

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина»  
Институт естественных наук

УДК 581.412:574.3

*На правах рукописи*



Кононова Ольга Анатольевна

**РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ  
ВО ФЛОРЕ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА  
(БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ)**

Специальность: 03.02.01 – ботаника

**ДИССЕРТАЦИЯ**  
на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук, доцент  
Шушпанникова Галина Сергеевна

Сыктывкар – 2017

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| ВВЕДЕНИЕ.....                                                                                                                                           | 4   |
| ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА<br>ИССЛЕДОВАНИЯ.....                                                                                      | 11  |
| ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....                                                                                                             | 29  |
| 2.1. Объекты исследования .....                                                                                                                         | 30  |
| 2.2. Методы исследования.....                                                                                                                           | 31  |
| ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ ВИДОВ<br>РАСТЕНИЙ.....                                                                                     | 48  |
| 3.1. Систематическое положение редких видов .....                                                                                                       | 54  |
| 3.2. Ареалы распространения редких видов.....                                                                                                           | 55  |
| 3.3. Эколого-ценотическая приуроченность редких видов .....                                                                                             | 58  |
| ГЛАВА 4. БИОМОРФОЛОГИЯ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ РЕДКИХ ВИДОВ<br>РАСТЕНИЙ.....                                                                                   | 78  |
| 4.1. Биоморфология редких видов растений .....                                                                                                          | 78  |
| 4.2. Онтоморфогенез <i>Tragopogon orientalis</i> L. ....                                                                                                | 154 |
| ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ<br>РАСТЕНИЙ И ИХ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ.....                                                   | 162 |
| 5.1. Структура ценопопуляций редких видов растений.....                                                                                                 | 162 |
| 5.2. Семенная продуктивность некоторых редких видов растений.....                                                                                       | 173 |
| 5.3. Оценка состояния и рекомендации по охране изученных ценопопуляций                                                                                  | 178 |
| ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-БОТАНИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ОСОБО<br>ОХРАНЯЕМОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ, ПЛАНИРУЕМОЙ К СОЗДАНИЮ<br>В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА ..... | 194 |
| ВЫВОДЫ .....                                                                                                                                            | 202 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....                                                                                                                                  | 204 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ.....                                                                                                                                         | 234 |
| Приложение 1. Характеристика почв в местах обитания редких видов растений<br>в бассейне верхнего течения р. Северная Двина .....                        | 235 |
| Приложение 2. Перечень (список) редких охраняемых видов сосудистых<br>растений бассейна верхнего течения р. Северная Двина.....                         | 239 |

|                                                                                                                                                                                           |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Приложение 3. Перечень (список) редких видов сосудистых растений бассейна<br>верхнего течения р. Северная Двина, нуждающихся в биологическом контроле<br>.....                            | 241 |
| Приложение 4. Перечень (список) редких видов сосудистых растений бассейна<br>верхнего течения р. Северная Двина, потенциальных для включения в Красную<br>книгу Вологодской области ..... | 243 |
| Приложение 5. Координаты местонахождений, площадь и численность<br>ценопопуляций редких видов растений в бассейне верхнего течения р. Северная<br>Двина .....                             | 244 |
| Приложение 6. Характеристика структуры ценопопуляций редких видов<br>растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина.....                                                          | 248 |
| Приложение 7. Онтогенетические спектры ценопопуляций редких видов<br>растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина.....                                                          | 250 |
| Приложение 8. Виталитетные спектры ценопопуляций редких видов растений в<br>бассейне верхнего течения р. Северная Двина .....                                                             | 252 |
| Приложение 9. Список видов сосудистых растений в бассейне верхнего течения<br>р. Северная Двина .....                                                                                     | 252 |
| Приложение 10. Географическая структура, эколого-ценотический и<br>биоморфный состав редких растений в бассейне верхнего течения р. Северная<br>Двина .....                               | 260 |
| Приложение 11. Представленность редких видов растений разных эколого<br>ценотических групп в фитоценозах бассейна верхнего течения р. Северная<br>Двина .....                             | 271 |
| Приложение 12. Значения экологических шкал для редких видов растений,<br>произрастающих в бассейне верхнего течения р. Северная Двина .....                                               | 274 |
| Приложение 13. Результаты опытов по проращиванию семян <i>Tragopogon</i><br><i>orientalis</i> L. и <i>Gentiana cruciata</i> L. ....                                                       | 283 |

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Изучение редких видов заслуживает особого внимания в связи с тем, что сохранение биологического разнообразия в последние десятилетия стало одной из глобальных проблем человечества (Вахрамеева, 1988; Конвенция о биологическом разнообразии..., 1992; Национальная стратегия..., 2001). Об этом свидетельствуют материалы Глобальной стратегии сохранения растений (Global Strategy..., 2003), разработанной и принятой на шестой Конференции Сторон Конвенции о биологическом разнообразии, проходившей в 2002 г. в Гааге. Согласно Европейской стратегии сохранения растений (Европейская стратегия..., 2003) охрана редких и уязвимых видов растений невозможна без инвентаризации флор, ведения Красных Книг регионального и федерального значения, создания сети особо охраняемых природных территорий, а также изучения биологии и экологии отдельных видов и мониторинга их популяций. Редкими называют виды с ограниченным количеством популяций, локализованных в пределах узкого ареала и не проявляющих тенденции к его изменению или рассеянно распространенных отдельными популяциями на более значительной территории. Исчезающие виды могут быть и редкими, и довольно часто встречающимися, но ареал этих видов сокращается, местонахождения уничтожаются, условия местообитания изменяются, численность уменьшается. Если оба эти понятия совпадают, то обычно такой вид (особенно эндемичный) находится под угрозой исчезновения (Борисова, Маракаев, 2015). Особо важное и актуальное значение в программах уделяется оценке состояния охраняемых редких и эндемичных видов на популяционном уровне и научному обоснованию мер их охраны. Кроме того, внимания заслуживают виды растений, подлежащие биологическому контролю, а также редкие виды, находящиеся близ границ своего естественного ареала. Они являются наиболее уязвимыми компонентами биоценозов и первыми реагируют на нарушения экологического равновесия в них сокращением численности и изменением других популяционных характеристик. Тем самым они позволяют выявить ранние стадии



деградации экосистем, когда изменения в них носят ещё обратимый характер (Мэгарран, 1992).

В России, в целом по стране и отдельным ее регионам, в той или иной мере нуждаются в охране около 4000 видов растений (Сохранение биологического разнообразия, 1999). В Красную книгу Вологодской области (Постановление правительства Вологодской области..., 2015) включено 353 вида сосудистых растений (221 охраняемый вид и 132 вида биологического контроля).

Важную роль в обеспечении охраны редких видов растений играют особо охраняемые природные территории (ООПТ). В Вологодской области существует крупная сеть ООПТ, в которую входят Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, национальный парк «Русский Север», 62 заказника, 76 памятников природы (включая старинные парки), 260 охраняемых болот и 11 генетических резерватов, всего 411 объектов площадью 2441.9 тыс. га, что составляет 16.75 % от территории области (Особо охраняемые..., 1993). Из них в Великоустюгском районе, где расположен район исследования, находится семь заказников (четыре – ландшафтных (комплексных), один – геологический, два – зоологических), 15 памятников природы (восемь – ландшафтных, два – геологических). Общая площадь охраняемых земель в районе составляет 15296.89 га, что соответствует 2.0 % от общей площади района (Паспорт района..., 2015). Для устойчивого развития региона Европейской экономической комиссией ООН рекомендован показатель доли площади ООПТ в общей площади субъекта Российской Федерации не менее 10-15 %. В связи с этим схемой территориального планирования до 2027 года предусмотрено расширение сети ООПТ (Постановление..., 2012). В целях поддержания экологического равновесия и сохранения исторических и геологических памятников природы в 2008 году администрацией Великоустюгского района Вологодской области принято постановление о резервировании ценных природных участков (Постановление..., 2008), в число которых вошла территория поймы верхнего течения р. Северная Двина. Здесь расположены только две ООПТ: геологический памятник природы

«Обнажение «Аристово» и зоологический заказник «Шемогодский». ООПТ ботанического профиля отсутствуют.

Подробные флористические и популяционные исследования сосудистых растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина ранее не проводились. Первое изучение флоры в окрестностях г. Великий Устюг провёл в 1877 г. К. Мережковский (собранные им немногочисленные гербарные образцы хранятся в гербарии БИНа РАН). В 1916 г. в Кузинском затоне (на правом берегу р. Северная Двина в двух км от г. Великий Устюг) флора изучалась А. Громовой и в 1976 г. в восточной части Великоустюгского района – Л. В. Аверьяновым (Орлова, 1993). Данные о местонахождении и состоянии ценопопуляций редких растений в этом районе неполные или отсутствуют. В связи с этим, инвентаризация редких видов растений, уточнение их местонахождений, а также изучение структурно-морфологических особенностей и состояния их популяций в бассейне верхнего течения р. Северная Двина (в пределах Великоустюгского района Вологодской области) являются актуальной задачей и необходимы для разработки мер их охраны.

#### **Цель и задачи исследования.**

Цель настоящей работы – изучение биоморфологических и популяционных характеристик редких видов растений, произрастающих в верхнем течении р. Северная Двина.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию редких видов растений в районе исследования и охарактеризовать их систематическое положение, ареалы распространения, фитоценотическую и экологическую приуроченность.

2. Изучить биоморфологию, структурную и динамическую поливариантность отдельных видов в разных эколого-фитоценотических условиях.

3. Исследовать численность, плотность, онтогенетическую и виталитетную структуру ценопопуляций, семенную продуктивность особей некоторых редких видов.

4. Дать оценку состояния ценопопуляций изученных видов и предложить рекомендации по их охране.

**Научная новизна.** Впервые в бассейне верхнего течения р. Северная Двина выявлен 71 редкий вид сосудистых растений, при этом десять видов из них (*Allium oleraceum* L., *Epilobium tetragonum* L., *Gagea granulosa* Turcz., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Dactylorhiza cruenta* (O.F.Mull.) Soo, *Lathyrus tuberosus* L., *Malus sylvestris* Mill., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Saponaria officinalis* L., *Tragopogon orientalis* L.) ранее не были отмечены в Великоустюгском районе Вологодской области. Найдено 109 ранее неизвестных мест произрастания этих редких видов, составлены карты-схемы их распространения в районе исследования.

Впервые детально описан онтоморфогенез *Tragopogon orientalis*. Установлено, что продолжительность жизненного цикла этого вида в луговых сообществах подзоны средней тайги варьирует от одного года трёх месяцев до одного года десяти месяцев за счёт развития двух групп проростков (яровых и озимых) и двух групп ювенильных растений (с периодом зимнего покоя и без него). Определены факторы, снижающие семенную продуктивность *T. orientalis* на северной границе ареала его распространения.

Установлено наличие надземного банка семян у *Gentiana cruciata* L. Значительные колебания семенной продуктивности этого вида на границе ареала, связанные с активностью насекомых-семяедов и перерывами в цветении, не оказывают существенного влияния на плотность его ценопопуляций.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследований вносят вклад в фундаментальные теоретические разделы ботаники: биоморфологию растений, популяционную биологию растений, учение о поливариантности развития растительных организмов. Приведенные в работе примеры структурно-морфологической поливариантности могут быть использованы при разработке мер по охране редких растений.

Собранные материалы использованы при составлении Красной книги Вологодской области. На основании их внесён в новое издание Красной книги области (Постановление..., 2015) вид *Gagea granulosa*, подготовлено 4 авторских

текста (по видам *Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*, *Allium oleraceum*, *Libanotis sibirica* (L.) С.А.Мей.). Результаты работы были учтены при изменении статусов редкости у видов *Allium oleraceum*, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Campanula cervicaria* L., *Gagea lutea*, *Gentiana cruciata*, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s.str., *Lotus corniculatus* L. s.l.

Предложено организовать биологический контроль и наблюдение за редкими видами *Pinus sibirica* Du Tour, *Cicuta virosa* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viburnum opulus* L., *Lathyrus tuberosus*, *Clinopodium vulgare* L., *Epilobium tetragonum*, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Viola mirabilis* L., *Viola rupestris* F. W. Schmidt C. Serg. Эти виды имеют комплексные причины редкости: большая часть из них произрастает в Вологодской области на границе своего ареала, у некоторых из них сложная биология прорастания семян, узкая экологическая амплитуда, многие обладают хозяйственно-ценными свойствами.

На кафедру ботаники педагогического института Вологодского государственного университета передано 57 гербарных образцов редких видов растений, в гербарий Сыктывкарского государственного университета – 27.

Установленные особенности биологии редких видов растений и оценка современного состояния их ценопопуляций могут служить основой для ботанического обоснования новой ООПТ и разработки системы регионального мониторинга в данном районе. Результаты исследования представляют интерес для организации охраны ряда редких видов растений (*Anemonoides altaica* (С.А.Мей.) Holub, *Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*) с целью сохранения их уникальных популяций.

Материалы исследований могут быть использованы при преподавании лекционных и практических занятий по биологическим дисциплинам в ВУЗах («Ботаника с основами фитоценологии», «Экология растений», «Экология популяций и сообществ», «Флора Вологодской области», «Концепции сохранения биоразнообразия»), при написании курсовых и выпускных квалификационных работ, а также при проведении экскурсий и полевых практик со школьниками в летних экологических лагерях.

### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Ритмологическая и временная поливариантность онтогенеза *Tragopogon orientalis* – важная организменная адаптация вида, способствующая его выживанию в разных эколого-фитоценологических условиях.

2. Значительные колебания семенной продуктивности *Gentiana cruciata* связаны с активностью насекомых-семяедов и перерывами в цветении. Количество семян, сохраняемых в надземном банке, достаточно для поддержания ценопопуляции.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований были доложены и обсуждены на заседаниях кафедры биологии СыктГУ и представлены на Всероссийской конференции «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), межрегиональной музейной научно-практической конференции «История и культура Великого Устюга» (Великий Устюг, 2012), IV и V Всероссийских научно-практических конференциях «Эколого-географические проблемы регионов России» (Самара, 2013, 2014), X Международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» (Тольятти, 2013), I Всероссийской научно-практической конференции «Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее» (Новосибирск, 2013), VIII Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии», посвящённой 85-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского (Москва, 2013), Международной научно-практической конференции «Наука третьего тысячелетия» (г. Уфа, 2013), Международной научно-практической конференции «Интеграция науки и образования» (г. Уфа, 2014), IX Международной конференции по экологической морфологии растений к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова (Москва, 2014).

**Личный вклад автора.** Диссертация является результатом многолетних (2006–2016 гг.) исследований, выполненных лично автором. Проведена инвентаризация редких видов флоры в бассейне верхнего течения р. Северная Двина, выполнено 70 геоботанических описаний. Автором лично проведены

полевые исследования 20 ценопопуляций редких видов растений, последующая камеральная обработка, анализ, обобщение и интерпретация результатов.

**Научные публикации по теме диссертации.** По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них три статьи в журналах, рекомендованных ВАК МОН РФ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка использованной литературы и 13 приложений. Работа изложена на 283 страницах машинописного текста (включая приложения), содержит десять таблиц и 51 рисунок. Список литературы насчитывает 310 источников, в том числе 29 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, к.б.н. Г.С. Шушпанниковой за руководство, важные советы и консультации при подготовке работы, доброжелательное и терпеливое отношение. Автор также благодарит специалистов кафедры ботаники педагогического института Вологодского государственного университета к.б.н. В.И. Антонову, к.б.н. Е.В. Кармазину, старшего преподавателя кафедры А.Б. Чхобадзе за предоставленную литературу, консультации и моральную поддержку. Особую благодарность автор выражает научным сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН З.Г. Улле за консультации и помощь в определении видов, к.б.н. О.Е. Валуйских за полезные советы и замечания, помощь в оформлении текста диссертации. Автор признателен всем своим родным и близким, благодаря поддержке которых стало возможным написание данной работы.

## ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

**Географическое положение.** Территория, на которой производился сбор материала, расположена в северо-восточной части Великоустюгского района Вологодской области, в нескольких км к северо-востоку от г. Великий Устюг, приблизительно, в 50 км от границ с Архангельской и Кировской областями. Она находится на территории Северо-Двинской равнины, на северной окраине Восточно-Европейской (Русской) равнины в бассейне р. Шемогсы, правого притока р. Северной Двины (Атлас Вологодской области, 2007).

Географические координаты района исследования:  $60^{\circ}44'$ –  $60^{\circ}53'$  с. ш. и  $46^{\circ}23'$ –  $46^{\circ}34'$  в. д., протяженность этой территории с севера на юг составляет 23 км, с запада на восток – 10-14 км. Её общая площадь приблизительно равна 276 км<sup>2</sup> (27.6 тыс. га). Она расположена вдали от крупных населённых пунктов. Вдоль её восточной границы проходит автомобильная заасфальтированная дорога местного значения и расположены небольшие по численности (от одного до девяти жителей) населённые пункты.

Географическое положение района исследования благоприятно для проникновения видов из разных географических ареалов. Происходит миграция бореальных (таёжных) видов флоры с востока из Кировской области и аркто-бореальных видов – с севера из Архангельской области. Неморальные (дубравные) элементы проникают из южной и юго-западной частей Вологодской области по руслам рек.

**Геологическое строение.** Район исследования расположен в северной части фундамента Русской платформы на Котласском прогибе Сухонского мегаблока Восточно-Европейской (Русской) плиты (Атлас Вологодской области, 2007), что во многом обуславливает формирование на ней рельефа, ландшафтов, почв и поверхностных вод. Это область древней складчатости, в основе которой залегают кристаллические породы докембрия, покрытые сверху толщей палеозойских и мезозойских осадочных пород (Комиссаров, 1987).

В ходе геологической истории этот участок земной коры многократно подвергался затоплению. Впервые он был затоплен морской водой приблизительно 500 млн. лет назад, в начале кембрийского периода, в возникшем морском бассейне отложились коричневые и синие глины. В начале силурийского периода море обмелело, так как произошло поднятие морского дна, что привело к чередованию слоёв мергеля (глинисто-известковой породы) с песчаником. На рубеже казанского и татарского ярусов море снова покрыло низменные пространства, его осадки сформировали три горизонта татарского яруса, в том числе и северодвинский. Основная масса горных пород этого горизонта состоит из мергелей и глины бурой и красноватой окраски. В берегах рек, пересекающих северодвинские слои, встречаются линзы песков, включённые в толщу мергелей. Эти линзы представляют собой заполненные песком русла рек и речек верхнепермского периода. Видимо, в конце татарского яруса море вновь на короткий срок заливало северо-восток Вологодской области, а затем отошло на север. На этой территории вновь возродился озёрный режим с отложением мергелей и глин. Затем наступил длительный перерыв осадкообразования вплоть до начала триасового периода. Осадки, образовавшиеся здесь в триасовый период, составляют ветлужский ярус триасовой системы. Они залегают главным образом во впадинах рельефа конца пермского периода, на склонах пологих поднятий и прогибах между ними. В юрский период эта часть Вологодской области вновь была покрыта морем, которое ушло ещё до его окончания вследствие начавшегося поднятия платформы. Начиная с юрского периода, на данной территории установился континентальный режим. Доледниковая эрозия не оказала большого воздействия на рельеф данной местности, так как весь восток Вологодской области был покрыт осадками юрского моря. Эрозия, уничтожая покров юрских осадков, не смогла разрушить те неровности, которые были созданы здесь движениями пермского времени. Немаловажное воздействие на геологическое строение оказали прогибы триасового и юрского времени, сменявшиеся поднятиями. Благодаря им во время четвертичных оледенений, основная масса льдов двигалась по понижениям коренного рельефа, оставляя на



своём пути все возможные виды наносов, вследствие чего коренные формы рельефа были погребены на значительную глубину и их влияние на современный рельеф сильно ослаблено. Все последующие геологические эпохи характеризовались преобладанием денудационных процессов, резко усилившихся в четвертичный период под воздействием ледника (Соколов, 1957).

