанных с повреждением хромосом. Часто наблюдается при нарушениях процессов редупликации хромосом, что обычно происходит при различных воздействиях, нарушающих синтез ДНК.

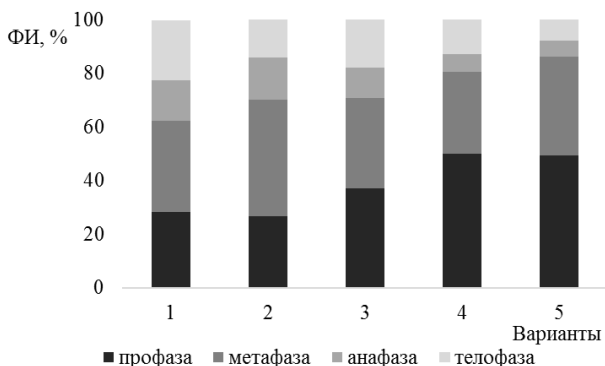


Рис. 3. Влияние тестируемых веществ на фазный индекс (ФИ).
Обозначения вариантов – те же, что для рис. 1.

Fig. 3. The effect of test substances on the phase index (ФИ).
The designations of variants are the same as for fig. 1.

из них делятся поперечно. Чтобы гарантировать получение дочерними клетками одинаковых наборов ДНК, место деления должно разделять пополам митотическое веретено с определенной ориентацией. Асимметричное расположение веретена деления не влияет на распределение ядерного материала ДНК, однако может привести к неравномерному распределению цитоплазматических органелл и, соответственно, ДНК митохондрий и пластид.

В варианте применения тетрациклина патологию «мосты» регистрировали во всех клетках (около 61% случаев), находящихся на стадиях анафазы и телофазы (рис. 4).

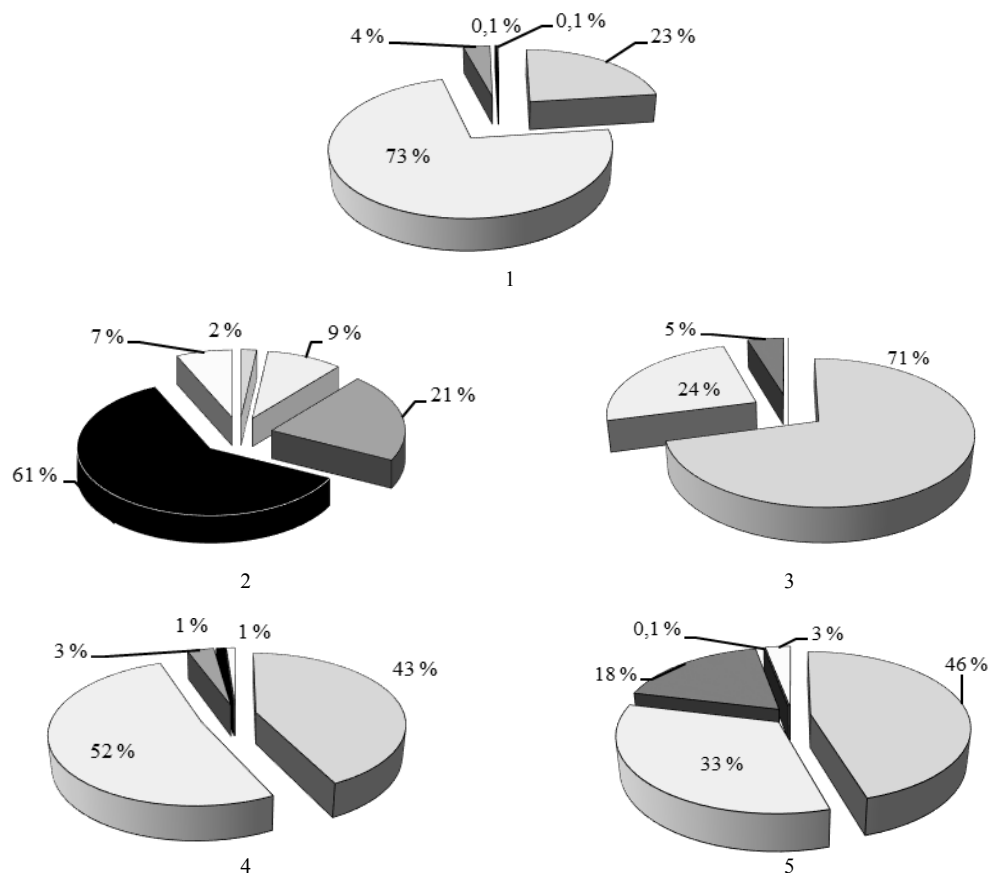


Рис. 4. Состав и спектр патологий митоза в корневой меристеме *Allium cepa*.

Обозначения вариантов – те же, что для рис. 1.

Патологии: □ – асинхронное веретено деления, □ – забегание/отставание хромосом, ■ – обособление единичных хромосом и группы хромосом в метафазе, ■ – мосты, □ – разное.