Данный район находится в области московского оледенения. В ледниковых горизонтах выделяются собственно ледниковые отложения (морена – валунные суглинки и супеси), флювиогляциальные (осадки потоков талых ледниковых вод), озёрно-ледниковые (осадки ледниковых озёр – тонкослоистые глины, суглинки, супеси) и перигляциальные отложения (перенесённые ветром приледниковые осадки). Мощность четвертичных отложений около 20 м, которая снижается к долинам рек. В результате перечисленных геологических процессов на данной территории сформировались пластово-денудационные низменности и возвышенности дочетвертичного возраста с наложенными на них формами рельефа ледникового и водно-ледникового происхождения (Семенов, 2007).

**Рельеф.** Район исследования находится на территории Северо-Двинской низины (Кичигин, 2007). Высота озёрно-ледниковых и озёрно-аллювиальных равнин в среднем – от 50 до 100 м над уровнем моря (Атлас Вологодской области, 2007). Минимальная высота (47 м) отмечена на уровне р. Северная Двина в районе геологического обнажения «Аристово», максимальная (109 м) – в районе д. Слободы. Перепады высот, направленные с запада на восток, составляют 62 м. Склоны речных долин имеют крутизну 10-35°. Коренные отложения представлены пермскими и триасовыми породами, четвертичные отложения – водно-ледниковыми песками, супесями и ледниковыми суглинками. Правый берег р. Северная Двина и берега её притока р. Шемогса сложены древними аллювиально-озёрными песками и супесями, которые к востоку заменяются валунными (моренными) и покровными суглинками. Отложения пермской системы местами выходят на поверхность, перекрываясь четвертичными ледниковыми и озёрно-ледниковыми отложениями московского горизонта (Атлас Вологодской области, 2007). Этот ледник оказал мощное воздействие на рельеф,

т. к. удалил коренные породы с поверхности, прежде всего, рыхлые (пески и глины), а также совершил немалую созидательную работу – захватил и перенёс по пути следования огромную массу обломочных горных пород, которые здесь сформировали морену (валунные суглинки), заполнившую древние впадины мощными толщами. Слои валунного суглинка по возвышенностям разделяются песками и безвалунными глинами, что можно наблюдать на геологическом обнажении, описанном в начале прошлого века профессором В.П. Амалицким во время его экспедиции по Северной Двине: «Между склоном и живым руслом Двины расположена широчайшая третья терраса, известная под названием Шемогодского луга... Ниже по реке...у Насонова можно наблюдать такое обнажение:

1. Жёлто-бурый мореный суглинок и щебень.....6.4 м
2. Пески и гравий.....4.3 м
3. Бурые мергели и известняк.....2.13 м
4. Линза буро-красного песка, или заменяющие её слои бурого мергеля.....4.3 м
5. Жёлто-бурый и красный мергель с белыми и светло-серыми мергелисто-известняковыми прослоями.....4.3 м
6. Бечевник с выходами мергелей.....21.43 м

У Веретенникова и Слудки это обнажение переходит в высокий профиль, построенный исключительно мергелями» (Амалицкий, 1931. С. 18). Упоминаемые в работе В.П. Амалицкого названия деревень (Насоново и Веретенниково) можно встретить на картах (URL: <https://yandex.ru/maps>, Россия, Вологодская область, Великоустюгский район), хотя в действительности эти населённые пункты уже не существуют.

В целом, район имеет холмисто-равнинный рельеф, представленный эрозионно-овражно-балочной системой, в которую входят крутые (10-35°) коренные склоны речной долины р. Северная Двина с надпойменными террасами и поймой с множеством стариц, а также ступенчатые коренные склоны её притоков Шемогсы и Павложья с многочисленными промоинами, оврагами, ложбинами и балками.

**Климат.** Территория района исследования входит в северо-западную подобласть атлантико-континентальной лесной климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956). Формирование климата на данной территории происходит при участии следующих причин: географической широты ( $60^{\circ} 48' \text{с. ш.}$ ), движения воздушных масс, близости бассейнов Атлантического и Северного Ледовитого океанов, равнинного рельефа местности и преобладания лесного типа растительности. Сюда проникает арктический воздух, воздух умеренных широт, и, в меньшей степени, трансформированный тропический воздух Средиземноморья. Умеренно-континентальный климат этого района характеризуется чётко выраженными сезонами года и неустойчивым режимом погоды. Зима продолжительная и умеренно-холодная, короткая весна, умеренно тёплое лето, продолжительная и сырая осень (Шевелев, Полякова, 2007). Среднегодовая температура воздуха составляет плюс  $1.4^{\circ}\text{C}$ , годовая амплитуда температур –  $31.5^{\circ}\text{C}$ , что говорит о континентальности климата (Антипов, 1957).

Сумма активных температур –  $1550\text{--}1600^{\circ}\text{C}$ . Безморозный период в среднем длится 100-105 дней. Ветры в данном районе, благодаря частому изменению давления при смене воздушных масс, непостоянны по направлению и скорости. Преобладают ветры северо-западного, западного, юго-западного и южного направлений. Число дней со штилем – 11 (Атлас Вологодской области, 2007). Скорость ветров в среднем годовом выводе составляет 3.4 м / сек. Зимний сезон начинается около 12-15 ноября с появлением снежного покрова, а заканчивается в начале апреля с переходом среднесуточных температур через  $0^{\circ}\text{C}$ . В среднем продолжительность зимы – 4.5 месяца. Иногда зимой случаются оттепели. В среднем они составляют 21 день или 15 % от всех дней зимнего сезона (Шевелев, Полякова, 2007). Среднемесячная температура самого холодного месяца года – января – минус  $14.3^{\circ}\text{C}$ , число дней с температурой ниже минус  $30^{\circ}\text{C}$  более восьми. Абсолютный температурный минимум, зафиксированный на востоке области, минус  $53^{\circ}\text{C}$  (Атлас Вологодской области, 2007).

Весна начинается приблизительно с восьмого апреля и длится до конца мая. Лето наступает примерно с первого июня с переходом среднесуточных

температур через плюс 10 °С, его продолжительность в среднем 100-105 дней. Среднемесячная температура самого тёплого месяца (июля) – плюс 17.2 °С. В любой месяц лета температура может повышаться до плюс 30 °С и выше. Это связано с поступлением тропического воздуха из района Средиземного моря или умеренного континентального воздуха из Средней Азии. Абсолютный температурный максимум, зафиксированный на востоке области, – плюс 37 °С. При такой высокой температуре воздуха происходит прогревание верхних горизонтов почвы до плюс 52 °С. В начале лета до середины июня нередко случаются заморозки в связи с вторжением холодных арктических антициклонов. В основном, лето характеризуется относительно устойчивой, преимущественно влажной погодой. Осень начинается приблизительно с 11 сентября с появлением первых заморозков на почве. Продолжительность осени – 60-65 дней. Осенью на северо-восток Вологодской области часто проникают теплые воздушные массы Атлантики, которые способствуют установлению продолжительной тёплой погоды (Шевелев, Полякова, 2007). Устойчивый снежный покров лежит с конца ноября до середины апреля. Средняя его продолжительность – 150 дней, высота на открытой местности – 50 см, в лесу – 70 см. В многоснежные зимы эти показатели достигают соответственно 70 и 100 см. Промерзание почвенных грунтов в среднем – до 50-70 см (в суровые зимы – до 110-120 см). Если весна ранняя (это связано с поступлением тепла с юга), то активное снеготаяние обычно начинается в первые дни апреля, а если весна холодная и затяжная (это связано с затоком арктического воздуха с Карского моря), разрушение снежного покрова происходит не раньше конца апреля (Антипов, 1957).

За год в среднем выпадает 500-650 мм осадков, в летние месяцы их чуть больше – 210-230 мм с максимумом в июле, в зимние – 170-200 мм с минимумом в феврале. На долю жидких осадков в годовом количестве приходится 56-58 %. Дожди и снег идут в среднем 189 дней в году. Количество осадков намного больше величины испаряемости, которая составляет приблизительно 300-350 мм, следовательно, коэффициент увлажнения – 1.7-1.9 (Атлас Вологодской области, 2007), что характерно для супергумидного климата (Почвоведение, 1989).

В отдельные годы количество осадков резко отклоняется от нормы. Например, в Великом Устюге в 1952 г выпало 932 мм, что на 400 мм выше нормы. Самая высокая относительная влажность воздуха наблюдается в ноябре-декабре, а наименьшая – в мае. Влажность определяет довольно большую облачность. Наименьшая облачность – в июне, наибольшая – в зимние месяцы. Облачность зимой предохраняет земную поверхность от сильного излучения и способствует сохранению тепла, приносимого морскими массами с Атлантики (Антипов, 1957).

Климат района исследования в основном благоприятен для произрастания бореальных элементов флоры и формирования лесных ландшафтов умеренного пояса.

**Гидрография и гидрологические условия.** Формирование гидрографической сети во многом обусловлено физико-географической зональностью. Район исследования расположен в зоне избыточного увлажнения, где наблюдается положительный водный баланс: общее поступление влаги больше того количества воды, которое испаряется, усваивается растениями и расходуется на инфильтрацию (Филенко, 1966). Это способствует образованию болот и заболоченных земель. Густота речной сети здесь составляет более одного км/км<sup>2</sup> (Атлас Вологодской области, 2007).

Гидрологическая сеть представлена р. Шемогсой с её притоком речкой Павложье, многочисленными безымянными ручьями, протекающими по днищам оврагов и балок, а также временными потоками дождевых и талых вод. Истоками ручьёв и речек, протяжённостью от нескольких сотен метров до нескольких километров, служат болота и родники. Все речки на этой территории относятся к региональному бассейну р. Северная Двина и принадлежат к глобальному бассейну Северного Ледовитого океана. Среднегодовой сток в этом районе составляет 250 мм, водоносность рек высокая – около 300 м<sup>3</sup>/с (Атлас Вологодской области, 2007). Важную роль в формировании стока рек играют талые воды, так как в зимнее время создаётся большой запас твёрдых осадков и наблюдается глубокое промерзание почвенных грунтов, препятствующее просачиванию воды в почву (Шевелев, Полякова, 2007).

Преобладание пологоволнистого равнинного рельефа обуславливает спокойный медлительный характер течения рек и служит причиной их слабого меандрирования и формирования широких пойм. Ширина современной поймы р. Северная Двина в районе Шемогодского луга достигает местами пяти километров, полосы намывных песков – от пяти до шести метров. Наиболее извилистое русло имеет р. Шемогса. Её ширина около 10 метров, глубина в межень от 30 см до двух метров (в омутах), дно песчаное.

Уровень воды в Северной Двине во время весеннего половодья поднимается на высоту шесть-девять метров. Ширина затопляемого пространства достигает шести-восьми километров. Эта огромная пойма покрыта лугами и ивняками (Максутова, Воробьев, 2007).

Прозрачность воды в реках колеблется по сезонам года. Наибольшее загрязнение наблюдается во время интенсивного таяния снега, а также в период летней и зимней межени при низких уровнях воды. Индекс загрязнённости воды (ИЗВ) в р. Северная Двина по данным мониторинга поверхностных вод за десятилетний период (1996-2006 гг) составил 1.56. Вода относится к III классу чистоты (умеренно-загрязнённая). На качество вод сильно влияет вырубка хвойных лесов, которая увеличивает количество твёрдого сноса и поступление органических веществ гумусового происхождения при эрозии берегов и смыве почвы с водосбора (Воробьев, 2007).

Озера занимают менее 2.5 % территории. Они в основном сосредоточены в долине р. Северная Двина, по происхождению это озёра-старицы (Атлас Вологодской области, 2007).

Замерзание рек и озёр наступает в среднем в середине или конце ноября, ледовый покров держится 150-155 дней. Средняя толщина ледяного покрова на реках – 40-60 см. Вскрытие от льда происходит в среднем в середине – конце апреля. Весеннее половодье в прошлом растягивалось до середины июня, так как реки протекали по густо облесенному району, где снег таял медленно (Сердитов, 1957). В настоящее время половодье заканчивается в конце мая – первой декаде июня (Воробьев, 2007).

Грунтовые воды в данном районе залегают достаточно глубоко. Важную роль в создании водоносных слоёв играют толщи переслаивающихся мергелей, песков, песчаников, известняков, глин и алевролитов. Напорный уровень подземных вод устанавливается на глубине 20-40 м. По направлению к долине р. Северная Двина напор закономерно падает. Статический уровень вод древнеаллювиальных отложений в её долине соответствует 8.5 м. Эти отложения дренируют многочисленными родниками. Их воды очень мягкие, гидрокарбонатные натриевые. Широко распространенные в районе исследования моренные глины, не пропускающие воду в нижележащие слои материнских пород, служат причиной повышения уровня грунтовых вод и усиливают накопление поверхностных вод, что способствует возникновению на этой территории ручьев и рек (Труфанов, 2007).

**Почвы.** Процесс почвообразования в данном районе определяется его положением в северной части Восточно-Европейской (Русской) равнины, территория которой покрыта сверху континентальными образованиями московского оледенения, непосредственно участвующими в формировании почв (Комиссаров, 1987). Северо-восточная часть Великоустюгского района, в которой расположен район исследования, входит в состав Тарногско-Никольского почвенно-агрохимического округа Вологодской области. В этом округе неглубоко залегают коренные породы пермского, триасового и юрского возраста, почвообразующими породами являются бескарбонатные морены (валунные суглинки) и озёрно-ледниковые отложения московского оледенения. Относительно спокойный рельеф местности, преобладание еловых лесов и бескарбонатность материнских пород обусловили интенсивное проявление подзолообразовательного процесса (Комиссаров, 1987).

В почвенном покрове под лесами доминируют глубоко- и сильноподзолистые, в большинстве супесчаные и песчаные почвы. На покатых и пологих склонах выделяются участки дерново-подзолистых смытых почв. На процессе почвообразования также сказывается положение в зоне избыточного увлажнения: здесь развита густая гидрографическая сеть (реки Шемогса,

Павложье и др.). Хвойные леса, которые составляют приблизительно 20 % территории района исследования, наиболее благоприятствуют развитию выщелачивания (выноса) веществ. Под луговой же растительностью, развивающейся на свободных от леса участках, происходит гумусонакопление. Там, где произрастает и древесная, и луговая растительность, идут одновременно оба процесса (выщелачивание и гумусонакопление). Однако, поскольку подстилающей породой является бескарбонатная морена, гумусообразование одновременно с подзолообразовательным процессом проявляется слабо: перегнойный горизонт небольшой мощности, почва с неблагоприятными агрохимическими свойствами. Об этом свидетельствуют результаты агрохимических испытаний почвы, взятой из разреза, выполненного в луговом сообществе в окрестностях д. Большие Слободы (Приложение 1, разрез № 4).

В результате проявления подзолообразовательного, дернового и болотного (торфообразовательного) процессов на территории района исследования сформировались среднеподзолистые и дерново-глеевые почвы на бескарбонатной морене, дерново-среднеподзолистые и пойменные дерновые почвы на аллювиальных отложениях (Атлас Вологодской области, 2007). Описания почвенных профилей некоторых из них и результаты их агрохимических анализов приведены в приложении 1 (разрезы № 1, 3, 5).

Среднеподзолистые почвы формируются на водоразделах под хвойными лесами. Их характерная особенность – под самой верхней частью почвенного профиля, горизонтом  $A_0$  (лесной подстилкой), расположен сплошной белёсый элювиальный (подзолистый) горизонт  $A_2$ , горизонт растворения и вымывания солей, мощностью до 15 см. Они имеют низкое содержание гумуса (менее 1 %) в горизонте  $A_2$ , иногда он обнаруживается в результате процесса вымывания в иллювиальном горизонте В (горизонте вымывания). Степень насыщенности основаниями – 20-40%, горизонт  $A_2$  сильно обеднён поглощёнными кальцием и магнием и подвижными формами фосфора и калия, для всего профиля характерна высокая кислотность (рН от 4.0 до 4.5). Среднеподзолистые и дерново-среднеподзолистые почвы относятся к числу афтоморфных. Они не испытывают



длительного застоя воды в толще верхних 1.5 м и не несут в профилях признаков гидроморфизма – не имеют горизонтов сизой, зеленоватой и голубоватой окраски. В целом, их естественное плодородие очень низкое (Комиссаров, 1987.).

В почвенном покрове района исследования преобладают дерновые почвы, которые формируются на пологих и слабопокатых склонах водоразделов под разреженным пологом леса или там, где луговая растительность сменила лесную. Отличительным признаком этих почв является наличие хорошо развитого гумусово-аккумулятивного горизонта  $A_1$ . По механическому составу эти почвы, в основном, суглинистые. По агрохимическим показателям они отличаются от подзолистых почв менее кислой реакцией (рН от 5.8 до 6.5), более высокой степенью насыщенности основаниями и более высоким содержанием гумуса (3.1-4.2 %) и подвижных форм фосфора и калия (6.2-22.6 мг на 100 г почвы). Описания трёх таких почв приведены в приложении 1 (разрезы № 1, 2, 6). Большинство почв имеют высокую степень каменистости из-за наносов обломочного материала горных пород, оставшихся с ледникового периода.

Пойменные дерновые почвы относятся к полугидроморфным. Они имеют ряд особенностей, т. к. в весенний период подвержены затоплению. Это достаточно плодородные почвы, но в большинстве своём имеют неблагоприятные водные и воздушные свойства. Агрохимические данные свидетельствуют о том, что пойменные дерновые глееватые почвы содержат сравнительно много гумуса (до 2.8 %), имеют небольшую кислотность (рН составляет 5.5-5.8), степень насыщенности основаниями превышает 80 %, подвижных форм фосфора и калия от трёх до восьми мг на 100 г почвы (Комиссаров, 1987).

В прирусловой части поймы обычно формируются дерновые слаборазвитые почвы, у которых перегнойный горизонт находится в зачаточном состоянии, а иногда совершенно отсутствует. По плодородию они уступают почвам центральной поймы, т. к. имеют низкое содержание подвижных форм фосфора и калия, гумуса в них менее одного %. Описание одной из них приведено в приложении 1 (разрез № 3).

В пределах переувлажнённых участков местности на водоразделах протекает болотный процесс почвообразования: в верхней части почвенного профиля идёт прогрессивное накопление торфа вследствие чего формируются почвы верховых болот (Комиссаров, 1987). Небольшими массивами встречаются болотно-подзолистые почвы. Они формируются на слабодренированной местности под различной растительностью при близком залегании почвенно-грунтовых вод, в их профилях наряду с подзолообразовательным процессом одновременно протекает болотный процесс почвообразования. По химическим свойствам болотно-подзолистые почвы резко отличаются от всех рассмотренных выше. Они имеют высокую кислотность (рН составляет 4.0-4.4), небольшую степень насыщенности основаниями, подвижные формы калия и фосфора в них почти отсутствуют. Это самые низкоплодородные почвы среди встречающихся на этой территории (Комиссаров, 1987).