Fig. 4. The composition and spectrum of mitosis pathologies in the root meristem of *Allium cepa*.

The designations of variants are the same as for fig. 1.

Pathology: □ – asynchronous spindle of division, □ – running/lagging of chromosomes, ■ – isolation of single chromosomes and groups of chromosomes in metaphase, ■ – bridges, □ – different.

Мосты являются следствием разрывов хромосом или хроматид с последующим объединением двух поврежденных хромосом, содержащих собственную центромеру. Образовавшаяся дицентрическая хромосома испытывает воздействие обоих митотических центров, растягивается между ними и образует мост. Мосты бывают одиночные и множественные, хромосомные и хроматидные. Мосты четко видны в анафазе и телофазе, хотя дифференцировать, повреждены хроматида или хромосома, достаточно сложно. В телофазе мосты до-

вольно быстро рвутся, однако в следующем поколении клеток они могут вновь восстанавливаться, сохраняясь в течение 12–15 митотических циклов (Калаев, Карпова, 2004).

Необходимо отметить, что по преобладанию в спектре патологий одного вида можно судить о возможных механизмах действия повреждающего фактора, а также об интенсивности работы систем репарации (Лебедева и др., 2004). При действии тетрациклина в спектре патологических митозов преобладают мосты над отставанием хромосом (61,0% и 9,0% соответственно), поэтому можно говорить, что в данной ткани искомого варианта опыта активно работают репарационные системы (Калаев, Карпова, 2004). Подобные результаты были получены на кукурузе линии Пурпурная Саратовская при тестировании тетрациклина в концентрациях 5, 10, 20, 30 и 40 мг/л (Омельянчук и др., 2004).

Следует акцентировать внимание на токсичном действии тетрациклина, по сравнению с доксициклином. Несмотря на то, что и тетрациклин и доксициклин имеют одинаковую молекулярную массу и химическую суммарную формулу, по номенклатуре IUPAC у них есть отличия (Селизарова, 2003; Машковский, 2012; Тетрациклин, 2019). Тетрациклин и доксициклин являются структурными изомерами. Верхняя периферия тетрациклиновой молекулы была модифицирована химическим путем, что позволило получить полусинтетические тетрациклины – доксициклин, миноциклин и метациклин (первый из них длительно циркулирует в крови, второй обладает повышенной антибактериальной активностью).

Именно при действии тетрациклина повсеместно в клетках, находящихся на стадиях анафазы и телофазы, отмечены двойные и множественные мосты. Обычно мосты задерживают цитотомию, хотя в данном опыте нет фактов, подтверждающих задержку цитотомии (рис. 3, 4). Во всех корешках на препаратах меристематической ткани в единичных случаях отмечали наличие компактных хромосом и многополюсные метафазы.

Следует напомнить, что тетрациклин – бактериостатический антибиотик из группы тетрациклинов; включен в список важнейших лекарственных средств, составляемый ВОЗ (WHO..., 2013). Широко он используется в культуре клеток и тканей растений (Концевая, 2011; Liang et al., 2019). Мы полагаем, что имеет смысл более тщательно рассмотреть роль и значение тетрациклина в антибактериальной терапии, применяемой в биотехнологии растений.

При микроскопировании препаратов в контрольном варианте и в вариантах опыта наблюдали в апикальной меристеме всех придаточных корней лука наличие деления в клетках. Отмечали существенное снижение значений МИ, по сравнению с контролем, в вариантах применения тетрациклина, доксициклина и капреомицина ($p \leq 0,01$) (рис. 5).

Следует акцентировать внимание на реакцию клеток образовательной ткани на тетрациклин (концентрация 20,0 мг/л). В этом варианте опыта, несмотря на высокое значение патологии митоза (рис. 1), повышение метафазно-профазного индекса (рис. 2) и снижение числа делющихся клеток в меристеме корешков лука (рис. 5), митоз имел место во всех корешках.

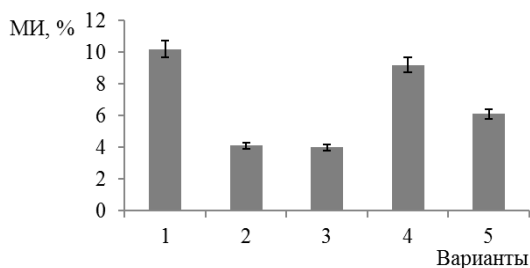


Рис. 5. Влияние тестируемых веществ на митотический индекс (МИ).
Обозначения вариантов – те же, что для рис. 1.

Fig. 5. The effect of test substances on the mitotic index (МИ).
The designation of variants are the same as for fig. 1.

Заключение

Таким образом, результаты тестирования показали, что доксициклин (100,0 мг/л), рифампицин (30,0 мг/л) и капреомицин (1000,0 мг/л) в тестируемых концентрациях не оказывают существенного влияния на возникновение патологических процессов в клетках. В то же время при применении тетрациклина (20,0 мг/л) возрастает в 2,0 раза количество патологических

митозов в клетках, по сравнению с контролем. Тетрациклин индуцировал задержку митоза в метафазе. Сравнение спектра патологических митозов по вариантам опыта показало, что и в контроле, и в опытных вариантах доминирует патология «забегание/отставание хромосом» в анафазе митоза. Однако необходимо учитывать, что снижение функциональной активности кинетохора может возникать не только в патологических, но и физиологических условиях. Патологию «мосты» регистрировали во всех клетках (около 61% случаев), находящихся на стадиях анафазы и телофазы, только в варианте применения тетрациклина. Следует указать на разную реакцию меристематических клеток корешков лука при действии структурных изомеров, каковыми являются тетрациклин и доксициклин.

Работа выполнена в рамках ГПНИ (№ темы М19-33).

Список литературы

- Алов И. А. 1972. Цитофизиология и патология митоза. М.: Медицина. 264 с. [Alov I. A. 1972. Citofiziologija i patologija mitoz. M.: Medicina. 264 p.]
- Гурова О. П. 1997. Цитогенетические эффекты бета-лактамов антибиотиков в стратегии их использования: автореф. дис. ... канд. мед. наук. Омск. 24 с. [Gurova O. P. 1997. Citogeneticheskie yeffekty beta-laktamnyh antibiotikov v strategii ih ispol'zovaniya: avtoreferat dis. ... kand. med. nauk. Omsk. 24 p.]
- Дунаева С. Е. 2015. Бактериальные микроорганизмы, ассоциированные с тканями растений в культуре *in vitro*: идентификация и возможная роль // Сельскохозяйственная биол. Т. 5. № 1. С. 3–15. [Dunaeva S. E. 2015. Bakteri-al'nye mikroorganizmy, associirovannye s tkanjami rastenii v kul'ture *in vitro*: identifikacija i vozmozhnaja rol' // Sel'sko-hozjaistvennaja boil. T. 5. № 1. P. 3–15.]
- Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с. [Zaharov V. M., Baranov A. S., Borisov V. I., Valeckii A. V., Krjazheva N. G., Chistjakova E. K., Chubinishvili A. T. 2000. Zdorov'e sredy: metodika ocenki. M.: Centr yekologicheskoi politiki Rossii. 68 p.]
- Калаев В. Н., Карпова С. С. 2004. Цитогенетический мониторинг: методы оценки загрязнения окружающей среды и состояния генетического аппарата организма. Воронеж: ВГУ. 80 с. [Kalaev V. N., Karpova S. S. 2004. Citogeneticheskii monitoring: metody ocenki zagrjaznenija okruzhayushei sredy i sostojanija geneticheskogo apparata or-ganizma. Voronezh: VGU. 80 p.]
- Капреомицин (Capreomycin) [Capreomicin (Capreomycin)]. 2019. URL: https://www.rlsnet.ru/mnn_index_id_2284.htm. Дата обращения [Date of access]: 8.05.2019. 2019.
- Козак М. Ф., Марченко Н. В. 2011. Цитогенетические эффекты взаимодействия антропогенного загрязнения вод Нижней Волги. Астрахань: Изд. дом «Астраханский университет». 116 с. [Kozak M. F., Marchenko N. V. 2011. Citogeneticheskie yeffekty vzaimodeistviya antropogennogo zagrjaznenija vod Nizhnei Volgi. Astrahan': Izd. dom «Astrahanskii universitet». 116 p.]
- Концевая И. И. 2011. Использование антибиотиков в культуре тканей берёзы // Лесоведение. № 1. С. 45–51. [Koncevaja I. I. 2011. Ispol'zovanie antibiotikov v kul'ture tkanei berezy // Lesovedenie. № 1. P. 45–51.]
- Концевая И. И., Толкачева Т. А. 2012. Совершенствование методики биотестирования на основе Allium-теста // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. № 6 (72). С. 57–65. [Koncevaja I. I., Tolkacheva T. A. 2012. Sovershenstvovanie metodiki biotestirovaniya na osnove Allium-testa // Vesnik Vicebskaga dzjarzhaŭnaga ūniversiteta. № 6 (72). P. 57–65.]
- Коротяев А. И., Бабичев С. А. 2012. Медицинская микробиология, иммунология и вирусология: учебник для мед. вузов. СПб: СпецЛит. 5-е изд., испр. и доп. 760 с. [Korotjaev A. I., Babichev S. A. 2012. Medicinskaja mikro-biologija, immunologija i virusologija: uchebnik dlja med. vuzov. SPb.: SpecLit. 5-e izd., ispr. i dop. 760 p.]
- Лебедева Л. И., Федорова С. А., Трунова С. А., Омелянчук Л. В. 2004. Митоз. Регуляция и организация деления клеточного ядра // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1589–1608. [Lebedeva L. I., Fedorova S. A., Trunova S. A., Omel'jan-chuk L. V. 2004. Mitoz. Reguljacija i organizacija delenija kletocznego jadra // Genetika. T. 40. № 12. P. 1589–1608.]
- Машковский М. Д. 2012. Лекарственные средства. 16-е изд., перераб., испр. и доп. М.: Новая волна. 1216 с. [Mashkovskii M. D. 2012. Lekarstvennye sredstva. 16-e izd., pererab., ispr. i dop. M.: Novaja volna. 1216 p.]
- Омелянчук Л. В., Федорова С. А. 2010. Основные события клеточного цикла: их регуляция и организация. Новосибирск: НГУ. 47 с. [Omel'janchuk L. V., Fedorova S. A. 2010. Osnovnye sobytija kletocznego cikla: ih reguljacija i organizacija. Novosibirsk: NGU. 47 p.]
- Остерман И. А. 2018. Поиск и изучение новых антибиотиков ингибиторов синтеза белка: Дис. ... докт. хим. наук. М. 291 с. [Osterman I. A. 2018. Poisk i izuchenie novyh antibiotikov ingibitorov sinteza belka: Dis. ... dokt. him. nauk. M. 291 p.]
- Паушева З. П. 1988. Практикум по цитологии растений: учебники и учеб. пособия для студентов высших учеб. заведений. 4-е изд. перераб. и доп. М.: Агропромиздат. 271 с. [Pausheva Z. P. 1988. Praktikum po citologii rastenii: uchebniki i ucheb. posobija dlja studentov vysshih ucheb. zavedenii. 4-e izd. pererab. i dop. M.: Agropromizdat. 271 p.]