**Ландшафтная структура.** Район исследования расположен в Мало-Двинском ландшафтном районе Сухонско-Двинской ландшафтной области (Атлас Вологодской области, 2007), для которого характерен мореный среднетаёжный ландшафт, сформировавшийся на месте приледниковых и послеледниковых водоёмов. Ландшафтная структура отличается сочетанием нескольких типов содоминантных урочищ: крупных мореных и водно-ледниковых гряд с хвойными и лиственными (смешанными) лесами, долины крупной реки Северная Двина с пойменными лугами, лесами и кустарниками и долин малых рек и ручьев (Максутова, Воробьев, 2007).

**Растительность.** Согласно ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980) и современной карте поясности растительности (Зоны и типы..., 1999) район исследования расположен в Северодвинской физико-географической подпровинции Североевропейской провинции Евразийской таёжной области в подзоне средней тайги. Зональным типом растительности являются хвойные и смешанные леса, занимающие около 20 % территории района исследования. Небольшие участки заняты ельниками-пихтарниками, склоны речных долин покрывают ельники-сероольшаники и ельники-осинники. На

местах сплошных рубок, заброшенных сенокосах и пашнях, сформировались березняки с примесью ели и сосны. Вдоль правого берега р. Северная Двина расположена широчайшая третья пойменная терраса, занятая интрозональными сообществами – заливными лугами. Первая надпойменная терраса покрыта еловыми, сосновыми и смешанными лесами, перемежающимися с материковыми лугами. Вторая надпойменная терраса, как и склоны коренных берегов реки, занята вторичным мелколесьем, ельниками-сероольшаниками, сосняками и суходольными лугами.

Еловые леса приурочены к местам со средним или избыточным увлажнением. В районе исследования они представлены двумя группами коренных типов леса: ельниками чернично-долгомошными и чернично-зеленомошными. Ельники чернично-долгомошные занимают ровные пониженные места, где уровень грунтовых вод недалеко от поверхности (0.5-0.7 м). Ельники чернично-зеленомошные расположены на ровных возвышенностях и пологих склонах приречных террас с подзолистыми почвами. Древесный ярус состоит из *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb. с примесью *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L. и *Betula pubescens* Ehrh.. Моховой ярус в них – сплошной, состоит из *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Dicranum polysetum* Sw., *Rytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T. J. Кор., иногда *Polytrichum commune* Hedw. Травяно-кустарничковый ярус не образует сплошного покрова. Он развит пятнами по наиболее осветлённым местам, где преобладает *Vaccinium myrtillus* L., встречаются *Oxalis acetosella* L., (на хорошо увлажнённых и богатых почвах), *Equisetum sylvaticum* L. и *Carex globularis* L. (на избыточно-увлажнённых почвах). Кустарниковый ярус не развит, или представлен единичными экземплярами *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Rosa majalis* Herrm. и *Juniperus communis* L. (Суслова, Кармазина, Чхобадзе, 2007). Из редких видов в этих сообществах произрастают *Abies sibirica* Ledeb., *Daphne mezereum* L., *Actaea erythrocarpa* Fisch. и др.

Ельники-ольшаники травянистые распространены в местах выхода грунтовых вод на пологих и террасированных склонах, по долинам малых рек и ручьев на богатых почвах с хорошей аэрацией, весной затопляемых проточными водами. Древесный ярус состоит из *Picea abies*, *Alnus incana* (L.) Moench и *Abies sibirica* с примесью *Betula pubescens* и *Populus tremula*. Кустарниковый ярус хорошо развит и представлен *Frangula alnus* Mill., *Salix pentandra* L., *Ribes nigrum* L. и *R. rubrum* L., *Lonicera xylosteum* L. и *L. pallasii* Ledeb., *Viburnum opulus* L., *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* Mill., *Rubus idaeus* L., *Rosa majalis* и другими видами. Травяно-кустарничковый ярус в верхней части склонов состоит из *Pyrola rotundifolia* L., *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt., *Trientalis europaea* L., *Geranium sylvaticum* L., и др., по склонам оврагов и лощин – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum sylvaticum* и *E. palustre* L., *Aconitum septentrionale* Koelle. Моховой ярус угнетён, на кочках он представлен мхами *Mnium lycopodioides* Schwägr., *Sphagnum angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens. in Tolf, *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. и др. (Суслова, Кармазина, Чхобадзе, 2007). Из редких видов растений здесь встречаются *Swida alba* (L.) Opiz, *Campanula trachelium*, *Cacalia hastata* L., *Crepis sibirica* L., *Viola collina* Bess., *Ulmus glabra* Huds. и др.

Сосновые леса представлены сосняками лишайниковыми, зеленомошными, долгомошными и сфагновыми. Сосняки лишайниковые с доминированием *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. alpestris* (L.) Rabenh. (*C. alpina* (Asahina) Yoshim.) и *Cetraria islandica* (L.) Ach расположены на надпойменных террасах рек со средним уровнем почвенно-грунтовых вод 2.0-2.5 м. В травяно-кустарничковом ярусе этих лесов преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L. Кустарниковый ярус очень редкий и состоит из *Juniperus communis*. Из редких видов растений произрастают *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub и *Lycopodium clavatum* L.

В сосняках зеленомошных, которые предпочитают более влажные участки с уровнем почвенно-грунтовых вод 1.5 м, нижний ярус представлен *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Ptilium crista-castrensis*. Травяно-

кустарничковый ярус сложен *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis* L., *Melampyrum sylvaticum* L. и др. Из редких видов в этих сосняках произрастают *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., и *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo.

Сосняки долгомошные с доминированием *Polytrichum commune*, а также присутствием *Sphagnum girgensohnii* Russow, *S. wulfianum* Girg. и *Climacium dendroides* встречаются в неглубоких плоских понижениях, водное питание которых происходит за счет стока с прилегающих суходолов. Травяно-кустарничковый ярус в них представлен *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus* L. В кустарниковом ярусе господствуют *Salix* sp. Сфагновые сосняки расположены в понижениях рельефа, в наименее дренированных равнинных участках и по краям верховых болот. Моховой ярус представлен сплошным покровом мхов *Sphagnum* sp. Зелёные мхи встречаются только на вершинах кочек (*Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*) и приствольных повышениях (*Dicranum polysetum*). В травяно-кустарничковом ярусе господствуют *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Andromeda polifolia* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex globularis*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. Слабо развит кустарниковый ярус из *Salix* sp. Древостой изрежен, представлен *Pinus sylvestris* высотой 12-18 м (Сулова, Кармазина, Чхобадзе, 2007).

Среди лиственных лесов обычны березняки. По происхождению, это вторичные леса, они возникли на месте хвойных после их вырубки. Древесный ярус слагает *Betula pubescens*, часто имеется примесь *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Alnus incana*. В подросте присутствует *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус состоит из *Juniperus communis*, *Padus avium*, *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa majalis*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Calamagrostis epigeios*, *Carex digitata* L. и другие виды. В мохово-лишайниковом ярусе господствующее положение занимает *Polytrichum commune*, из других зелёных мхов встречаются *Pleurozium schreberi*, *Mnium lycopodioides*, *Climacium dendroides*. Из редких видов сосудистых растений здесь выявлены

*Platanthera bifolia* (L.) Rich, *Campanula cervicaria* L., *Diphasiastrum complanatum* и др.

По берегам рек и вдоль лесных дорог обычны сероольшаники.

Многие суходольные и пойменные луга сформировались на месте бывших пахотных угодий. Они занимают около 60% исследуемой территории. Приблизительно 1/3 часть их периодически распахивается под посевы зерновых культур и кормовых смесей. В этих сообществах встречаются редкие виды *Gagea granulosa*, *G. minima* (L.) Ker-Gawl., *Tragopogon orientalis* и др.

Среди материковых лугов есть нормальные суходолы. Травостой на них представлен разнотравно-бобово-злаковыми группировками (*Anthoxanthum odoratum* L., *Agrostis canina* L., *Poa pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Trifolium medium* L., *Carum carvi* L., *Pimpinella saxifrage* L., *Alchemilla vulgaris* L., *Leucantemum vulgare* Lam., *Centaurea jacea* L.). Из редких видов на них произрастают *Origanum vulgare* L., *Lithospermum officinale* L., *Gentiana cruciata*, *Lotus corniculatus*, *Dianthus superbus* L.

Встречаются также долинные и ложбинно-овражные суходолы с разнотравно-бобово-злаковым травостоем. Они расположены в долинах малых рек, не заливаемых паводковыми водами, по ложбинам и днищам задернованных оврагов. Травостой осоково-злаковый с примесью крупного разнотравья: *Carex leporina* L., *Agrostis canina*, *Filipendula ulmaria*, *Trollius europaeus* L., *Ranunculus acris* L. и др. Увлажнение обильное или избыточное. Из редких видов здесь произрастают *Anemonoides altaica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea lutea*.

По гребню прибрежного вала тянется полоса ивняков шириной до 20 м и более с примесью *Alnus incana*, *Ribes nigrum*, *R. rubrum*, *Rosa majalis*. Среди зарослей кустарников разбросаны разнотравно-злаковые луга среднего уровня. За ними — лисохвостно-мятликовые луга низкого уровня. В прирусловой части поймы («бережине») господствуют луга с разнотравно-злаковым травостоем, в котором преобладают *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Thalictrum simplex* L. и др. Здесь можно встретить редкие для Вологодской области сосудистые растения *Malus sylvestris*, *Allium angulosum* L., *Cenolophium*

*denudatum* (Hornem.) Tutin, *Galium verum* L. и др. Луга центральной поймы заливаются ежегодно, но не на продолжительный срок. Травостой разнотравно-злаковый с преобладанием *Equisetum arvense* L. и *Galium boreale* L. Из редких видов произрастают *Allium oleraceum*, *A. angulosum*, *A. schoenoprasum* L., *Libanotis sibirica*, *Tragopogon orientalis*. Площадь лугов с каждым годом сокращается, т. к. они зарастают ивой и шиповником. В притеррасной части поймы распространены заболоченные луга, сменяющиеся в притеррасном понижении топяными лесами, образованными *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Picea abies* с участием *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*.

Приблизительно 10 % исследуемой территории занимают болота. Низинные болота имеют кочковатый микрорельеф, покрыты лесными группировками из *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* и *Alnus glutinosa*. Кустарниковый ярус представлен *Salix* sp. В травяном ярусе господствуют *Carex* sp., *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *Menyanthes trifoliata* L. Моховой ярус заметно угнетён. На верховых болотах древесный ярус представлен исключительно *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе принимают участие *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*.

Характерной чертой растительного покрова района исследования является его разнообразие и сложная мозаичность. На распределение типов растительности существенно влияет холмистый рельеф местности, способствующий перераспределению тепла в зависимости от экспозиции склонов, и переслаивающиеся глинами древнеаллювиальные отложения, дренирующие многочисленными родниками. Эти интразональные условия позволяют формироваться на этой территории разнообразным растительным группировкам, обособленным от окружающей зональной растительности. В них обнаруживаются изолированные местообитания видов, проникших сюда в период климатического оптимума голоцена. Среди них есть представители неморального (широколиственно-лесного) элемента (*Ulmus glabra* Huds.), европейские лесостепные виды (*Allium oleraceum* L.) и др.

На настоящий момент одним из важных факторов, влияющих на растительность, служит хозяйственная деятельность человека. Её главной формой, изменяющей микроклимат в сообществах района исследования, является рубка леса, производимая в ельниках и сосняках вдоль западной границы Шемогодского зоологического заказника. Известно, что под пологом леса благодаря большой толщине снежного покрова почва не промерзает так глубоко, как на открытых пространствах. В лесах различного типа мощность снежного покрова на 15-25 см выше, чем на безлесной территории. Это не только защищает почву от промерзания, но и увеличивает в ней водозапас на 30-35 мм (Шевелев, Полякова, 2007). Из-за слабой инфильтрации воды в почву в местах вырубок весной усиливается поверхностный сток, что вызывает эрозионные процессы (смыв верхнего почвенного слоя), а также приводит к нарушению водорегуляции. Эти процессы существенно влияют на эколого-фитоценотическую обстановку в местах обитания изучаемых видов.



## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор полевого материала проводился в вегетационные сезоны 2006-2016 гг. в бассейне верхнего течения р. Северная Двина на территории Шемогодского сельского поселения Великоустюгского района Вологодской области. Здесь расположены уникальные для области ландшафты с выходами на поверхность мергелей и глин верхнепермского периода. В общей сложности изучена территория, равная приблизительно 40 км<sup>2</sup> (4 тыс. га).

В районе исследования были выделены четыре участка (Рисунок 1), наименее подверженных антропогенному воздействию:

I. Участок в районе памятника природы «Геологическое обнажение «Аристово» (площадь 500 га, преобладающие типы растительности: нормальные и ложбинно-овражные суходолы с разнотравно-бобово-злаковым травостоем, ельники-сероольшаники разнотравные, пойменные ивняки),

II. Участок Шемогодского луга (площадь 700 га, преобладающие типы растительности: частично закустаренные пойменные разнотравно-злаковые луга, пойменные ивняки);

III. Участок в районе бывшего населенного пункта (б.н.п.) Веретенниково (площадь 600 га, преобладающие типы растительности: нормальные суходольные разнотравно-злаковые и пойменные заболоченные луга, ельники-осинники разнотравные, ельники чернично-зеленомошные);

IV. Территория вдоль западной границы Шемогодского государственного зоологического заказника (площадь 2.2 тыс. га, преобладающие типы растительности: сосняки лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, сфагновые, ельники чернично-долгомошные и чернично-зеленомошные, ельники-пихтарники, березняки с участием *Picea abies* и *Pinus sylvestris*, ольшаники, суходольные разнотравно-злаковые луга).

В работу вошли также стационарные исследования *Gentiana cruciata*, проведённые на постоянных пробных площадках в 2006-2013 гг. в бассейне нижнего течения р. Луженьга (окр. д. Власово, Великоустюгский район,

Вологодская область). Эти сведения дополняют результаты, полученные в бассейне верхнего течения р. Северная Двина, и позволяют более детально проанализировать популяционную биологию *G. cruciata*.



Рисунок 1. Картограмма размещения участков (I, II, III, IV) в районе исследования (Фото., 2016).

## 2.1. Объекты исследования

Объектами исследований являются редкие для Вологодской области виды сосудистых растений, принадлежащие к 34 семействам. В список вошли виды, занесенные в Красную Книгу Вологодской области (Приложения 2, 3), а также виды, потенциальные для включения в неё (Приложение 4). Большинство из них (Приложение 4) находятся здесь на границах своего распространения и включены в Красные книги сопредельных регионов (Ярославская, Московская, Костромская области, Республика Коми).

Нами определены координаты местонахождений 109 ценопопуляций 71 редкого вида, исследованы их площадь и проведена глазомерная оценка численности особей (Приложение 5). Эти показатели являются важными при проведении исследований редких растений, так как большая часть исчезающих и редких российских видов не включена в международный список МСОП из-за отсутствия данных о числе местонахождений, численности, состоянии и площади их популяций (Варлыгина, 2011).

Детально изучены ценопопуляции (ЦП) 14 видов, представляющих разные жизненные формы: исследована физическая и эффективная плотность ЦП (Приложение 6), изучена их онтогенетическая (Приложение 7) и виталитетная структура (Приложение 8).

Исследование ценопопуляционных характеристик проведено у травянистых растений десяти жизненных форм. Среди них *Tragopogon orientalis* (малолетник с двулетней стержнекорневой биоморфой) и многолетние травы с клубнеобразующей (*Corydalis solida*), корнеклубневой (*Dactylorhiza cruenta*), луковичной (*Gagea granulosa*, *Allium oleraceum*), стержнекорневой каудексной (*Lotus corniculatus*), короткокорневищно-стержнекорневой (*Gentiana cruciata*, *Libanotis sibirica*, *Viola collina*), короткокорневищно-кистекарневой (*Anemonoides altaica*, *Pulmonaria obscura*, *Crepis sibirica*) и длиннокорневищно-стержнекарневой (*Cenolophium denudatum*, *Dianthus superbus*) биоморфами.

Выбор объектов исследования обусловлен как недостаточной изученностью редких видов растений на территории данного района, так и необходимостью сбора материала о состоянии ЦП видов, занесённых в Красную книгу Вологодской области, с целью разработки мер их охраны.

## 2.2. Методы исследования

**Методика флористических исследований.** Изучение флоры в полевых условиях проводилось традиционным маршрутным методом (Толмачев, 1959). Общая протяжённость маршрутов составила около 1500 км. Также были

проложены дополнительные маршруты по возможным местам обитания редких видов растений (склоны, обрывы, овраги). Чтобы охватить весеннюю и летнюю флору на каждом из участков прокладывали маршруты три раза за вегетационный сезон: в начале-середине мая, в середине-конце июня, в середине июля или начале августа. По маршруту следования составлялись списки выявленных редких видов и проводилось их гербаризирование. Всего за период исследования было собрано около 150 гербарных образцов редких растений, 84 из которых хранятся в гербарных фондах Вологодского и Сыктывкарского государственных университетов. Определение видов сосудистых растений проводилось с использованием следующих определителей: «Флора Северо-востока Европейской части СССР» (1974-1977), «Определитель высших растений средней полосы Европейской части СССР» (Губанов, Новиков, Тихомиров, 1981), «Определитель высших растений Вологодской области» (Орлова, 1997), «Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области)» (Цвелев, 2000), «Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2» (Губанов, Киселёва, Новиков, Тихомиров, 2003). Проверка правильности определения ряда редких видов была проведена сотрудником гербария Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYCO) З.Г. Улле. Латинские названия видов и семейств в работе приводятся по последней сводке С.К. Черепанова (1995) согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (Международный кодекс..., 1996, International code..., 1994). Полные латинские и русские названия видов приведены в приложении 9.

Выделение географических элементов (типов ареалов видов) проводилось на основе «принципа биогеографических координат», предложенного Б.А. Юрцевым (1982) с использованием названий районов, областей и царств, разработанных А.Л. Тахтаджяном (1978). Оба этих метода основаны на анализе ареалов и выделении групп дифференциальных видов (родов, семейств), специфичных для конкретной территории, но координатный подход дает возможность отдельно использовать данные о распространении видов для

выяснения отношения изученной флоры к ботанико-географической зональности и градиенту континентальности-океаничности климата (Юрцев, Камелин, 1991). При определении границ и названий долготных и широтных географических групп руководствовались физико-географическим районированием земли (Физико-географический атлас мира, 1964). Для определения общего распространения каждого вида в основном была использована информация, изложенная во Флоре Северо-востока Европейской части СССР (1974-1977) и работе А.Л. Тахтаджяна (1978). Географические элементы редких видов определялись по приуроченности основной части их ареалов к той или иной широтной полосе и долготному сектору путем сопоставления их долготных и широтных характеристик (Юрцев, Камелин, 1991). По схожести типов ареалов виды объединялись в широтные (зональные) и долготные (провинциальные) группы. Названия и границы долготных групп даны в соответствии с физико-географическими континентами и субконтинентами. Названия и пределы широтных групп приведены в соответствии с традиционными климатическими поясами и ландшафтными зонами.