Практическое руководство по антиинфекционной химиотерапии. 2007. Ред. Л. С. Страчунского, Ю. Б. Белоусова, С. Н. Козлова. Смоленск: МАКМАХ. 464 с. [Prakticheskoe rukovodstvo po antiinfekcionnoi himioterapii. 2007. Red. L. S. Strachunskogo, Yu. B. Belousova, S. N. Kozlova. Smolensk: MAKMAN. 464 p.]

Прохорова И. М., Ковалева М. И., Фомичева А. Н. 2003. Оценка митотоксического и мутагенного действия факторов окружающей среды: методические указания. Ярославль: Ярославский гос. ун-т. 32 с. [Prohorova I. M., Kovaleva M. I., Fomicheva A. N. 2003. Ocenka mitotoksicheskogo i mutagenного deistviya faktorov okruzhayushei sredy: metodicheskie ukazaniya. Jaroslavl': Jaroslavlsky gos. un-t. 32 p.]

Редькин Ю. В., Пеневская Н. А., Гурова О. П. 1996. Цитогенотоксические эффекты бета-лактамов антибиотиков // Уч. зап. биологического ф-та Омского гос. пед. ун-та. С. 16–28. [Red'kin Yu. V., Pen'evskaja N. A., Gurova O. P. 1996. Citogenotoksicheskie yeffekty beta-laktamnyh antibiotikov // Uch. zap. biologicheskogo fak-ta Omskogo gos. ped. un-ta. P. 16–28.]

Руководство по краткосрочным тестам для выявления мутагенных канцерогенных химических соединений. Гигиенические критерии окружающей среды. 1989. Женева: ВОЗ. № 51. 212 с. [Rukovodstvo po kratkosrochnym testam dlja vyjaveniya mutagennyh kancerogennyh himicheskikh soedinenii. Gigienicheskie kriterii okruzhayushei sredy. 1989. Zheneva: VOZ. № 51. 212 p.]

Селизарова Н. О. 2003. Антибиотики, нарушающие синтез макромолекул // Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. Т. 1. № 1. С. 71–79. [Selizarova N. O. 2003. Antibiotiki, narushayushie sintez makromolekul // Obzory po klinicheskoi farmakologii i lekarstvennoi terapii. T. 1. № 1. P. 71–79.]

Тетрациклин. 2019. [Tetraciklin. 2019]. URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D0%B5%D1%82%D1%80%D0%B0%D1%86%D0%B8%D0%BA%D0%BB%D0%B8%D0%BD>. Дата обращения [Date of access]: 8.05.2019.

Antibiotics. 2011. PhytoTechnology Laboratories. URL: <http://phytotechlab.com/index.php/biochemicals/antibiotics>. Date of access: 19.02.2016.

Fiskesjö G. 1997. The Allium test for screening chemicals; evaluation of cytological parameters // Plants for environmental studies. CRC Press LLC. N.-Y. P. 308–333.

Liang Ch., Wu R., Han Yu., Wan T., Cai Yu. 2019. Optimizing suitable antibiotics for bacterium control in micropropagation of cherry rootstock using a modified leaf disk diffusion method and E test // Plants. Vol. 8. N 66. P. 1–13. URL: <https://doi.org/10.3390/plants8030066>. Date of access: 1.03.2020.

Kumar S. 2018. Chromosomal disturbances during mitotic activity of root tip cells in *Allium* by certain commonly used antibiotics // Pharmacognosy Journ. Vol. 10. N 2. P. 355–365.

Ray S. S., Ali N. 2017. Biotic contamination and possible ways of sterilization: a review with reference to bamboo micropropagation // Brazilian Archives of Biology and Technology. Vol. 60. P. 1–12. URL: <https://doi.org/10.1590/1678-4324-2016160485>. Date of access: 1.03.2020.

WHO. 2013. Model List of Essential Medicines 18th list (April 2013) (Final Amendments – October 2013) URL: http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/93142/1/EML_18_eng.pdf?ua=1. Дата обращения [Date of access]: 8.05.2019.

Сведения об авторах

Концевая Ирина Ильинична

к. б. н., доцент, доцент кафедры ботаники и физиологии растений
УО «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», Гомель
E-mail: ikantsavaya@mail.ru

Жадько Светлана Владимировна

ассистент кафедры ботаники и физиологии растений
УО «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», Гомель
E-mail: zhadkovs@mail.ru

Алексеевко Ольга Геннадьевна

магистрант кафедры ботаники и физиологии растений
УО «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», Гомель
E-mail: alekseenkoolgagennadevna@gmail.com

Kontsevaya Irina Ilinichna

Ph. D., Ass. Professor of the Department of Botany
and Physiology of plants
Francisk Skorina Gomel State University, Gomel
E-mail: ikantsavaya@mail.ru

Zhadko Svetlana Vladimirovna

Assistant of the Department of Botany
and Physiology of plants
Francisk Skorina Gomel State University, Gomel
E-mail: zhadkovs@mail.ru

Alekseenko Olga Gennadevna

Postgraduate of the Department of Botany
and Physiology of plants
Francisk Skorina Gomel State University, Gomel
Email: alekseenkoolgagennadevna@gmail.com

ХРОНИКА

**МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ,
ПОСВЯЩЁННАЯ 130-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА Б. М. КОЗО-ПОЛЯНСКОГО,
80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА К. Ф. ХМЕЛЁВА
«ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ»**

**IX РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ «ФЛОРА СРЕДНЕЙ РОССИИ»
(ВОРОНЕЖ, ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ, МЕДИКО-
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ, КАФЕДРА БОТАНИКИ И МИКОЛОГИИ, 3–7 ФЕВРАЛЯ 2020 Г.)**

International scientific conference dedicated to the 130th anniversary of the birth
of Professor B. M. Kozo-Polyansky, the 80th birthday of Professor K. F. Khmelev
«Problems of Botany: history and modernity»

IX work meeting «Flora of Middle Russia» (Voronezh, Voronezh State University,
Faculty of Biology, Department of Botany and Mycology, February 3–7, 2020)

Международная научная конференция, посвящённая юбилеям известных ботаников, заведовавших ботанической кафедрой Воронежского государственного университета, и IX рабочее совещание «Флора Средней России» прошли в ВГУ 3–7 февраля 2020 г.

В конференции приняли участие более 70 специалистов из высших учебных заведений, заповедников и научных центров России, Азербайджана, Канады, Казахстана, Вьетнама и Китая. Из отечественных учёных с докладами выступили представители научных, природоохранных и образовательных учреждений Центрального Черноземья, Москвы, Санкт-Петербурга, Брянска, Вологды, Иваново, Иркутска, Кемерово, Кирова, Костромы, Краснодара, Махачкалы, Новосибирска, Пензы, Петрозаводска, Пятигорска, Рязани, Самары, Саранска, Сочи, Ставрополя, Танхоя, Тольятти, Тулы, Тюмени, Уфы, Череповца, Якутска.



Участники конференции «Проблемы ботаники: история и современность», посвящённой 130-летию со дня рождения профессора Б. М. Козо-Полянского, 80-летию со дня рождения профессора К. Ф. Хмелёва

Сопредседателями заседаний конференции стали: академик РАН **Н. П. Гончаров**, проректор ВГУ, д. х. н. **О. А. Козадёров**, заведующий кафедрой биологии и микологии ВГУ, д. б. н. **В. А. Агафонов**, директор Уфимского Института биологии УФИЦ РАН, д. б. н. **В. Б. Мартыненко**.

Всего в ходе конференции было заслушаны и обсуждены 52 доклада, посвящённых истории науки, вопросам систематики растений, классификации и динамики растительности, изучения растительного покрова регионов, организации охраны природных комплексов, функционированию особо охраняемых природных территорий.

В музее истории ВГУ состоялось открытие выставки, посвящённой выдающимся отечественным ботаникам – профессорам Б. М. Козо-Полянскому и К. Ф. Хмельёву. На выставке были представлены фотографии, рукописи, гербарные образцы, книги и личные вещи Бориса Михайловича и Константина Филипповича.