**Методики исследования растительных сообществ.** При изучении растительных сообществ использовались традиционные фитоценотические методы. В ходе полевых исследований на пробных площадках стандартного размера 20×20 м в лесных и 10×10 м в травяных фитоценозах (Воронов, 1973) было выполнено 70 геоботанических описаний по общепринятой методике с использованием доминантного подхода, с учетом полного флористического состава, покрытия и обилия видов, входящих в фитоценоз (Нешатаев, 1987).

Геоботанические описания оформлялись в Стандартные бланки (Полевой экологический практикум..., 2000). В лесных фитоценозах выделены ярусы: древесный (А), подлесок (В), травяно-кустарничковый (С), и мохово-лишайниковый (D), в луговых фитоценозах – травянистый (С) и мохово-лишайниковый (D). Проективное покрытие видов определялось глазомерно (Раменский, 1937).

Для определения экологического ареала редких видов растений (совокупности диапазонов определённых экологических факторов, в пределах которых возможно их существование) были использованы фитоиндикационные экологические шкалы Г. Элленберга (1974, 1991, 1996) и Д.Н. Цыганова (1983). Проведённое специалистами сравнение этих экологических шкал засвидетельствовало их равноценность независимо от числа ступеней и принципов построения (Самойлов, 1986; Дидух, Плюта, 1993, 1994).

**Методики биоморфологических исследований.** Под биоморфой (жизненной формой) понимается своеобразный общий облик (габитус) растения, отражающий своеобразие его надземных и подземных вегетативных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. В разных условиях один и тот же вид может иметь разные жизненные формы, но и несколько видов, сходных по эколого-ценотическим параметрам в результате конвергенции могут иметь одну биоморфу (Жмылев и др., 2005).

При определении биоморф растений и выделении онтогенетических состояний особей использовали сравнительно-морфологические методы (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1972 и др.). У большинства видов описаны биоморфы взрослых особей в молодом или зрелом генеративном состоянии ( $g_1$ ,  $g_2$ ), за исключением *Tragopogon orientalis*, у которого изучены все возрастные стадии. Описания биоморф проведены непосредственно в полевых или лабораторных условиях с использованием современной терминологии (Жмылев и др., 2005) на основе классификации К. Раункиера (1934), эколого-морфологической классификации И.Г. Серебрякова (1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1972) и классификации жизненных форм по особенностям пространственной организации взрослых особей О.В. Смирновой с соавторами (1976).

Классификация К. Раункиера (1934) основана на различиях в положении почек возобновления или верхушек побегов относительно поверхности почвы в течение неблагоприятного для вегетации времени года (холодного или сухого).

Раункиером выделено пять основных типов жизненных форм: фанерофит (Р), хамефит (Ch), гемикриптофит (Н), криптофит (К), терофит (Th), в каждом из которых позднее установлено большое число подтипов по особенностям вегетативного размножения, характеру почечных покровов и др. (Жмылев и др., 2005).

Эколого-морфологическая классификация биоморф И.Г. Серебрякова (1962,1964), Т.И. Серебряковой (1972) основана на различиях в длительности жизни побеговых систем растений. Её высшие ранги выделены по анатомической структуре надземных стеблей и длительности их жизни (деревья, кустарники, поликарпики, монокарпики и т. п.), подчинённые – по более частным признакам (направлению роста, способу возобновления и др.) (Жмылев и др., 2005).

Классификации жизненных форм по особенностям пространственной организации взрослых особей О.В. Смирновой с соавторами (1976, 1988) учитывает тип пространственной структуры, т. е. характер размещения структурных частей (корней, побегов и почек возобновления) и степень их автономности в онтогенезе. Согласно ей выделено три типа биоморф: моноцентрическая, явнополицентрическая, неявнополицентрическая.

**Методики изучения структуры ценопопуляций, онтогенеза и поливариантности развития особей.** При исследовании ЦП применяли стандартные методики популяционно-онтогенетических исследований сосудистых растений (Работнов, 1950, 1960, 1964, 1969, 1975; Корчагин, 1964; Уранов, 1975; Воронцова, Заугольнова, 1978; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Денисова и др., 1986; Жукова, 1967, 1973, 1987, 1995, 2001; Животовский, 2001, Поливариантность..., 2006). Использование популяционно-онтогенетического метода помогает установить, насколько ЦП редких видов растений в конкретном регионе близки к критическому состоянию (Жукова, 1995).

За ценопопуляцию принимали совокупность растений одного вида в пределах определенного фитоценоза (Петровский, 1961).

На основе ценотического подхода выделяли две биологических счетных единицы: морфологическую (единицу онтогенетического развития) и фитоценотическую (единицу воздействия на среду). При исследовании моноцентрических видов эти единицы совпадали. При изучении неявно- и явнополицентрических особей в зависимости от этапа онтогенеза проводили одновременно подсчет морфологических единиц – особей (генет) и фитоценотических – рамет (Harper, 1977). Синонимами раметы служат слова партикула или клонист. В случае отсутствия партикуляции (отделения части особи) раметой считался парциальный побег (Онтогенетический атлас..., 2000).

Один из существенных признаков ЦП – её возрастной состав (Петровский, 1961; Работнов, 1964, 1969; Уранов, 1967, 1975). От него зависит способность ЦП вида к самоподдержанию, её устойчивость, а также завоевание и усиление позиций вида (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995). Самоподдержание (сохранение) обеспечивается непрерывностью существования поколений популяций в конкретном месте благодаря способности особей к семенному или вегетативному (с омоложением) размножению, либо тому и другому вместе (Уранов, 1975; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995).

Изучение возрастного состава ЦП редких видов проводилось с разной степенью детализации структурной организации:

- у видов с известным из литературных источников онтогенезом путем выделения всех онтогенетических групп (*Corydalis solida*, *Gentiana cruciata*, *Lotus corniculatus*, *Pulmonaria obscura*) или без подразделения генеративного периода на онтогенетические состояния (*Libanotis sibirica*);

- у некоторых видов (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Gagea granulosa*, *Viola collina* и др.) возрастной состав изучался экспресс-методом (Жукова, 1987а), то есть регистрировалась принадлежность особей к прегенеративной, генеративной и постгенеративной фракциям, так как у этих видов отсутствует полное описание онтогенеза. В прегенеративном периоде у ряда видов (*Anemonoides altaica*, *Viola collina*, *Gagea granulosa*) были выделены



виргинильные особи и у двух видов (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*) выделены проростки, но ювенильное и имматурное состояния не разделены (Приложение 7). Для видов, у которых возрастной состав изучался экспресс-методом, при расчёте индексов возрастности и эффективности использовалось среднее значение возрастности ( $m_i$ ) и эффективности ( $e_i$ ) для неразделённых возрастных состояний прегенеративного периода.

Т.А. Работнов (1950а) предложил различать три типа ЦП: инвазионную, нормальную и регрессивную, которые соответствуют крупным этапам развития ЦП: возникновению, полному развитию и угасанию. В случае присутствия особей всех онтогенетических состояний, ЦП являются нормальными полночленными (Уранов, 1975), при отсутствии каких-либо из них – нормальными неполночленными (Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988).

Состояние и перспективы развития нормальных ЦП характеризует онтогенетический (возрастной) спектр, который представляет собой соотношение в них растений разных онтогенетических (возрастных) групп. В зависимости от положения абсолютного максимума, онтогенетический спектр может быть левосторонним, правосторонним, бимодальным (двувершинным), а также центрированным (с абсолютным максимумом на группе средневозрастных генеративных растений). ЦП конкретного вида имеют наиболее встречающийся вариант (или варианты) спектра, называемый базовым. Базовый спектр является модальной характеристикой нормальных ценопопуляций, достигших равновесного состояния (входящих в состав длительно производных сообществ) (Заугольнова, 1976; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988).

Классификация нормальных ЦП по характеру онтогенетического спектра разрабатывалась Л.А. Жуковой (1967, 1973), А.А. Урановым, О.В. Смирновой (1969). По положению абсолютного максимума на одной из онтогенетических групп выделяют четыре типа нормальных ЦП: молодую ( $v$ ,  $g_1$ ), зрелую ( $g_2$ ), стареющую ( $g_3$ ) и старую ( $ss$ ), которые соответствуют определённым этапам её развития.

Л.А. Животовский (2001) предложил новую классификацию нормальных ЦП – «дельта-омега». Классификация «дельта-омега» основана на совместном использовании индексов возрастности  $\Delta$  (Уранов, 1975) и эффективности  $\omega$  (введен автором классификации), что позволяет определить типы ЦП по данным всего онтогенетического спектра. Она учитывает виргинильную и более молодые группы прегенеративной фракции. Исходя из положения ЦП в координатах  $\Delta$  и  $\omega$ , выделяют шесть типов нормальных ЦП: молодую, зреющую, зрелую, стареющую, старую и пререходную. Последний тип ЦП может представлять собой переход от старой популяции к молодой и наоборот.

Особенности возрастной структуры ЦП определяются биологическими свойствами вида (способом размножения, типом биоморфы, особенностями онтогенеза), зависят от эколого-климатических условий среды обитания и характера антропогенного воздействия (Заугольнова, 1976; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995 и др.).

Изучение онтогенетической структуры ЦП редких видов (2011-2014 гг.) проводилось по выборочной совокупности. На трансектах сплошным способом закладывалось 25-30 учетных площадок размером 0.25 м<sup>2</sup> или один м<sup>2</sup> в зависимости от биоморф растений. Размеры площадок определялись по условному критерию, который предложил для популяционных исследований А.А.Уранов (1975). Площадь учетных площадок соответствовала или была больше, чем суммарная площадь трёх фитогенных полей (Уранов, 1965) наиболее крупных особей изучаемого вида. Площадь фитогенного поля определялась как проекция наземных частей особей.

Отнесение растений к определённом онтогенетическому состоянию производилось на основании комплекса качественных морфологических признаков (Уранов, 1975; Жукова и др., 1976; Смирнова и др., 1976; Жукова, Смирнова, 1988; Заугольнова, Жукова и др., 1988; Онтогенетический атлас ..., 1997). Онтогенетическое состояние особи рассматривалось, как определённый этап онтогенеза растения, отличающийся специфическим физиолого-

биохимическим состоянием, наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, определенным положением особи в пространстве и особым взаимоотношением со средой (Смирнова, Заугольнова и др., 1976).

Поскольку объектами исследований были редкие растения, изучение типов корневых систем при выделении онтогенетических состояний проводилось щадящим способом: путём осторожного раскапывания почвы и возвратом её на своё место для сохранения условий жизни корней. Собирались лишь единичные гербарные образцы онтогенетических состояний.

Исследование онтогенетической структуры ЦП проводилось путем выделения всех возрастных состояний или без подразделения генеративной фракции (экспресс-методом) (Жукова, 1987а). На учетных площадках регистрировали все растения с учетом их онтогенетического состояния, руководствуясь ключевыми признаками (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000). В камеральный период рассчитаны онтогенетические спектры на основе соотношения разных возрастных групп, которые выражали в процентах от общего числа особей.

В качестве основных исходных параметров, характеризующих состояние ЦП, использовали площадь, численность особей, среднюю (физическую) и эффективную плотность, индексы восстановления ( $I_B$ ), старения ( $I_C$ ), возрастности ( $\Delta$ ) и эффективности ( $\omega$ ).

Численность и плотность имеют первостепенное значение при определении позиции вида в ценозе и оценке его возможностей сопротивляться неблагоприятным воздействиям среды. Численность обычно понимается как число особей вида (или других счетных единиц) на определенной территории в пределах ЦП (Работнов, 1950б; Ценопопуляции растений..., 1976). Абсолютная численность определяется только для очень редких видов с небольшой численностью (один – 100 экземпляров). Для большинства видов растений определить её величину не представляется возможным, поэтому чаще всего приходится оперировать понятием плотности особей. Плотность популяции в

соответствии с представлениями Ю. Одума (1975) – это величина по отношению к единице пространства. Обычно её выражают числом или биомассой особей (или иных счетных единиц) на единицу площади или объёма. Для травянистых растений чаще определяют плотность в расчете на один м<sup>2</sup> (Работнов, 1950б; Ценопопуляции растений..., 1976).

Уровень численности и плотности в ЦП прежде всего зависит от соотношения противоположно направленных процессов: рождаемости и смертности, которые в свою очередь зависят от биоморф растений, способа распространения, условий сохранения и приживаемости семенных и вегетативных диаспор. В ЦП растений рождаемость оценивается по числу вновь появившихся самостоятельно и активно существующих растений (семенных всходов, вегетативных диаспор с корневой системой). Изменение численности (или плотности) за единицу времени принято называть скоростью роста (Одум, 1975). Увеличение ЦП продолжается до тех пор, пока она не достигнет такого уровня численности (предельной плотности насыщения), который соответствует возможностям среды. Вслед за резким увеличением численности или активным ростом индивидов в ценопопуляциях разных видов растений отмечается усиление отмирания (Harper, 1973).

Для большинства ЦП была проведена глазомерная оценка численности по шкале балльной оценки (Раменский, 1937): 1 балл – 1 – 10 экз.; 2 балла – 10 – 50 экз.; 3 балла – 50 – 100 экз.; 4 балла – 100 – 500 экз.; 5 баллов – до 1000 экз.

Под средней плотностью подразумевалось число элементов, приходящихся на единицу пространства в пределах естественных растительных группировок (Заугольнова, 1988). Плотность ЦП выражена числом особей на единицу площади, равной одному м<sup>2</sup>. Под эффективной плотностью ( $M_e$ ) подразумевается сумма эффективностей всех растений на единице площади, которая равна произведению физической плотности на индекс эффективности (Животовский, 2001):

$$M_e = \omega M (1),$$

где  $\omega$  – индекс эффективности,  $M$  – средняя (физическая) плотность ЦП. Индекс эффективности определяется по формуле:

$$\omega = \sum p_i e_i \quad (2),$$

где  $p_i$  – доля растений  $i$ -ого возрастного состояния в данной выборке ( $p_i = n_i / n$ , где  $n$  – общее число растений,  $n_i$  – число растений  $i$ -ого возрастного состояния),  $e_i$  – эффективность потребления энергии из среды растениями в  $i$ -ом состоянии по отношению к таковой в состоянии  $g_2$ , вычисленная Л.А. Животовским (2001).

Если значение индекса эффективности ( $\omega$ ) не превышает единицы, то эффективная плотность всегда меньше физической плотности. Значения эффективной плотности ( $M_e$ ), близкие к значениям физической плотности ( $M$ ), характерны для зрелых ЦП. Для старых и молодых ЦП эффективная плотность гораздо меньше по величине средней плотности (Животовский, 2001).

Индекс восстановления ( $I_B$ ), предложенный Л.А. Жуковой (19876), оценивает общую эффективность самоподдержания ЦП. Он характеризует отношение числа прегенеративных растений к числу генеративных, т.е. показывает сколько потомков в данный момент времени приходится на одну генеративную особь (какую часть генеративной фракции после её отмирания способна восстановить прегенеративная фракция):

$$I_B = j + im + v / g_1 + g_2 + g_3 \quad (3).$$

Значения индекса восстановления ( $I_B$ ), меньшие единицы, свидетельствуют о слабой способности ЦП к самоподдержанию, более единицы – о возрастании способности к самоподдержанию.

Индекс старения ( $I_C$ ), предложенный Н.В. Готовым (1998), характеризует отношение числа постгенеративных растений к сумме чисел прегенеративных, генеративных и постгенеративных растений:

$$I_C = ss + s / j + im + v + g_1 + g_2 + g_3 + ss + s \quad (4).$$

Индекс старения ( $I_C$ ) может изменяться на отрезке от нуля до одного и отражает степень старения ЦП.

Индекс возрастности ( $\Delta$ ), предложенный А.А. Урановым (1975) является интегральной характеристикой возрастной структуры ЦП.

$$\Delta = \sum k_i m_i / \sum k_i \quad (5),$$

где  $m_i$  – возрастность особи,  $k_i$  – численность возрастной группы. Индекс возрастности ( $\Delta$ ) характеризует среднее значение доли потреблённой энергии всеми особями ЦП разных онтогенетических состояний в ходе онтогенеза.

В соответствии с индексом возрастности ( $\Delta$ ) индекс эффективности ( $\omega$ ), предложенный Л.А. Животовским (2001), характеризует среднее значение эффективности потребления энергии из среды особями всех онтогенетических состояний в конкретной ЦП.

При расчётах всех выше рассмотренных индексов не учитывалась оценка банка семян, и не у всех растений учитывались проростки, так как их число варьирует в течение сезона (Глотов, 1998). Проростки были внесены в онтогенетические спектры у *Pulmonaria obscura*, *Corydalis solida*, *Crepis sibirica*, *Libanotis sibirica*, *Cenolophium denudatum*, *Lotus corniculatus*, так как на момент исследования они присутствовали в ЦП.

При изучении поливариантности развития растений использовали классификацию Л.А. Жуковой (1995, 2001, 2004).

Структурная поливариантность (А надтип) включает три типа: размерную, морфологическую и поливариантность способов размножения и воспроизведения.

1) Размерная поливариантность демонстрирует морфологическое разнообразие особей каждой онтогенетической группы и позволяет выявить различные пути онтогенеза при разных уровнях жизненности.

2) Морфологическая поливариантность обуславливает формирование нескольких биоморфологических групп особей одного вида в разных экологических условиях и раскрывает морфологические преобразования.

3) Поливариантность способов размножения и воспроизведения возникает в результате генетически обусловленного сочетания или смены способов размножения растений и обеспечивает устойчивость самоподдержания ЦП в меняющихся условиях среды.

Динамическая поливариантность (Б надтип) включает два типа: ритмологическую поливариантность и поливариантность темпов развития.

1) Ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей в пределах одной ЦП или разных локальных популяций растений.

2) Поливариантность темпов развития или временная поливариантность реализуется в наличии следующих классов развития растений: нормальное развитие, замедленное развитие, ускоренное развитие, пропуск онтогенетического состояния или периода онтогенеза, реверсии в более молодые состояния (омоложение) и состояние вторичного покоя.

**Методики изучения виталитетного состава ценопопуляций.** Всем ценотическим популяциям растений присуща внутренняя гетерогенность (Злобин, 1989). Наиболее широко распространенным типом гетерогенности внутрипопуляционной структуры является размерный. Во многих случаях размер особей оказывается важнее для их судьбы, чем возрастное состояние (Злобин, 1996). Предпосылок для возникновения размерной иерархии особей много: полиморфизм прорастания семян, определяющийся их качеством (размеры, степень вызревания) и условиями прорастания, специфика микроместообитаний всходов, ассиметричность межвидовой и внутривидовой конкуренции, общий эколого-ценотический фон (Злобин, 1989).

Оценка жизненного состояния особей может быть проведена с опорой на комплекс количественных признаков. Для такой характеристики было предложено название виталитет (Злобин, 1984). Виталитет – это жизненность (степень процветания или угнетения) организма, которая выражается в интенсивности цветения и образования семян, т. е., в репродуктивном усилии. При его оценке используется различный набор морфометрических параметров (масса, высота растения, площадь фотосинтезирующей поверхности и др.) в зависимости от особенностей жизненной формы и стратегии конкретного вида, при этом весьма важными являются параметры репродуктивной сферы (размер соцветия, количество образующихся плодов и семян и др.) (Злобин, 1980, 1981, 1989).

Оценка виталитетного состава ЦП была проведена с использованием двух методов: метода определения виталитета ЦП (Q) Ю. А. Злобина (2009) и индекса виталитета (IVC), предложенного А. Р. Ишбирдиным и М. М. Ишмуратовой (2004).

Метод определения индекса (Q) Ю. А. Злобина (2009) основан на разделении особей во всей совокупности исследованных ЦП на три морфологических класса (a, b, c). По соотношению растений, относящихся к тому или иному классу, ЦП делятся на три типа: процветающие (в составе которых совокупность крупных и средних растений классов виталитета a и b более, чем вдвое превышает количество мелких, относящихся к классу c), депрессивные (в составе которых преобладают мелкие растения) и равновесные (промежуточные по составу между равновесными и депрессивными). Для расчета индекса виталитета (Q) у зрелых генеративных особей, выбирали два признака, характеризующих вегетативную и генеративную сферу: высота побега и количество цветков (или соцветий) на нём. По двум выбранным признакам была произведена выборка из 60 результатов измерений в одной или двух ЦП и найдено произведение значений этих признаков. Результаты вычислений проранжированы от минимума к максимуму и поделены на три равные группы, характеризующие три класса жизненности особей: a (с высоким виталитетом), b (средним) и c (низким). Индекс виталитета (Q) вычислен по формуле:

$$Q = \frac{1}{2}(a+b) \quad (6),$$

где a – доля особей высшего класса виталитета, b – доля особей среднего класса виталитета. По значению индекса виталитета (Q) определён тип ЦП. Для процветающих ЦП характерно соотношение:  $\frac{1}{2}(a+b) > c$ , для равновесных:  $\frac{1}{2}(a+b) \approx c$ , для депрессивных:  $\frac{1}{2}(a+b) < c$ .

Коэффициент виталитета ЦП (IVC) рассчитывали методом взвешивания средних значений согласно формуле:

$$IVC = \frac{\sum \bar{x}_i}{N} \quad (7),$$



где  $x_i$  – среднее значение  $i$ -го признака в ценопопуляции,  $\bar{x}_i$  – среднее значение  $i$ -го признака для всех ценопопуляций,  $N$  – число признаков. Индекс виталитета (IVC) позволяет выстраивать ЦП по благоприятности условий в отношении конкретных признаков, что, в свою очередь, позволяет изучать закономерности изменчивости организменных и популяционных показателей на экоклизе. По значению коэффициента (IVC) нами проведена оценка благоприятности условий местонахождений изученных ЦП в отношении двух или трёх морфологических признаков, характеризующих мощностъ вегетативной и генеративной сферы: высота побега, число соцветий на нём и число цветков в соцветии.

Исследование виталитетной структуры ЦП *Anemonoides altaica*, *Allium oleraceum*, *Dianthus superbus* проведено с использованием метода определения критерия (Q) Ю. А. Злобина (2009). При вычислении индекса (Q) у *Allium oleraceum* и *Dianthus superbus* был использован такой показатель как, произведение высоты генеративного побега на число цветков на нём, у *Anemonoides altaica* – произведение высоты генеративного побега на число плодов.

Исследование виталитетного состава ЦП *Corydalis solida*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* было проведено с использованием двух методов: метода определения виталитета ЦП (Q) (Злобин, 2009) и индекса виталитета (IVC) (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

**Методики изучения семенной продуктивности.** Важным показателем жизнеспособности растений в различных условиях произрастания является их семенная продуктивность, так как она зависит от целого комплекса внешних и внутренних факторов и явлений. Из внешних факторов на количество семян наиболее существенно влияют условия погоды конкретного сезона, приходящиеся на такие фенофазы, как цветение и формирование плодов и семян. От них зависит как опыление, так и прорастание пыльцы и связанное с этим оплодотворение и превращение семяпочек в семена. Из внутренних факторов на семенную продуктивность в первую очередь влияет генотип особи, определяющий количество семяпочек в гинецее, во вторую, качество микро- и мегаспор, на

формирование которых, по-видимому, влияет весь комплекс факторов местообитания популяции, как абиотических, так и биотических (Вайнагий, 1974).

Т.А. Работнов (1960) предложил различать среднюю продуктивность растений, понимая под ней среднее число семян на одну особь или один генеративный побег и урожай семян (общую семенную продуктивность), понимая под ним число семян, продуцируемых растением на единицу площади.

Оба показателя очень изменчивы. Особи одного и того же вида в условиях оптимума могут иметь стабильное репродуктивное усилие, а в условиях пессимума этот параметр будет сильно варьировать (Злобин, 1984). Репродукция тесно связана с длительностью жизни и жизненной формой растений: однолетники затрачивают на репродукцию 15-30% годового прироста биомассы, поликарпические травянистые многолетники – до 15%, у монокарпиков затраты составляют – 20-40% (Harper, 1977).

И.В. Вайнагий (1974) предложил различать потенциальную семенную продуктивность (ПСП), под которой следует понимать количество семяпочек на особь или генеративный побег, и фактическую (реальную) семенную продуктивность (ФСП или РСП), которая обозначает количество семян. Из соотношения этих показателей, полученных на одних и тех же учетных единицах, определяется процент семинификации (ПС), который показывает, какой процент семяпочек развился в семена. Этот показатель очень важен для оценки жизненности вида в конкретных условиях обитания.

Определение средней семенной продуктивности особей проводилось методом усреднённых проб (Работнов, 1960) в расчете на одну особь, а урожая семян – на один м<sup>2</sup>. При использовании этого метода определяли: среднее число генеративных побегов на одну особь (30 подсчетов), среднее число здоровых и зрелых семян на один побег у 30 генеративных побегов, при этом не учитывались недоразвитые и повреждённые семена. Семенная продуктивность особи определялась перемножением средней продуктивности одного побега на число побегов особи. При определении урожая семян (общей семенной продуктивности)

перемножали среднюю семенную продуктивность одного побега на среднее число генеративных побегов, приходящееся на один м<sup>2</sup>. Семена после подсчётов рассеивались в природную ЦП.

По методике И.В. Вайнагий (1974) были определены потенциальная семенная продуктивность (ПСП), под которой следует понимать число семяпочек на особь или генеративный побег, и фактическая семенная продуктивность (ФСП), которая обозначает число сформировавшихся семян. Из соотношения этих показателей (они были получены на одних и тех же учетных единицах) определяли процент семинификации (ПС), который показывает, какой процент семяпочек развился в семена. Необходимость учитывать семяпочки и семена на одних и тех же учетных единицах обусловлена тем, что при ином способе подсчета нет возможности установить характер корреляции между количеством семяпочек и семян, а также вывести процент семяпочек, развившихся в семена. Последний показатель имеет важное значение для оценки жизненности вида в конкретных условиях обитания (Вайнагий, 1974).

Для измерения морфометрических показателей была использована линейка (ГОСТ 17435 – 72). Фотографирование местообитаний видов и биоморф растений проведено автором с помощью цифрового фотоаппарата «Canon Power Short A495», определение координат проведено с помощью навигатора «Garmin nüvi 1310». Картосхемы подготовлены автором на основе материалов из интернет-источника (URL: <https://yandex.ru/maps>, Россия, Вологодская область, Великоустюгский район). Рисунки, представленные в работе, выполнены лично автором. Статистическая обработка материала проведена с использованием стандартного пакета MS Excel '03 (пакета описательной статистики). Для выявления пределов варьирования биометрических признаков определялись среднее арифметическое, ошибка среднего арифметического и коэффициент вариации (Лакин, 1990).

### ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

В районе исследования выявлен 71 редкий вид сосудистых растений, что составляет 23.0 % от общего числа видов сосудистых растений, входящих в изученные фитоценозы (Приложение 9). Среди них в Красную книгу Вологодской области (Постановление правительства Вологодской области..., 2015) внесено 60 видов: 30 видов охраняемых (Приложение 2) и 30 видов, требующих биоконтроля (Приложение 3). Их доля в общем числе видов сосудистых растений, занесённых в Красную книгу области, составляет 17.0 %. Остальные 11 выявленных редких видов (Приложение 4) являются потенциальными для включения в Красную книгу Вологодской области.

На исследуемой территории произрастает значительное число видов, имеющих высокий статус редкости (Приложение 2):

- три вида (*Anemonoides altaica*, *Allium oleraceum*, *Gagea granulosa*) относятся к исчезающим (1/EN и 2/EN), их численность на территории области уменьшилась до критического уровня, известно по два-три их местонахождения;
- пять видов (*Dactylorhiza cruenta*, *Gentiana cruciata*, *Iris sibirica*, *Nymphaea tetragona* и *Lithospermum officinale*) являются уязвимыми (2/VU), это виды с сокращающейся численностью;
- семь видов (*Cenolophium denudatum*, *Cacalia hastata*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.) относятся к потенциально уязвимым (3/NT), так как имеют малое количество особей в ЦП, узкую экологическую амплитуду и находятся на границах своих ареалов;
- одиннадцать видов (*Abies sibirica*, *Anthyllis vulneraria*, *Botrychium lunaria* и др.) требуют внимания (3/LC), их ЦП имеют стабильную численность, но по причине нарушения местообитаний могут стать уязвимыми.

Анализ числа редких видов растений, обнаруженных на четырех участках района исследования показал, что на участке I (в районе памятника природы «Геологическое обнажение «Аристово») встречается 29 редких видов, на участке

II (Шемогодском лугу) – 16 видов, на участке III (в районе б.н.п. Веретенниково) – 29 видов, на участке IV (территории, примыкающей к западной границе Шемогодского зоологического заказника) – 30 видов (Рисунки 2, 3, 4).

Установлено, что из 29 видов, встречающихся на участке I, в Красную книгу Вологодской области занесены 26. Из них охраняемых – 17 видов (*Anemonoides altaica* (исчезающий вид), *Gentiana cruciata*, *Dactylorhiza cruenta*, *Nymphaea tetragona*, *Lithospermum officinale* (уязвимые виды), *Cotoneaster melanocarpus*, *Lathyrus pisiformis* (потенциально уязвимые виды) и др.), требующих биоконтроля – девять видов (*Actaea erythrocarpa*, *Atragene speciosa*, *Crepis sibirica*, *Dianthus superbus*, *Swida alba* и др.) и три вида (*Pulmonaria obscura*, *Viburnum opulus*, *Viola rupestris*) являются потенциальными для включения в Красную книгу области. На участке II произрастает 14 видов, занесённых в Красную книгу Вологодской области: три – охраняемых (*Allium oleraceum*, *Cenolophium denudatum*, *Libanotis sibirica*), 11 – требующих биоконтроля (*Allium angulosum*, *A. schoenoprasum*, *Dianthus superbus*, *Oenanthe aquatica*, *Tragopogon orientalis* и др.), два вида (*Cicuta virosa*, *Lathyrus tuberosus*) являются потенциальными для включения в Красную книгу области. Среди них есть виды, впервые выявленные на территории Великоустюгского района: *Allium oleraceum* (исчезающий вид), *Tragopogon orientalis* (вид, требующий биологического контроля), *Lathyrus tuberosus* (вид, произрастающий в Вологодской области близ северной границы своего ареала). На участке III встречается 21 вид, занесённый в Красную книгу Вологодской области, из них 11 видов охраняемых (*Cypripedium calceolus* (вид, требующий внимания, внесенный в Красную книгу Российской Федерации (2008)), *Iris sibirica* (уязвимый вид), *Ulmus glabra* (реликтовый вид, требующий внимания) и др.), 10 видов, нуждающихся в биоконтроле (*Actaea erythrocarpa*, *Atragene speciosa*; *Campanula trachelium*; *Corydalis solida*; *Gymnadenia conopsea* и др.). Здесь также встречаются восемь видов, потенциальных для включения в Красную книгу области, (*Cicuta virosa*, *Clinopodium vulgare*, *Listera ovata* и др.).

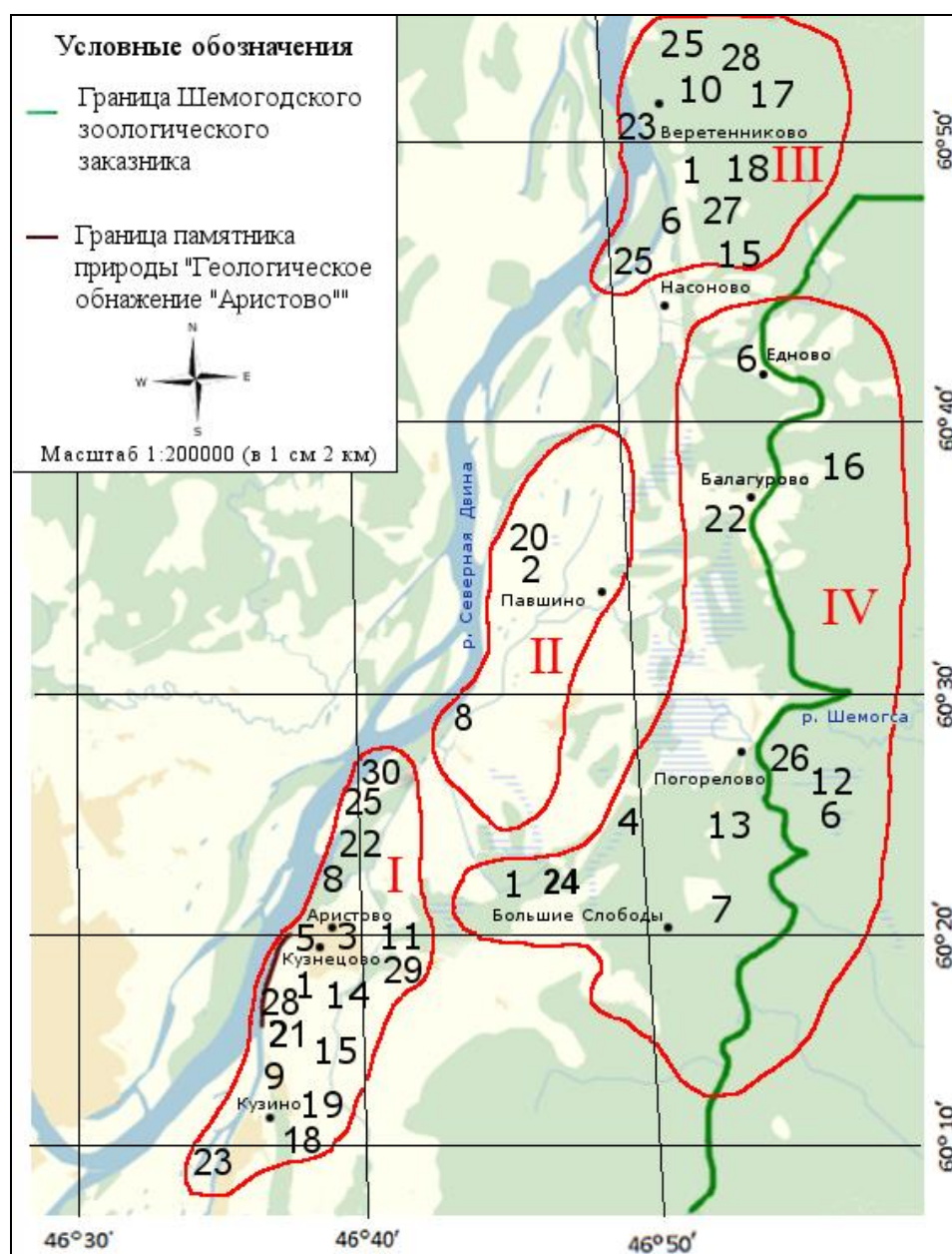


Рисунок 2. Карта-схема мест локализации в бассейне верхнего течения р. Северная Двина ЦП охраняемых редких растений, включенных в Красную книгу Вологодской области.

Примечание: Красными цифрами (I-IV) обозначены номера исследуемых участков, красной линией выделены их границы, арабскими цифрами обозначены места нахождения ЦП растений:

1 – *Abies sibirica*; 2 – *Allium oleraceum*; 3 – *Anemonoides altaica*; 4 – *Anthyllis vulneraria*; 5 – *Botrychium lunaria*; 6 – *Cacalia hastata*; 7 – *Campanula cervicaria*; 8 – *Cenolophium denudatum*; 9 – *Cotoneaster melanocarpus*; 10 – *Cypripedium calceolus*; 11 – *Dactylorhiza cruenta*; 12 – *Delphinium elatum*; 13 – *Gagea granulosa*; 14 – *Gagea lutea*; 15 – *Gentiana cruciata*; 16 – *Huperzia selago*; 17 – *Iris sibirica*; 18 – *Larix sibirica*; 19 – *Lathyrus pisiformis*; 20 – *Libanotis sibirica*; 21 – *Lithospermum officinale*; 22 – *Melampyrum cristatum*; 23 – *Nymphaea tetragona*; 24 – *Pleurospermum uralense*; 25 – *Rubus caesius*; 26 – *Senecio fluviatilis*; 27 – *Ulmus glabra*; 28 – *Viola collina*; 29 – *Viola hirta*; 30 – *Lactuca sibirica*.

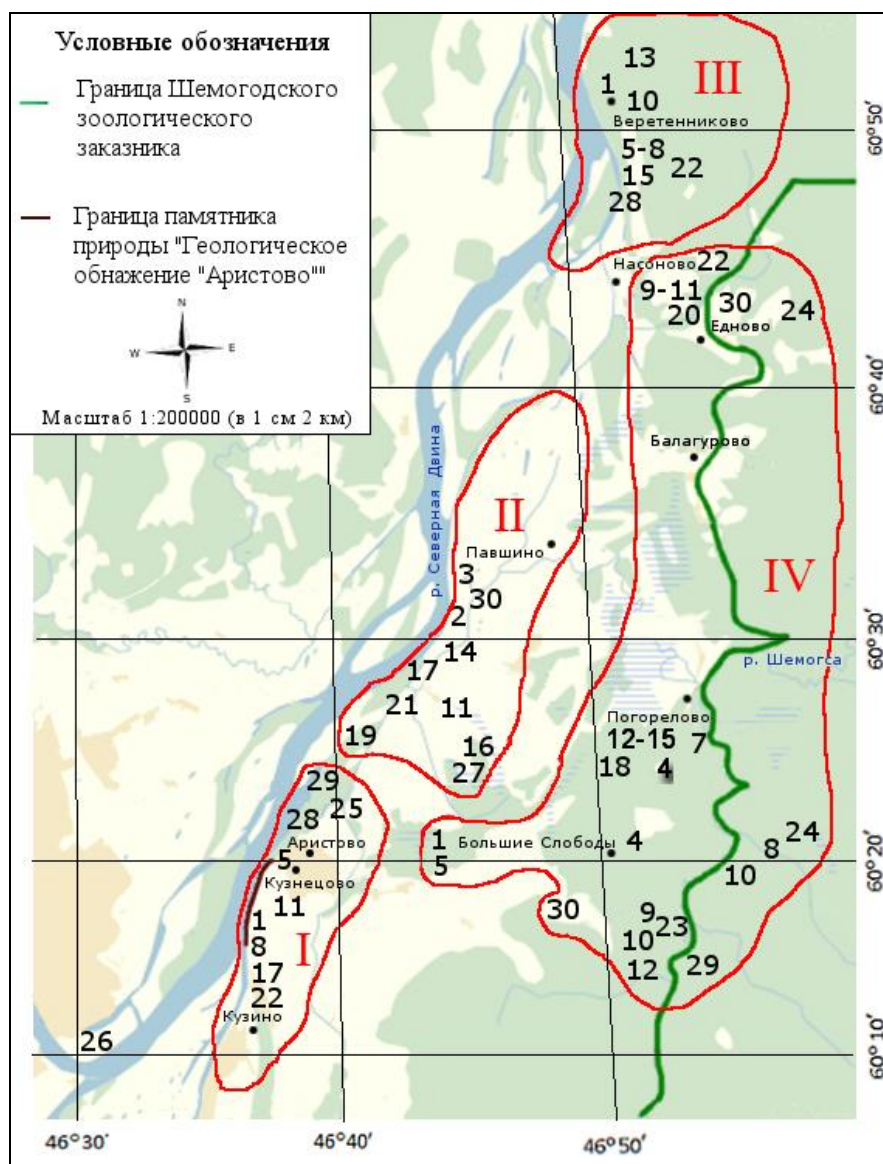


Рисунок 3. Карта-схема мест локализации в бассейне верхнего течения р. Северная Двина ЦП редких растений, подлежащих биоконтролю на территории Вологодской области.