На кафедре ботаники и микологии состоялось торжественное открытие мемориальной доски памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора ВГУ Б. М. Козо-Полянского. Все эти мероприятия вызвали большой интерес не только участников конференции, но и студентов и сотрудников университета.

Выступавшие на открытии мемориальной доски проректор по науке и инновациям ВГУ **О. А. Козадёров**, советник ректора ВГУ **В. С. Листенгаген** отметили значимость личности Бориса Михайловича для науки и университета. Сотрудники кафедры, организовавшие конференцию, рассказали о том, как память о Борисе Михайловиче оказывает влияние на традиции, научный и духовно-нравственный климат не только коллектива кафедры, но и всего вуза.

Имя профессора Б. М. Козо-Полянского присвоено Гербарию ВГУ (VOR) и Ботаническому саду ВГУ, организатором и первым директором которого был Борис Михайлович.

Прозвучавшие на конференции слова о Б. М. Козо-Полянском и его вкладе в мировую науку хорошо иллюстрирует высказывание участника конференции, профессора мемориального университета Ньюфаундленда (Канада) **А. У. Игамбердиева**: «... в лице Б. М. Козо-Полянского мы имеем великого учёного, внесшего вклад в биологию, сравнимый с формулировкой клеточной теории <...> им была сформулирована центральная цитологическая составляющая эволюционного процесса – происхождение эукариотической клетки путем инкорпорирования гетеротрофных и автотрофных прокариотических предшественников».

Много добрых слов на конференции было сказано о Константине Филипповиче Хмельёве, который был активным и умелым организатором науки. Занимая различные общественные должности, как волевой, энергичный, полный творческих планов, преданный делу человек и яркая личность, он привлекал молодёжь, коллег и друзей, всех, кому приходилось с ним общаться. По его руководством осуществлены исследования различных компонентов растительного покрова Воронежской области, мико- и лишенобиоты региона. Константин Филиппович уделял большое внимание подготовке научных кадров, осуществляя руковод-



Открытие мемориальной доски памяти Б. М. Козо-Полянского
(медико-биологический факультет,
кафедра ботаники и микологии, 3 февраля 2020 г.).

Opening of the memorial plaque in memory of B. M. Kozo-Polyansky
(Faculty of Biology, Department of Botany
and Mycology, February 3, 2020).

ство аспирантами и соискателями. Им подготовлены 5 докторов и 25 кандидатов биологических наук. В 1994 г. по инициативе Константина Филипповича совместно с сотрудниками кафедры в университете был создан «Музей растительного покрова Центрального Черноземья», который вместе с Гербарием ВГУ стал единым учебно-научным комплексом. В 2002 г. музею было присвоено имя профессора К. Ф. Хмелёва.

В рамках конференции было проведено IX рабочее совещание по флоре Средней России на котором **А. В. Щербаков** (г. Москва) сделал доклад о динамике изучения флоры региона. Был дан обзор работ и подведены некоторые итоги исследований по Средней России в целом и по отдельным административным областям. На совещании были обсуждены проблемы современных региональных флористических исследований, состоялся обмен информацией, идеями и мнениями по поводу исследования флоры Средней России на современном этапе.

По итогам работы конференции и совещания была принята резолюция, в которой участники особо подчеркнули, что регулярное проведение подобных мероприятий крайне необходимо, так как способствует более действенному расширению и углублению научно-организационных контактов и новых знаний. Реализация задач, стоящих перед ботанической наукой неразрывно связана с развитием опыта и традиций отечественных ботанических школ, подготовкой высокопрофессиональных кадров на профильных кафедрах высших учебных заведений, способных обеспечить инновационные тенденции развития ботанической и микологической науки во всех направлениях.

Участники конференции с сожалением отметили, что в настоящее время в структуре вузов на территории Центрального Черноземья и иных регионов России всё меньше остается кафедр ботанического профиля, и считают необходимым обратиться к Минобрнауки и Правительству РФ, руководству вузов с указанием на необходимость остановить ликвидацию кафедр ботаники и их объединение с другими кафедрами в вузах страны, так как такой подход приводит к снижению необходимого уровня знаний об автотрофном и иных компонентах биомов и в итоге наносит непоправимый вред эффективному сохранению биоразнообразия.

К началу конференции был издан сборник её материалов: *Проблемы ботаники: история и современность: мат. Междунар. науч. конф., посвящённой 130-летию со дня рождения проф. Б. М. Козо-Полянского, 80-летию со дня рождения проф. К. Ф. Хмелёва, IX научного совещания «Флора Средней России» (Воронеж, 3–7 февраля 2020 г.) / под ред. В. А. Агафонова. – Воронеж: Цифровая полиграфия, 2020. – 391 с. Сборник включён в базу РИНЦ.*

© **В. А. Агафонов**
V. A. Agafonov

¹Д. б. н., профессор, заведующий кафедрой ботаники и микологии,
ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»
394018, Россия, г. Воронеж, Университетская пл., д. 1. Тел.: +7 (473) 220-88-52, e-mail: agafonov@mail.ru

¹ScD in Biological sciences, Professor, Head of the Dpt. of Botany and Mycology, Voronezh State University
394018, Russia, Voronezh, Universitetskaya sq., 1. Tel.: +7 (473) 220-88-52, e-mail: agafonov@mail.ru

АННОТАЦИИ НОВЫХ КНИГ



Чёрная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения / Д. В. Дубовик [и др.]; под общ. ред. В. И. Парфёнова, А. В. Пугачевского. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.