Примечание: Красными цифрами (I-IV) обозначены номера исследуемых участков, красной линией выделены их границы, арабскими цифрами обозначены места нахождения ЦП растений: 1 – *Actaea erythrocarpa*; 2 – *Allium angulosum*; 3 – *Allium schoenoprasum*; 4 – *Arctostaphylos uva-ursi*; 5 – *Atragene speciosa*; 6 – *Campanula trachelium*; 7 – *Corydalis solida*; 8 – *Crepis sibirica*; 9 – *Dactylorhiza fuchsii*; 10 – *Daphne mezereum*; 11 – *Dianthus superbus*; 12 – *Diphasiastrum complanatum*; 13 – *Gagea minima*; 14 – *Galium verum*; 15 – *Gymnadenia conopsea*; 16 – *Hydrocharis morsus-ranae*; 17 – *Lotus corniculatus*; 18 – *Lycopodium clavatum*; 19 – *Malus sylvestris*; 20 – *Matteuccia struthiopteris*; 21 – *Oenanthe aquatica*; 22 – *Origanum vulgare*; 23 – *Platanthera bifolia*; 24 – *Rubus arcticus*; 25 – *Salix acutifolia*; 26 – *Saponaria officinalis*; 27 – *Stratiotes aloides*; 28 – *Swida alba*; 29 – *Tilia cordata*; 30 – *Tragopogon orientalis*.



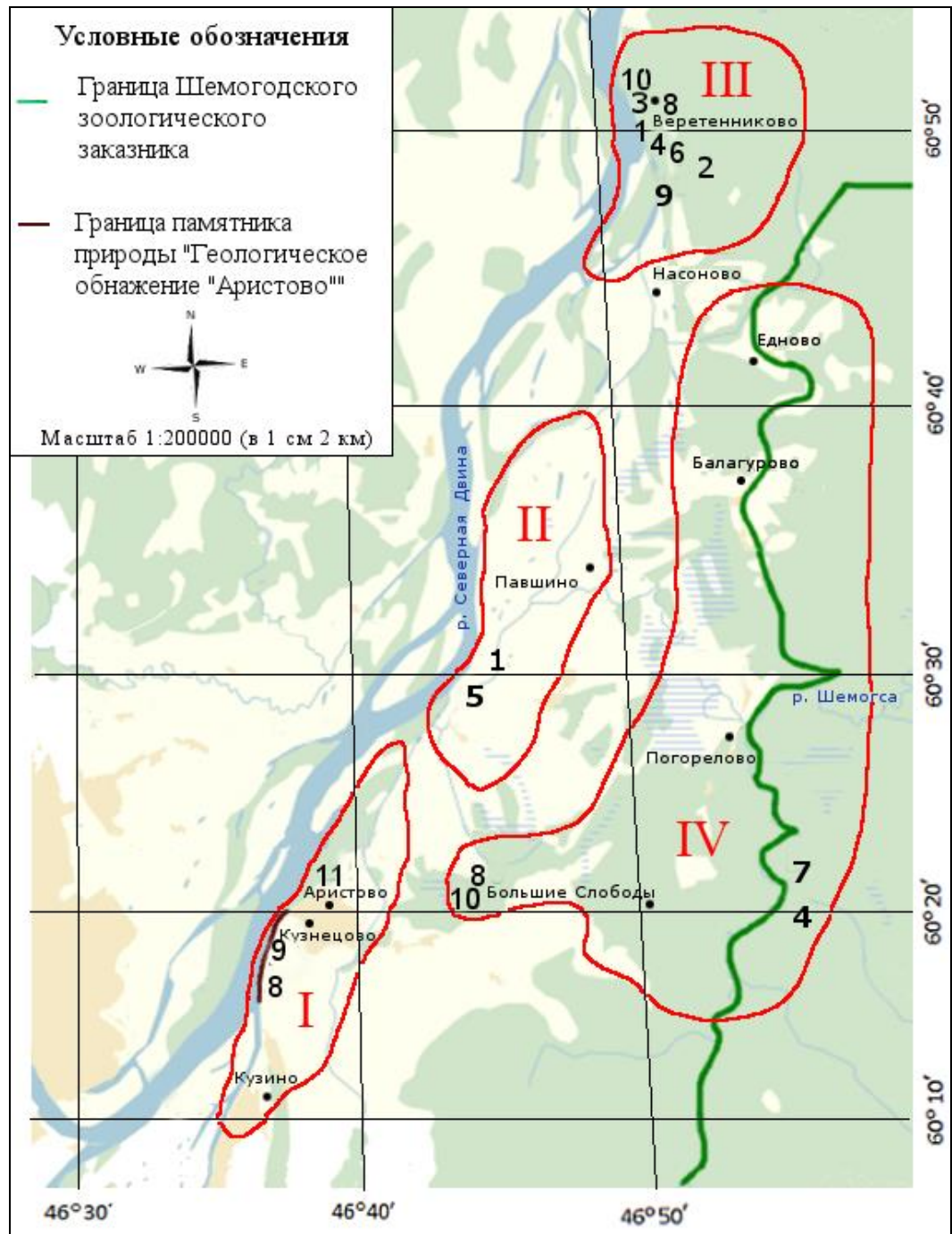


Рисунок 4. Карта-схема мест локализации в бассейне верхнего течения р. Северная Двина ЦП редких растений, потенциальных для включения в Красную книгу Вологодской области.

Примечание: Красными цифрами (I-IV) обозначены номера исследуемых участков, красной линией выделены их границы, арабскими цифрами обозначены места нахождения ЦП растений: 1 – *Cicuta virosa*; 2 – *Clinopodium vulgare*; 3 – *Epilobium tetragonum*; 4 – *Impatiens noli-tangere*; 5 – *Lathyrus tuberosus*; 6 – *Listera ovata*; 7 – *Pinus sibirica*; 8 – *Pulmonaria obscura*; 9 – *Viburnum opulus*; 10 – *Viola mirabilis*; 11 – *Viola rupestris*.



На участке IV обнаружено 26 видов, занесённых в Красную книгу Вологодской области, из них 10 охраняемых (*Gagea granulosa* (исчезающий вид), *Campanula cervicaria* (охраняемый вид с неустановленным статусом редкости (4/DD)); *Delphinium elatum*, *Huperzia selago* (виды, требующие внимания) и др.), 16 видов, нуждающихся в биоконтроле (*Daphne mezereum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Platanthera bifolia*, *Rubus arcticus*, *Tilia cordata* и др.), и два вида, потенциальных для включения в Красную книгу области (*Pinus sibirica* – вид, находящийся здесь на западной границе своего ареала, и *Impatiens noli-tangere* – вид, произрастающий на северном пределе своего распространения).

Частота встречаемости ЦП редких растений значительно выше на коренных склонах правого берега р. Северная Двина в районе памятника природы «Геологическое обнажение «Аристово» (29 ЦП на площади 500 га) и б.н.п. Веретенниково (29 ЦП на площади 600 га). Вероятно, это связано с многообразием форм микрорельефа, т. к. высокие склоны берегов сильно террасированы, есть старые заросшие овраги, врезающиеся в берега (Рисунок 5 а, б).



а

б

Рисунок 5. Склон правого берега р. Северная Двина: а – в районе геологического памятника природы «Аристово», б – в районе бывшего населённого пункта Веретенниково.

Склоны сложены глинисто-мергелевыми породами с прослойками песчаных линз, которые дренируют многочисленными родниками с мягкой

гидрокарбонатной водой (Труфанов, 2007). Сложный микрорельеф и увлажнение грунтовыми водами способствовали созданию здесь своеобразных экотопов, ставших местами обитания редких видов.

### 3.1. Систематическое положение редких видов

Таксономическая структура природной флоры всегда соответствует определенным географическим закономерностям (Толмачев, 1970). Поскольку район исследования расположен в умеренных широтах северного полушария, систематическая структура его флоры, включая редкие виды, в общих чертах должна соответствовать таксономическим структурам флор умеренных областей Голарктического флористического царства (Тахтаджян, 1978). Полный список таксономических единиц найденных редких видов представлен в приложениях 2, 3, 4. Ниже в таблице 1 отражен численный состав их таксонов разного ранга.

Среди выявленных редких видов преобладают покрытосеменные растения (Magnoliophyta), насчитывающие 63 вида (88.7 %). Споровые (Lycopodiophyta, Polypodiophyta) представлены пятью видами (7.1 %), голосеменные (Pinophyta) – тремя (4.2 %). Из голосеменных встречаются виды *Abies sibirica* и *Larix sibirica*, присутствие которых характерно для Североевропейской провинции (Тахтаджян, 1978). Найденные редкие растения относятся к 34 семействам и 61 роду (Таблица 1), из них монотипных – 55. В семейственно-видовом спектре лидирующее положение занимают семь семейств: Orchidaceae (6 видов, 5 родов), Apiaceae (5 видов, 5 родов), Asteraceae (5 видов, 5 родов), Fabaceae (4 вида, 3 рода), Ranunculaceae (4 вида, 4 рода), Rosaceae (4 вида, 3 рода), Violaceae (4 вида, 1 род). Далее по численности следуют семейства: Pinaceae (3 вида, 3 рода), Alliaceae (3 вида, 1 род), Liliaceae (3 вида, 1 род). Пять семейств представлены двумя видами (Boraginaceae, Caryophyllaceae, Campanulaceae, Hydrocharitaceae, Lamiaceae). В остальных 20 семействах по одному представителю.

Распределение таксонов редких видов растений, выявленных в бассейне верхнего течения  
р. Северная Двина

| Высшие таксоны       | Число видов |                         | Число родов |                         | Число семейств |                         |
|----------------------|-------------|-------------------------|-------------|-------------------------|----------------|-------------------------|
|                      | абс.        | % от<br>общего<br>числа | абс.        | % от<br>общего<br>числа | абс.           | % от<br>общего<br>числа |
| Отдел Lycopodiophyta | 3           | 4                       | 3           | 5                       | 2              | 6                       |
| Отдел Polypodiophyta | 2           | 3                       | 2           | 3                       | 2              | 6                       |
| Отдел Pinophyta      | 3           | 4                       | 3           | 5                       | 1              | 3                       |
| Отдел Magnoliophyta  | 63          | 89                      | 53          | 87                      | 29             | 85                      |
| Всего                | 71          | 100                     | 61          | 100                     | 34             | 100                     |

### 3.2. Ареалы распространения редких видов

Выявление типов ареалов растений представляется важным в том плане, что изучение соотношения видов со сходными ареалами позволяет определить географическую специфику флоры, отражающую как современные экологические условия, так и ее происхождение (Юрцев, 1982).

Исходя из принципа неповторимости и индивидуальности ареала каждого вида, необходимо различать ареал, занимаемый тем или иным видом, и название типа ареала. Типы ареалов (географические элементы) являются обобщением более или менее близких по конфигурации ареалов видов, поэтому, принималось во внимание то, что их границы могут быть шире или уже, чем ограничения, принятые для выделенных географических групп. Смещение ареалов видов происходит постоянно в результате двух процессов, идущих независимо друг от друга: расселения вида у одной окраины его ареала, приводящего к расширению ареала в определенном направлении, и вымирания у другой, вызывающего его сокращение (Толмачев, 1974).

Названия географических элементов изученных редких видов приведены в приложении 10. В результате анализа их ареалов было выделено четыре

долготных и семь широтных элементов (Таблица 2). Из данных таблицы следует, что среди редких растений доминируют виды бореальной широтной группы, ареалы которых охватывают области Бореального подцарства Голарктического царства, как в Западном, так и в Восточном полушарии. Вместе с бореально-неморальными элементами их доля в спектре составляет 62 %. Среди них преобладают бореальные и бореально-неморальные элементы с евроазиатским типом ареала (30 и 20 % соответственно). Голарктические виды составляют приблизительно 13 %.

Таблица 2

Спектр географических групп редких видов растений, произрастающих в бассейне верхнего течения р. Северная Двина (число / % от общего числа видов)

| Долготные группы                     | Широтные группы |            |                       |             |                        |                       |               | Всего   |
|--------------------------------------|-----------------|------------|-----------------------|-------------|------------------------|-----------------------|---------------|---------|
|                                      | Гипоарктическая | Бореальная | Бореально-неморальная | Неморальная | Неморально-лесостепная | Лесостепная и степная | Полизональная |         |
| Голарктическая                       | 2/2.8           | 4 /5.6     | 1/1.4                 | 1/1.4       | –                      | –                     | 1/1.4         | 9/12.6  |
| Евросибирско-древнесредиземноморская | –               | –          | –                     | –           | –                      | 1/1.4                 | –             | 1/1.4   |
| Евроазиатская                        | –               | 21/29.6    | 14/19.7               | 3/4.2       | 7/9.9                  | 2/2.8                 | 2/2.8         | 49/69.0 |
| Европейская                          | –               | 2/2.8      | 2/2.8                 | 6/8.5       | 2/2.8                  | –                     | –             | 12/17.0 |
| Всего                                | 2/2.8           | 27/38.0    | 17/24.0               | 10/14.1     | 9/12.7                 | 3/4.2                 | 3/4.2         | 71/100  |

Лидирующее положение бореального и бореально-неморального элемента определяется местонахождением данного района в подзоне средней тайги. Виды данных элементов в районе исследования произрастают в хвойных лесах (*Abies sibirica*, *Huperzia selago*, *Lycopodium clavatum* и др.), смешанных лесах (*Diphasiastrum complanatum*, *Cypripedium calceolus*, *Gagea minima* и др.), луговых (*Cenolophium denudatum*, *Dianthus superbus*, *Gagea granulosa* и др.) и

гидрофильных сообществах (*Cicuta virosa*, *Dactylorhiza cruenta*, *Matteuccia struthiopteris*, *Iris sibirica* и др.). Неморальные и неморально-лесостепные виды в совокупности составляют 27 %. Они произрастают в смешанных лесах (*Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Viola collina* и др.) и луговых сообществах (*Corydalis solida*, *Origanum vulgare*, *Tragopogon orientalis*).

Наименьшую часть спектра занимают лесостепные и степные (4 %), а также полизональные виды (4 %). Лесостепные виды (*Galium verum*, *Libanotis sibirica*, *Lathyrus tuberosus*) произрастают в луговых сообществах. К полизональному элементу относятся два вида, обитающих в водоемах (*Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*), и один луговой вид (*Botrychium lunaria*).

На границе своего ареала расположено 32 % редких видов: 21 % видов находится на северной границе и 11 % на западной границе ареалов своего распространения.

По долготному распространению преобладают евроазиатские виды (69 %).

Среди редких сосудистых растений района исследования есть автохтонные и аллохтонные элементы, сохранившиеся на данной территории со времён климатического оптимума голоцена.

Среди редких растений присутствуют как теплолюбивые «западные» виды, так и континентальные «восточные» элементы. К «западным» элементам флоры относятся: *Allium oleraceum*, *Campanula cervicaria*, *Corydalis solida*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и др., к «восточным» элементам – *Anemonoides altaica*, *Gagea granulosa*, *Crepis sibirica*, *Larix sibirica* и др. Среди аллохтонных видов (проникших сюда с других территорий) есть небольшая доля реликтовых, находящихся в отрыве от их основных ареалов, к которым относятся бореальный евразийский вид *Lathyrus pisiformis*, неморальный европейский вид *Ulmus glabra* и неморально-лесостепной вид *Allium oleraceum*. Пересечение их миграционных путей на данной территории, вероятно, произошло в период климатического оптимума голоцена.

### 3.3. Эколого-ценотическая приуроченность редких видов

Все виды растений обладают экологической индивидуальностью, являющейся частным проявлением разнообразия живого мира. В соответствии с экологической специфичностью разным видам свойственна своя определенная группа фитоценозов, в которой их ценопопуляции достигают наибольшего обилия и наиболее устойчивы во времени (Раменский, 1971; Ипатов, Кирикова, 1997).

Группы видов растений, обладающие сходными требованиями к условиям среды, а отчасти и сходными биологическими особенностями (ритмами развития и др.), и в силу этого часто встречающиеся совместно на определенных местообитаниях, разными авторами назывались по-разному: «компании» (Игошина, 1927), «экологические группы» (Шенников, 1941), «свиты» (Ниценко, 1969). В настоящее время в ботанической литературе принято использовать термин «эколого-ценоотическая группа». Вслед за А.А. Ниценко (1969), под эколого-ценоотической группой (ЭЦГ) стали понимать группу видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченных к сообществам того или иного типа. По определению других авторов, эколого-ценотическая группа – это совокупность видов ценофлоры синтаксона с совпадающими экоценоареалами (Булохов, 2000, 2004; Миркин, Наумова, 1998, 2001, 2012; Scamoni, 1963). Оба определения предполагают, что виды одной эколого-ценотической группы (ЭЦГ) сходны по требованию к комплексным фитоценотическим градиентам (имеют сходные синэкологические оптимумы в синтаксономическом пространстве) и «верны» синтаксонам определенного ранга. Их положительная сопряжённость («верность видов друг другу») является главным критерием выделения ЭЦГ. Существует три различных подхода для оценки «верности видов» и установления ЭЦГ.

Обычно отнесение конкретного вида к той или иной ЭЦГ проводится на основе метода многомерного статистического анализа межвидовых сопряженностей (О компьютерной реализации..., 1991; Информационно-аналитическая..., 1995) с учетом свит А.А. Ниценко (1969) и исторических свит

Г.М. Зозулина (1970, 1973). Несмотря на многосложный статистический анализ, в выделении ЭЦГ с использованием данного подхода есть определенная условность, свидетельством чего является множество «промежуточных» видов, тяготеющих к нескольким группам одновременно. Происходит это вследствие континуальности растительного покрова, приводящей к перекрытию амплитуд экологической и ценотической толерантности видов. Другой подход, классификационный, основан на «верности видов определенным типам сообществ». Согласно ему ЭЦГ выделяют по сходству экоценоареалов в синтаксономическом пространстве (Булохов, 2000; Миркин, Наумова, 1998, 2001, 2012; Scamoni, 1963). В качестве основного критерия сходства их экоценоареалов используется класс постоянства видов в сообществах синтаксонов. В одну ЭЦГ объединяются виды, имеющие положительную сопряженность в экологически близких сообществах. Третий подход отличается тем, что ЭЦГ устанавливаются, когда уже разработана классификация и определена с помощью экологических шкал синэкологическая амплитуда сообществ синтаксонов. При этом ЭЦГ видов являются носителями не только экологической информации, но и являются диагностическими видами синтаксонов (на ранге подсоюза или союза).