Black Data Book of the flora of Belarus: alien harmful plants / D. V. Dubovik [and others]; ed. V. I. Parfenov, A. V. Pugachevsky. Minsk: Belarusskaya navuka, 2020. 407 p.

В книге обобщены сведения о биологических, экологических особенностях 52 видов наиболее вредоносных чужеродных сосудистых растений, широко распространившихся в природных и нарушенных экосистемах Беларуси. Охарактеризованы способы и история проникновения этих видов на территорию страны, даны рекомендации по предотвращению их дальнейшего распространения и проведению истребительных и других мероприятий, направленных на ограничение их расселения. Приведено 68 оригинальных картосхем, характеризующих распространение инвазионных видов сосудистых растений по территории Беларуси.

Предназначена для работников системы Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды, специалистов лесного хозяйства и зелёного строительства, научных работников, преподавателей вузов, а также широкого круга читателей, интересующихся проблемами экологии.

Чёрная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга: ООО «Ваш домъ», 2019. 342 с.

Black Data Book of the Kaluga Region. Vascular plants. Kaluga: ООО «Vash Dom». 342 p.

«Чёрная книга» составлена на основе многолетнего изучения чужеродной флоры Калужской области. Выделены наиболее активные заносные растения, представляющие экономическую и экологическую угрозы. Эти виды ранжированы по активности и потенциальной опасности. К первой категории отнесён единственный вид – борщевик Сосновского, которые необходимо организованно уничтожать. Вторая – виды, посадки которых необходимо планомерно заменять посадками аборигенных растений. Третья – виды, которые нельзя высаживать в области при организованных посадках: в лесополосах, при рекультивации карьеров, в сельскохозяйственной практике, на клумбах. Четвёртая – виды, для которых необходим мониторинг состояния в области. Это виды, чья численность в естественных местообитаниях растёт и нуждается в изучении, но меры борьбы с которыми неочевидны или не разработаны.

Для каждого вида приведены: морфологическое описание, особенности его размножения и экологии, естественный ареал и распространение в Средней России, история расселения в Калужской области, картосхема по административным районам региона с учётом активности в регионе, указаны последствия внедрения вида в естественные ценозы и возможные меры борьбы.

Для специалистов-биологов, экологов, студентов естественнонаучных специальностей, работников природоохранных организаций, натуралистов.



Природообустройство Полесья: монография: в 4 кн. / под общ. науч. ред. Ю. А. Мажайского, А. Н. Рокочинского, А. А. Волчека, О. П. Мешика, Е. Езнаха. Рязань: Мешер. ф-л ФГБНУ «ВНИИГиМ им. А. Н. Костякова», 2019. Кн. 4: Полесья Юго-Западной России. Т. 1. 354 с.

Enviromental Engineering in Polesye: monograph: in 4 books / ed. by Yu. Mazhayskiy, A. Rokochynskiy, A. Volchak, J. Jeznach. Ryazan: Meshchersk office of VNIIGiM of A. N. Kostiakov, 2019. Book 4: Polesye of South-Western Russia. V. 1. 354 p.

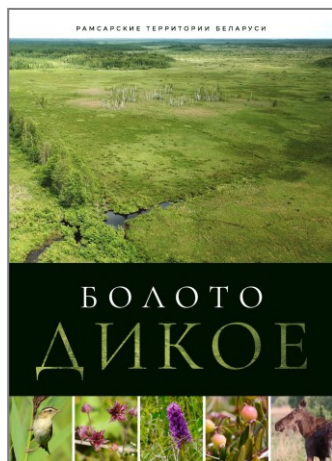
Международное издание продолжает монографическую серию, посвящённую обобщению результатов многолетних исследований и производственного опыта в природных, исторических, водохозяйственно-мелиоративных, социально-экономических, режимно-технологических, экологических, экономических аспектах обустройства природы полесских регионов территории Беларуси, Украины, Польши и России. Обсуждается неоднозначность термина «Полесье», единство и разнообразие его природы.

В первой части тома даётся общая характеристика природы полесских ландшафтов юго-западной России: климатических условий и ресурсов, поверхностных вод, флоры и растительности разных типов, модельных территорий полесий данного региона. Вторая часть тома посвящена практическим вопросам землепользования, почвенным и растительным ресурсам, технологиям и техническим решениям по реабилитации территорий в условиях радиоактивного загрязнения.



Рамсарские территории Беларуси: «Болото Дикое» / Д. Г. Груммо [и др.]; под ред. Д. Г. Груммо. Минск: Колорград, 2020. 260 с.

Ramsar territories of Belarus: «Dikoye Swamp» / D. G. Grummo [et al.]; ed. D. G. Grummo. Minsk: Kolorgrad, 2020. 260 p.



Водно-болотное угодье международного значения «Болото Дикое» – один из наиболее уникальных объектов заповедного фонда Беларуси. На протяжении нескольких столетий болото активно осваивалось человеком, что привело к формированию современного облика ландшафтов, растительного и животного мира.

Книга содержит оригинальные материалы, полученные в ходе многолетних полевых исследований болотного массива и прилегающих территорий. Приведены подробные данные о климате, рельефе, гидрологии и гидрографии, стратиграфии торфяной залежи, ландшафтах особо охраняемой природной территории. Дано описание флоры, фауны, растительности и биотопов, составлены списки редких и охраняемых видов растений и животных. Представлены сведения об историко-культурном наследии, рекреационном и социально-экономическом потенциале района размещения особо охраняемой природной территории. Книга иллюстрирована оригинальными авторскими и архивными фото-

графиями, рисунками, схемами. Впервые составлены и публикуются крупномасштабные тематические карты: почв, ландшафтов, растительности, биотопов, современного состояния растительного покрова, биологических ресурсов, динамики экосистем и др.

Издание представляет интерес для учёных (биологов, географов, экологов), преподавателей и студентов вузов, учителей школ, сотрудников природоохранных учреждений, краеведов и всех любителей природы.

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора	4
Флористика	
Яцына А. П. Лишайники рода <i>Parmelia</i> Ach. в Беларуси	5–16
Геоботаника	
Браславская Т. Ю., Тихонова Е. В. Лесные и кустарниковые местообитания национального парка «Смоленское Поозерье»: к вопросу об использовании классификации EUNIS при инвентаризации биоразнообразия и организации его охраны	17–35
Булохов А. Д., Панасенко Н. Н., Семенищенков Ю. А., Харин А. В. Динамика болотных лугов в условиях ксерофитизации поймы реки Десны	36–56
Цвирко Р. В., Груммо Д. Г. Синтаксономическое разнообразие лесной растительности национального парка «Беловежская пуща» (Беларусь)	57–80
Физиология и биохимия растений	
Концевая И. И., Жадко С. В., Алексеенко О. Г. Тестирование антибиотиков бактериостатического действия в Allium-тесте	81–88
Хроника	
Международная научная конференция, посвящённая 130-летию со дня рождения профессора Б. М. Козо-Полянского, 80-летию со дня рождения профессора К. Ф. Хмелёва «Проблемы ботаники: история и современность»; IX рабочее совещание «Флора Средней России» (Воронеж, Воронежский государственный университет, медико-биологический факультет, кафедра ботаники и микологии, 3–7 февраля 2020 г.)	89–91
Аннотации новых книг	92–93

CONTENTS

From Editor	4
Flora studying	
Yatsyna A. P. The lichen genus <i>Parmelia</i> Ach. in Belarus	5–16
Geobotany	
Braslavskaya T. Yu., Tikhonova E. V. Forest and shrub habitats within the «Smolenskoe Poozerie» National Park: on the EUNIS habitat classification application for invention and conservation of biodiversity	17–35
Bulokhov A. D., Panasenko N. N., Semenishchenkov Yu. A., Kharin A. V. Dynamics of the reed mannagrass-meadows in conditions of the xerophytization of floodplain of the Desna River	36–56
Tsvirko R. V., Grummo D. G. Syntaxonomical diversity of forest vegetation of the national park «Belovezhskaya Pushcha» (Belarus)	57–80
Physiology and biochemistry of plants	
Kontsevaya I. I., Zhadko S. V., Alekseenko O. G. Bacteriostatic antibiotic testing in the Allium test	81–88
Chronicle	
International scientific conference dedicated to the 130 th anniversary of the birth of Professor B. M. Kozopolyansky, the 80 th birthday of Professor K. F. Khmelev «Problems of Botany: history and modernity»; IX work meeting «Flora of Middle Russia» (Voronezh, Voronezh State University, Faculty of Biology, Department of Botany and Mycology, February 3–7, 2020)	89–91
Book review	92–93

Сетевое издание
Разнообразие растительного мира

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Главный редактор сетевого издания:
доктор биологических наук, профессор
А. Д. Булохов

Оригинал-макет: *Ю. А. Семениченков*
Редактор англоязычного текста *А. В. Грачёва*
Художник *М. А. Астахова*

На обложке – *Malus domestica* Borkh.

Адрес учредителя:
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:
РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Дата размещения сетевого издания в сети Интернет
на официальном сайте <http://dpw-brgu.ru>: 21.04.2020