Ввиду того, что объектами исследования являются редкие виды растений и их встречаемость в фитоценозах очень низкая, определить принадлежность этих видов к определенной ЭЦГ с применением одного из вышеназванных подходов не представляется возможным. По этой причине в работе использованы названия ЭЦГ растений из системы, разработанной сотрудниками лаборатории вычислительной экологии Объединенного центра вычислительной биологии и биоинформатики ИМПБ РАН г. Пущино Московской области на основе статистического анализа межвидовых сопряженностей по флористическим сводкам из центральной части России. Данный анализ был проведен для растительного покрова сообществ в целом без учета микрогруппировок растений, приуроченных к микросайтам. Основой его было предположение, что связь между видом-эдификатором (или группой сходных видов-эдификаторов) и группой подчиненных видов (ассектаторов) сохраняется во всех сообществах, в

том числе в антропогенно преобразованных (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006). Эта система эколого-ценотических групп растений, разработанная для центра России, включает 18 групп:

1. Бореальная лесная группа, образованная видами сомкнутых темнохвойных лесов (BrF);
2. Бореальная опушечная группа, образованная видами, растущими в окнах темнохвойных лесов и на их опушках (BrEg);
3. Неморальная лесная группа, образованная видами сомкнутых широколиственных лесов (NmF);
4. Неморальная опушечная группа, образованная видами, растущими в окнах широколиственных лесов и на их опушках (NmEg);
5. Нитрофильная (ольшаниковая) лесная группа, образованная видами сомкнутых черно- и сероольховых лесов (NtF);
6. Нитрофильная (ольшаниковая) опушечная группа, образованная видами разреженных черно- и сероольховых лесов (NtEg);
7. Боровая лесная группа, образованная видами сомкнутых сосновых лесов северной части лесного пояса (PnF);
8. Боровая опушечная группа, образованная видами разреженных (остепненных) сосновых лесов южной части лесного пояса (PnEg);
9. Группа растений разреженных широколиственных лесов лесостепи (Ox);
10. Группа растений луговых и настоящих степей (St);
11. Группа растений сухих лугов (суходольно-луговая) (MDr);
12. Группа растений влажных лугов (влажно-луговая) (MFr);
13. Группа растений верховых (олиготрофных) болот (Olg Sw);
14. Группа растений низинных (мезотрофных) болот (MSw);
15. Группа прибрежно-водных растений (Wt);
16. Группа растений свежего аллювия (Al);
17. Группа внутриводных растений (InW);
18. Группа адвентивных растений (Ad).



Несколько похожая классификация ЭЦГ приводится в работах других авторов, где также выделены боровая группа, таежно-лесная, болотная, прибрежно-водная, водная, сорно-рудеральная и др. (Дегтева, Новаковский, 2011).

По произрастанию в сообществах одного типа растительности перечисленные ЭЦГ можно поделить на лесные (включая опушечно-полянны виды), луговые, водно-болотные и сорно-рудеральные.

Выявленные в районе исследования редкие растения принадлежат к трем группам: лесной (включая опушечно-полянны виды), луговой и водно-болотной (Таблица 3). У ряда видов ЭЦГ не установлена (*Anemonoides altaica*, *Cenolophium denudatum*, *Gagea granulosa* и др.). Ценотический анализ был проведен с использованием двух систем классификаций (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006; Дегтева, Новаковский, 2011). Согласно той и другой классификации наибольшее число растений (47 видов, 66 %) относится к лесным и опушечно-полянны (Таблица 3). В пределах этой группы 25 видов (35 %) относится к неморальной ЭЦГ (*Gagea lutea*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus* и др.), 13 видов (18 %) относится к бореальной или таежно-лесной (*Abies sibirica*, *Crepis sibirica*, *Lycopodium clavatum* и др.). Другие лесные виды (боровая и нитрофильная (ольшаниковая) ЭЦГ) составляют четыре и восемь % (Таблица 3). Представленность луговых видов в три раза меньше, чем лесных (11 видов, 16%). Среди них 10 видов занимают промежуточное положение, они относятся одновременно к влажно-луговой и лугово-степной ЭЦГ (*Allium angulosum*, *Libanotis sibirica*, *Lotus corniculatus* и др.).

В условиях района исследования более приемлема классификация авторов Л.Г. Ханиной, В.Э. Смирнова, М.В. Бобровского (2006). Она составлена на основе флористических сводок из 11 центральных областей России, в том числе Костромской, Ярославской, Тверской, которые непосредственно граничат с Вологодской областью, и имеют сходные с ней природные условия. Классификация С.В. Дёгтевой и А.Б. Новаковского (2011) менее приемлема для данного региона, так как она составлена на основе материалов, собранных в бассейне р. Печора, где другие климатические и почвенные условия.

Неморальные виды в районе исследования тяготеют к экотопам с дерново-подзолистыми почвами, относительно богатыми элементами минерального питания. Некоторые из них произрастают совместно с бореальными видами в ельниках-сероольшаниках и ельниках-осинниках, некоторые встречаются в луговых ценозах на границе с хвойно-мелколиственным лесом (Приложение 11). Среди неморальных видов (NmF) высокого обилия (m) достигает только *Corydalis solida*, произрастая как в лесных (сероольшаники), так и луговых сообществах (разнотравно-злаковые пойменные или суходольные луга, граничащие с сероольшаниками). С меньшим обилием (с) встречаются ЦП *Pulmonaria obscura* (в ельниках-сероольшаниках и ельниках-осинниках) и *Tragopogon orientalis* (на суходольных и пойменных лугах). ЦП других неморальных видов (*Origanum vulgare*, *Melampyrum cristatum*, *Dianthus superbus* и др.) встречаются очень редко (p, s). Их ЦП расположены в ельниках-сероольшаниках, ельниках-осинниках, на суходольных и реже пойменных лугах на всех четырех участках района исследования. Бореальные виды (BrF) на исследуемой территории обитают как в темнохвойных лесах, так и в лесных сообществах смешанного типа. Среди них наибольшего обилия (m, c) достигают ЦП *Abies sibirica*, *Atragene sibirica* и *Actaea erythrocarpa* на западной границе Шемогодского заказника в ельниках-пихтарниках, где *Abies sibirica* является содоминантом *Picea abies*. С небольшим обилием (p, s) на этом же участке встречаются *Lycopodium clavatum* (в сосняках лишайниковых), *Daphne mezereum* (в ельниках-сосняках зеленомошных). *Cacalia hastata* встречается в лесных оврагах с ручьями по дну. ЦП *Crepis sibirica* сосредоточены в ельниках-осинниках и ельниках-сероольшаниках на западной границе Шемогодского заказника и облесенных склонах р. Северная Двина в районе геологического обнажения «Аристово» и б.н.п. Веретенниково.

Из боровых видов (PnF) на западной границе Шемогодского заказника с небольшим обилием (p) в типичных для него ценозах (сосняках лишайниковых) встречается *Arctostaphylos uva-ursi*. На этой же территории единичными ЦП в сосняках зеленомошных и ельниках-сосняках с участием березы встречается *Diphasiastrum complanatum*. *Viola rupestris* образует небольшие ЦП на

необлесенных участках в верхней части речного склона Северной Двины в районе геологического обнажения «Аристово».

Таблица 3

## Эколого-ценотические спектры редких видов растений

| № | Эколого-ценотические группы                |                               | Представленность видов в группах разных типов растительности, абсолютное число видов / % от общего числа видов |            |                |                    |
|---|--------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|----------------|--------------------|
|   | (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006)        | (Дегтева, Новаковский, 2011). | Лесные и опушечно-полянны                                                                                      | Луговые    | водно-болотные | ЭЦГ не установлена |
| 1 | Бореальная, Br                             | Таежно-лесная                 | 13 / 18.3                                                                                                      |            |                |                    |
| 2 | Неморальная, Nm                            | —                             | 25 / 35.2                                                                                                      |            |                |                    |
| 3 | Боровая, Pn                                | Боровая                       | 3 / 4.2                                                                                                        |            |                |                    |
| 4 | Нитрофильная, Nt                           | Ольшанниковая                 | 6 / 8.5                                                                                                        |            |                |                    |
| 5 | Влажно-луговая, MFr<br>Лугово-степная, MSt | Долинная луговая<br>—         |                                                                                                                | 11 / 15.5* |                |                    |
| 6 | Мезотрофно-болотная, MSw                   | Мезоэвтрофная болотная        |                                                                                                                |            | 2 / 2.8        |                    |
| 7 | Прибрежно-водная, Wt                       | Прибрежно-водная              |                                                                                                                |            | 2 / 2.8        |                    |
| 8 | Внутриводная, InW                          | Водная                        |                                                                                                                |            | 3 / 4.2        |                    |
| 9 | Всего                                      |                               | 47 / 66.2                                                                                                      | 11 / 15.5  | 7 / 9.9        | 6 / 8.5            |

Примечание: \* десять видов относятся одновременно к влажно-луговой и лугово-степной ЭЦГ, один вид – к лугово-степной ЭЦГ.

Большинство нитрофильных видов (Nt) произрастает в сероольшаниках (*Matteuccia struthiopteris*) или ельниках-сероольшаниках (*Viburnum opulus*, *Impatiens noli-tangere*), где доминантом или содоминантом является *Alnus incana*, занимая микросайты с избыточным увлажнением (по берегам ручьев и местам выхода ключей). *Rubus caesius* встречается в пойменных ивняках, расположенных на правом берегу р. Северная Двина, *Cicuta virosa* – на окраине низинного кустарникового болота в районе Шемогодского луга и б.н.п. Веретенниково.

Из группы редких пойменно-луговых (MFr) и лугово-степных растений (MSt) с умеренным обилием (n) встречаются ЦП *Gentiana cruciata* на I надпойменной террасе р. Северная Двина в полидоминантном разнотравно-злаковом луговом сообществе в районе геологического обнажения «Аристово». С таким же обилием (n) встречаются ЦП *Allium oleraceum* и *Libanotis sibirica* на пойменном хвощево-злаковом лугу, расположенном на III пойменной террасе р. Северная Двина в районе Шемогодского луга. Там же (на Шемогодском лугу) в кострово-бедренцевых сообществах прирусловой поймы единично встречаются ЦП *Allium angulosum*, *A. schoenoprasum*, *Cenolophium denudatum* и *Galium verum*. ЦП *Lotus corniculatus* расположены на бечевнике и в суходольно-луговых сообществах на I надпойменной террасе р. Северная Двина в районе геологического обнажения «Аристово» и б.н.п. Веретенниково.

Из прибрежно-водных видов в районе геологического обнажения «Аристово» и Шемогодского луга на аллювиальных наносах разрозненно встречаются ЦП *Salix acutifolia*. *Oenanthe aquatica* единично произрастает по берегам протоки, соединяющей озеро-старицу с р. Шемогса. Немногочисленная ЦП одного из мезотрофно-болотных видов *Dactylorhiza cruenta* выявлена в овраге вблизи с геологическим обнажением «Аристово». Ещё один мезотрофно-болотный вид *Epilobium tetragonum* встречен по берегам ручья в районе б.н.п. Веретенниково. Внутриводные виды *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides* произрастают в типичном для них сообществе (стоячем водоеме) на Шемогодском лугу, *Nymphaea tetragona* образует небольшие популяции в затоне около геологического обнажения «Аристово» и в устье р. Шемогса в окрестностях б.н.п. Веретенниково.

Таким образом, все луговые, водно-болотные и большинство лесных редких видов в районе исследования произрастают в типичных для них фитоценозах, но есть случаи, когда лесные виды образуют устойчивые ЦП в луговых сообществах. Один из них, *Coridalis solida*, индикатор мезофильных широколиственных лесов эвтрофных местообитаний, широко распространяется за пределы сероольшаников на пойменные луга (Приложение 11). Существованию ЦП этого вида в

нетипичном для него сообществе, вероятно, способствовала антропогенная деятельность (сенокосение), которая снизила фитоценотическую конкуренцию и позволила виду занять освободившуюся экологическую нишу. Похожим способом, вероятно, происходило внедрение в луговые сообщества ЦП других лесных видов (*Viola rupestris*, *Gagea lutea*), так как практически все биоценозы в районе исследования антропогенно изменены. Среди них нет климаксовых сообществ со свойственными только для них неменяющимися наборами видов. В существующих биоценозах образовались микросайты с условиями, благоприятными для произрастания растений, нетипичных для этих сообществ. Еще одной причиной, способствующей расселению видов за пределы обычных для них фитоценозов, является их эвритопность. Некоторые виды способны существовать в сообществах разных типов в связи с широкой амплитудой их толерантности по ряду экологических факторов. К таким видам относится, например, *Lithospermum officinale*, который принадлежит к группе растений разреженных широколиственных лесов (Приложение 10). Согласно шкалам Г. Элленберга (Ellenberg, 1996), этот вид имеет широкий диапазон чувствительности к таким экологическим факторам, как освещенность, кислотность и богатство почвы азотом (Приложение 12). Он может произрастать при полном освещении и затенении до 30 % на слабокислых и слабощелочных почвах с разным содержанием азота. Лимитирующим фактором для *Lithospermum officinale* является увлажнение почвы (это индикатор средневлажных (свежих) почв). Эвритопным видом в отношении четырех экологических факторов (освещение, увлажнение, кислотность и богатство почвы азотом) является *Lathyrus tuberosus* (Приложение 12). Оба этих вида могут обитать в экотопах с разным освещением и почвой с различной кислотностью и содержанием азота. В районе исследования микросайт с благоприятными для *Lithospermum officinale* условиями сформировался на склоне коренного берега р. Северная Двина западной экспозиции, где много выходов ключей, в сообществе крутосклонного суходольного луга на нейтральной (согласно результатам агрохимического анализа), умеренно богатой азотом почве (Приложение 1, почвенный разрез № 2).

Для *Lathyrus tuberosus* микросайты с благоприятными условиями создались на аллювиальных наносах прирусловой части поймы Шемогодского луга, где хорошее освещение, сухая, с низким содержанием гумуса (согласно результатам агрохимического анализа) почва (Приложение 1, почвенный разрез № 3).

Таким образом, в сообществах, расположенных на территории района исследования есть условия для произрастания растений из девяти различных эколого-ценотических групп: бореальной (Br), боровой (Pn), неморальной (Nm), нитрофильной (Nt), влажно-луговой (MFr), лугово-степной (MSt), прибрежно-водной (Wt), внутриводной (InW) и мезотрофно-болотной (MSw).

При разделении видов на ЭЦГ наибольший вклад вносят такие экологические факторы, как увлажнение почв, освещённость, трофность и кислотность почвенной среды. По отношению к ним изученные редкие растения были поделены на экологические группы по классификации Т.К. Горышиной (1979) и А.П. Шенникова (1950) (Приложение 12).

По отношению к свету они принадлежат к двум группам: гелиофиты и теневыносливые (Таблица 4).

Гелиофиты, к которым относится 43.5 % (30 изученных видов), произрастают на открытых местообитаниях, где хорошая инсоляция, однако они образуют непрерывный ряд по изменению светолюбия. Среди них есть облигатные, не выносящие затенения, и факультативные, хорошо растущие в слабозатененных условиях. Облигатные гелиофиты (восьмая ступень по шкале освещенности Г. Эленберга, два балла по шкале освещенности-затенения Д.Н. Цыганова) – *Allium angulosum*, *Anthyllis vulneraria*, *Cenolophium denudatum* и др. У данных растений есть определенные анатомо-морфологические приспособления к жизни в условиях интенсивного светового излучения, защищающие их наземные органы от проникновения горячих солнечных лучей к глубже лежащим тканям. Основные адаптации, спасающие их от тепловых повреждений: узкие листья с вертикальной ориентацией, покрытые толстой восковой кутикулой (*Allium angulosum*), густо опушенные листья (*Anthyllis vulneraria*), сильно рассеченные листовые пластинки (*Cenolophium denudatum*).

Таблица 4

Экологические спектры редких видов растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина

| №  | Названия экологических групп растений                                 | Участие редких видов растений в экологических спектрах по отношению к различным факторам, абс. число / %: |                                          |            |                                      |
|----|-----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|------------|--------------------------------------|
|    |                                                                       | к свету                                                                                                   | к воде                                   | к рН почвы | к богатству почвы азотом (трофности) |
| 1  | гелиофиты                                                             | 30/43.5                                                                                                   |                                          |            |                                      |
| 2  | теневыносливые                                                        | 39/56.5                                                                                                   |                                          |            |                                      |
| 4  | гидрофиты                                                             |                                                                                                           | 3/4.3                                    |            |                                      |
| 5  | гигрогидрофиты                                                        |                                                                                                           | 3/4.3                                    |            |                                      |
| 6  | гигрофиты                                                             |                                                                                                           | 12/17.4                                  |            |                                      |
| 7  | мезофиты:<br>– типичные<br>– гигромезофиты<br>– ксеромезофиты         |                                                                                                           | 50/72.5<br>24/34.8<br>10/14.5<br>16/23.2 |            |                                      |
| 8  | виды с неясным отношением к воде                                      |                                                                                                           | 1/1.5                                    |            |                                      |
| 9  | ацидофилы                                                             |                                                                                                           |                                          | 9/13.0     |                                      |
| 10 | базинейтрофилы                                                        |                                                                                                           |                                          | 19/27.5    |                                      |
| 11 | нейтрофилы                                                            |                                                                                                           |                                          | 30/43.5    |                                      |
| 12 | индифферентные виды или виды с неясным отношением к кислотности почвы |                                                                                                           |                                          | 11/16.0    |                                      |
| 13 | нитрофилы (эвтрофы)                                                   |                                                                                                           |                                          |            | 5/7.2                                |
| 14 | Субнитрофилы (мезотрофы)                                              |                                                                                                           |                                          |            | 25/36.2                              |
| 15 | Геминитрофилы (олиготрофы)                                            |                                                                                                           |                                          |            | 25/36.2                              |
| 16 | Индифферентные виды или виды с неясным отношением к трофности почвы   |                                                                                                           |                                          |            | 14/20.3                              |
| 17 | Итого                                                                 | 69/100                                                                                                    | 69/100                                   | 69/100     | 69/100                               |

Примечание: таблица содержит информацию о 69 редких видах, так как два изученных вида (*Dactylorhiza cruenta* и *Gagea granulosa*) не включены в экологические шкалы Г. Эленберга (1991) и Д. Н. Цыганова (1983).

Большинство других светолюбивых растений – факультативные гелиофиты (седьмая ступень по шкале освещенности Г. Эленберга, три балла по шкале освещенности-затенения Д.Н. Цыганова): *Allium oleraceum*, *Dianthus superbus*, *Gagea minima* и др. Световые предпочтения гелиофитов довольно пластичны в онтогенезе и конкурентной среде. Например, всходы *Libanotis sibirica* теневыносливы, а взрослые растения светолюбивы (Былова, Тихомиров, 1978),

весенние побеги *Pulmonaria obscura* – гелиофиты, а летние – сциофиты (Смирнова, 1978).

Теневыносливые растения составляют 56.5 % (39 видов), они также пластичны и имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к свету. Большинство изученных теневыносливых растений лучше растут при большой освещенности, но хорошо адаптируются и к слабому свету. Степень их теневыносливости не является строгим видовым признаком. У особей одного и того же вида, растущего в разных условиях освещенности, прослеживаются внутривидовые анатомо-морфологические различия. Например, у растений *Campanula trachelium* (теневыносливый вид), выросших на опушке леса, листья в верхней части побегов обладают световыми чертами: они меньше размерами, с вертикальной ориентацией, продольно сложены и имеют ярко-зеленую окраску. Это черты приспособления к интенсивному световому режиму. У растений, выросших в глубине леса, листья обладают теневыми чертами: они бледно-зеленой окраски, более крупные, развернутые и горизонтально ориентированы.

По отношению к воде изученные растения относятся к трем экологическим группам: гидрофиты, гигрофиты и мезофиты.

К гидрофитам (11 ступень по шкале влажности Г. Элленберга, 21 балл по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова) относятся *Nymphaea tetragona*, *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides*, что составляет 4.3 % от общего числа изученных видов. *Nymphaea tetragona* и *Hydrocharis morsus-ranae* – аэрогидатофиты (имеют плавающие листья). *Hydrocharis morsus-ranae* – плавающее на поверхности воды растение, два других, *Nymphaea tetragona* и *Stratiotes aloides*, – укореняющиеся. Эти растения имеют ряд своеобразных анатомо-морфологических и физиологических адаптаций к жизни в водоеме. В их листьях и стеблях сильно редуцированы механические ткани, во всех органах много межклетников, обеспечивающих снабжение клеток кислородом и придающих плавучесть стеблям и листьям. Наряду с семенным размножением *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides* способны размножаться вегетативно зимующими почками (турионами). Турионы осенью опускаются на дно водоема, становясь тяжелыми



от накопленного в них крахмала. Весной они всплывают, так как крахмал превращается в жиры и растворимые сахара, что делает их легче и дает возможность всплыть (Горышина, 1979). *Nymphaea tetragona* имеет хорошо развитые корневища, обеспечивающие вегетативное размножение и играющие роль запасующих органов. Для всех трёх видов характерна гидрохория (распространение семян и плодов с помощью воды).

Гигрофиты, растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы (седьмая-восьмая ступени по шкале влажности Г. Эленберга, 14-16 баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова), составляют 17.4 % (12 видов). Практически все они являются мезогигрофитами (несут черты мезоморфного строения). Они произрастают на недренированных лесных участках или по берегам ручьев и рек. Эти растения объединяет ряд сходных анатомо-морфологических черт: слабо развитая корневая система, крупные листовые пластинки с тонкой кутикулой, но, в отличие от других гигрофитов, у них достаточно хорошо развиты проводящие и механические ткани. Как у всех гигрофитов у них слабая способность к регуляции транспирации, поэтому они быстро вянут на сухом воздухе. Среди них есть теневые гигрофиты (*Actaea erythrocarpa*, *Matteuccia struthiopteris*, *Rubus arcticus*) и световые (*Iris sibirica*). Особое место занимают два болотных вида: *Cicuta virosa* (девятая ступень по шкале влажности Г. Эленберга, 16.5 баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова) и *Oenanthe aquatica* (десятая ступень по шкале влажности Г. Эленберга, 18 баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова). Они относятся к группе гелофитов (Афанасьева, Березина, 2011), по сути это гигрогидрофиты. Они – обитатели низинных эвтрофных болот, где ощущается недостаток кислорода в почве вследствие обильного застойного увлажнения. Характерная особенность их анатомо-морфологического строения – хорошо развитая система межклетников и воздушных полостей, позволяющая поступать кислороду, образовавшемуся в результате фотосинтеза, до самых кончиков корней (Афанасьева, Березина, 2011).

Самая многочисленная группа по отношению к увлажнению – мезофиты (72.5 %, 50 видов), произрастающие в условиях умеренного, но не избыточного

увлажнения. Они весьма разнообразны по своим экологическим «оттенкам». Среди них есть типичные мезофиты (четвёртая-пятая ступени по шкале влажности Г. Эленберга, 11-13 баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова): *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*, *Viola collina* и др. Есть также гигромезофиты (шестая ступень по шкале влажности Г. Эленберга, 13 баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова): *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Listera ovata* и др. Это виды с повышенным влаголюбием, несущие черты гигроморфизма (имеют крупные, с горизонтальной ориентацией листья). Среди мезофитов встречаются ксеромезофиты (третья ступень по шкале влажности Г. Эленберга, восемь-десять баллов по шкале увлажнения Д.Н. Цыганова): *Cotoneaster melanocarpus*, *Gentiana cruciata*, *Origanum vulgare* и др. Характерные ксероморфные черты, свойственные этим растениям: мелкие, густо опушенные или глянцевые, с толстой восковой кутикулой листья. Основная анатомо-морфологическая особенность всех мезофитов – умеренно развитая корневая система экстенсивного (охватывает большой объем почвы, но слабо ветвится) или интенсивного типа (охватывает небольшой объем почвы, но густо ветвится) (Горышина, 1979), что можно наблюдать у изученных видов (Рисунок 6 а, б). Сеть жилок на листьях, как правило, негустая. Мезофиты имеют разную способность к транспирации: она выше у луговых растений, где лучше освещение, и гораздо меньше у лесных трав. Характерной особенностью является то, что одни и те же мезофильные виды, оказавшись в разных условиях водоснабжения, обнаруживают определенную пластичность (Горышина, 1979). Данная особенность прослеживается у *Campanula trachelium*. На лугу в сухих условиях растения *C. trachelium* приобретают более ксероморфные черты: листья имеют листовые пластинки меньшего размера с более густым опушением. Под пологом леса во влажных условиях у растений этого вида появляются более гигроморфные черты: листовые пластинки тоньше и крупнее, с более редким опушением (Рисунок 7 а, б).



а

б

Рисунок 6. Корневые системы мезофитов: а – экстенсивного типа (*Pulmonaria obscura*); б – интенсивного типа (*Crepis sibirica*).



а

б

Рисунок 7. Генеративные особи *Campanula trachelium*: а – растение, выросшее на суходольном лугу; б – растение, выросшее в сероольшанике.

Данные приспособления (размер и опушение листьев) у *Campanula trachelium* отражают комплексное воздействие экологических факторов, т. к. они одновременно являются адаптацией к инсоляции и регуляции транспирации. Подобные приспособления к перенесению резких колебаний температур и одновременно к обеспечению экономного водного режима наблюдаются также у *Origanum vulgare* и *Clinopodium vulgare* (Рисунок 34 а, б)

По отношению к кислотности и щелочности почвы изученные растения относятся к следующим экологическим группам: ацидофилы, нейтрофилы, базинейтрофилы и безразличные к кислотности почв (индифферентные), способные произрастать в широком диапазоне pH (от четырёх до семи).

Ацидофилы, виды с низкими («кислыми») pH-оптимумами, составляют 13%. Некоторые из них произрастают на слабокислых или умеренно кислых почвах со значением pH около пяти. Слабые ацидофилы (пятая-шестая ступени по шкале кислотности Г. Эленберга, шесть баллов по шкале Д.Н. Цыганова): *Arctostaphylos uva-ursi*, *Botrychium lunaria*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Tilia cordata*. Почвы с такой кислотностью в районе исследования формируются в сосняках лишайниковых, где произрастает *Arctostaphylos uva-ursi*. *Tilia cordata* можно встретить во вторичных лесах – ельниках с примесью *Betula pubescens*. Сильнокислые и кислые почвы (с pH от четырёх до пяти) предпочитают плауны (*Lycopodiophyta*): *Diphasiastrum complanatum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium clavatum* (первая-третья ступени по шкале кислотности Г. Эленберга, три-четыре балла по шкале Д.Н. Цыганова). Такие почвы в районе исследования формируются в ельниках-черничниках с примесью мелколиственных пород (*Betula pubescens*, *Populus tremula*). Часто в одном и том же сообществе можно встретить виды с разным отношением к кислотности (например, *Huperzia selago* и *Tilia cordata* в ельнике-березняке кустарникового). Это связано с тем, что значение pH субстратов очень изменчиво по почвенному профилю. Верхние горизонты обычно более кислые, нижние – более щелочные (Афанасьева, Березина, 2011). Виды с «кислыми» pH-оптимумами стремятся располагать корни вблизи поверхности почвы (*Huperzia selago*), а виды, предпочитающие более высокие

значения pH, заглубляют корневые системы (*Tilia cordata*).

Нейтрофилы, растения нейтральных почв, составляют 44 %. Они в основном встречаются на почвах (с pH от шести до семи), которые формируются в районе исследования на бескарбонатной морене на суходольных лугах, а также в сероольшаниках, и на аллювиальных отложениях в поймах рек (Приложение 1, почвенные разрезы № 1, 2, 3, 4, 6). Возможно, нейтральная реакция этих почв обусловлена близостью грунтовых вод с повышенным содержанием гидрокарбонатов.

Среди изученных растений есть также виды, которые предпочитают щелочные почвы, но могут встречаться и на нейтральных. Эти виды, базинейтрофилы, составляют 28 %. В районе исследования они произрастают совместно с нейтрофилами в тех же сообществах.

Проведенные исследования показали, что изученные виды не всегда произрастают на почвах, соответствующих по кислотности их индикационным значениям. Например, *Viola collina*, являясь индикатором слабощелочных почв (восьмая ступень по шкале кислотности Г. Эленберга, девять баллов по шкале Д.Н. Цыганова) в районе исследования успешно произрастает, образуя ЦП с хорошей численностью, на почве с pH, равной пяти (Приложение 1, почвенный разрез № 5). О том, что отдельные виды не могут быть надежными индикаторами кислотности почв, указывают и другие авторы. В зависимости от климатических и природных условий одни и те же виды могут широко расселяться как на кислых, так и на щелочных почвах (Афанасьева, Березина, 2011). Есть также виды, которые имеют два оптимума в разных областях pH в связи с тем, что они приурочены к резко различным местообитаниям (Горышина, 1979).

По отношению к богатству почвы элементами минерального питания изученные растения относятся к эвтрофам, мезотрофам и олиготрофам.

Виды, требовательные к содержанию в почве минеральных веществ (эвтрофы), в частности такого элемента питания, как азот, составляют семь % (Таблица 4). Эти виды, нитрофилы, произрастают в сообществах, где поступает извне и накапливается большое количество азота. К ним относятся *Campanula*

*trachelium* (произрастающий в сероольшанике, где в почву поступает минеральный азот за счёт деятельности симбиотических актиномицетов), *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides* (произрастающие в стоячем водоеме, образовавшемся на месте добычи низинного торфа).

Большинство редких видов растений принадлежит к мезотрофам (36 %) и олиготрофам (36 %). Мезотрофы произрастают на почвах достаточно обеспеченных или умеренно богатых азотом (пятая-седьмая ступени по шкале богатства почвы минеральным азотом Г. Эленберга, шесть-семь баллов по шкале Д.Н. Цыганова). Почвы подобного состава, содержащие от двух до четырёх % гумуса, встречаются в районе исследования довольно часто в луговых сообществах и смешанных лесах (Приложение 1, почвенные разрезы 1, 2, 4, 5, 6). На суходольных лугах, на таких почвах произрастают *Listera ovata*, *Lithospermum officinale*, *Gagea minima* и др., в ельнике-сероольшанике на речном склоне – *Delphinium elatum*, *Impatiens noli-tangere*.

Олиготрофы произрастают на очень бедных азотом почвах (вторая-четвёртая ступени по шкале богатства почвы минеральным азотом Г. Эленберга, три-пять баллов по шкале Д.Н. Цыганова). Такие почвы с содержанием гумуса менее одного % (Приложение 1, почвенный разрез № 3) встречаются на аллювии приречной поймы, где произрастают *Allium angulosum*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus* и в сосняках лишайниковых, где встречается *Arctostaphylos uva-ursi*.

Среди редких растений достаточно много индифферентных (эвритопных) по отношению к трофности почвы видов: *Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Cenolophium denudatum* и др. (Приложение 12).

Экологический анализ изученных редких видов показал, что:

1) по отношению к световому режиму среди редких растений с небольшим преимуществом больше теневыносливых видов (56.5 %), произрастающих в лесных сообществах;

2) по отношению к водному режиму доминируют мезофиты (73 %), среди которых 35 % – типичных мезофитов, 23 % – ксеромезофитов и 15 % – гигромезофитов, 26 % составляют гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты;

3) по отношению к кислотности почвенной среды преобладают нейтрофилы и базинейтрофилы (72 %), они встречаются в луговых и лесных сообществах. Ацидофилы, составляющие 13 %, произрастают в сосняках лишайниковых и ельниках-осинниках;

4) по отношению к богатству почвы минеральным азотом преобладают мезотрофы и олиготрофы (по 36 % каждая группа). Мезотрофы произрастают в луговых, а олиготрофы в лесных сообществах на средне- и тяжелосуглинистых почвах с небольшим содержанием гумуса (от 0.6 до 4 %).

В районе исследования на участке IV наиболее подверженный изменению фактор – увлажнение почвы, так как на примыкающей к нему территории (вдоль западной границы Шемогодского заказника) в последние несколько лет проводится интенсивная рубка леса. Она существенно нарушает водный режим на исследуемой территории. По результатам экологического анализа подавляющее большинство редких видов относится к группе мезофитов (73 %), среди которых 15 % гигромезофитов. Гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты также составляют довольно большую группу (26 %).

Большинство этих растений произрастают на участках с влажно-лесолуговым типом увлажнения почвы. Этот режим увлажнения встречается на всех четырех исследуемых участках на почвах с различным механическим составом там, где грунтовые воды расположены на глубине один-три метра. При этом режиме капиллярная кайма грунтовых вод весь год находится в пределах корнеобитаемого слоя растений с относительно глубокой корневой системой (деревья, кустарники, некоторые травы). В весенний, раннелетний и все дождливые периоды почва полностью насыщена влагой, отчего наблюдается явление временно-избыточного увлажнения.

При утрате лесной растительности на участках с таким увлажнением может наблюдаться двоякая тенденция изменения водного обеспечения: может произойти как некоторое иссушение, так и некоторое переувлажнение (Цыганов, 1983). И то, и другое будет угнетать процессы жизнедеятельности обитающих здесь редких растений не только из группы гигрофитов и гигромезофитов, но

также типичных мезофитов, так как среди них есть много видов, которые в разные периоды жизненного цикла нуждаются в различных условиях увлажнения. Например, на ранних этапах онтогенеза *Viburnum opulus* и *Pinus sibirica* являются типичными гигрофитами (очень требовательны к увлажнению), хотя во взрослом состоянии это мезофиты (Цыганов, 1983).

Многие гигрофиты и мезогигрофиты произрастают только по берегам рек и ручьев (*Matteuccia struthiopteris*, *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium tetragonum*), где наблюдается сыро-лесолуговой тип увлажнения (термин: Цыганов, 1983). При этом режиме грунтовые воды расположены близко к поверхности почвы, и поэтому растения, приспособленные к нему, болезненно переносят даже незначительное обсыхание. Рубка леса, если она проводится в пределах водосборного бассейна малых рек и ручьев, по берегам которых произрастают эти редкие виды, меняет режим увлажнения в их местообитаниях в сторону иссушения.

В ходе исследования установлено, что большая часть мезофитов произрастает на облесенных или безлесных территориях вдоль западной границы Шемогодского заказника, где встречается сухолесолуговой тип увлажнения. Известно, что при сведении леса на территориях с подобным режимом увлажнения происходит его трансформация в сторону более ксерофильного, так как водный баланс при этом режиме складывается преимущественно из поступления влаги в виде осадков, который дополняется в склоновых положениях транзитным поверхностным стоком и незначительным внутripочвенным (Цыганов, 1983). Почвы на этом участке в основном суглинистые (Приложение 1, почвенные разрезы 1, 4, 5), грунтовые воды залегают глубоко (пять-семь метров), поэтому во второй половине лета и в начале осени (в сухие годы раньше), на участках с таким режимом наблюдается дефицит влаги, что препятствует прорастанию семян при попадании их на почву сразу после созревания. Это поривело к появлению временной поливариантности (поливариантности по темпам развития) в разных ЦП некоторых растений. Данный вид поливариантности был выявлен в ходе эксперимента по исследованию всхожести



семян у *Tragopogon orientalis*. Эксперимент показал, что семена, собранные на суходольном лугу с сухолесолуговым типом увлажнения обладают периодом покоя, в то время, как семена, собранные на пойменном лугу, способны прорасти сразу же после созревания (в июле), а в августе их всхожесть уже составляет более 40 % (Приложение 13). На участках с сухолесолуговым типом увлажнения также произрастают ксеромезофиты, которые составляют 25 % от общего числа редких видов. На них, в отличие от типичных мезофитов и гигромезофитов, изменение гидрологического режима в сторону более ксерофильного практически не влияет, поскольку они имеют морфологические приспособления к почвенной засухе. У некоторых растений – это густо опушенные листья (*Cotoneaster melanocarpus*, *Origanum vulgare*, *Anthyllis vulneraria* и др.), у других – листья с толстой кутикулой (*Gentiana cruciata*), позволяющие ограничивать испарение. Некоторые растения хорошо переносят увядание благодаря мелколистности (*Lotus corniculatus*). Некоторые имеют глубоко уходящую вглубь почвы корневую систему. Данный признак служит одним из главных признаков ксероморфности (Афанасьева, Березина, 2011). Ксеромезофиты с такой корневой системой (*Lathyrus tuberosus*, *Libanotis sibirica*, *Tragopogon orientalis* и др.) встречается на аллювиальных наносах прирусловой поймы р. Северная Двина в районе Шемогодского луга (это самая сухая часть поймы).

Из выше изложенного следует, что современная эколого-фитоценотическая обстановка в районе исследования наиболее благоприятна для произрастания мезофильных (73 %), мезотрофных (36 %), олиготрофных (36 %), нейтрофильных и базинейтрофильных (72 %), светолюбивых (44 %) и теневыносливых (56 %) видов растений, приуроченных к лесным и луговым фитоценозам. Неблагоприятные условия для них создаются при нарушении светового и водного режимов вследствие рубки леса в местах их обитания.

## ГЛАВА 4. БИОМОРФОЛОГИЯ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

### 4.1. Биоморфология редких видов растений

Выявленные редкие виды согласно эколого-морфологической классификации (Серебряков, Серебрякова, 1962, 1964, 1972) принадлежат к древесным, полудревесным и травянистым сосудистым растениям. Древесные растения представлены деревьями, кустарниками и кустарничками.

**Деревья.** Деревом называется многолетнее деревянистое растение с отчётливо выраженной главной скелетной осью – стволом, сохраняющимся до конца жизни и кроной, образованной боковыми ветвями и побегами. Кронообразующие деревья различаются по форме кроны (пирамидальные, овальные и др.), внешнему облику и степени вегетативной подвижности (одноствольные, многоствольные, куртинообразующие) (Серебряков, 1962; Чистякова, 1986). В районе исследования жизненную форму одноствольное дерево образуют *Pinus sibirica* и *Larix sibirica*, куртинообразующее дерево – *Abies sibirica* и *Tilia cordata*, кустовидное дерево – *Ulmus glabra* и *Malus sylvestris*.

*Pinus sibirica* в центре своего ареала – вечнозеленое однодомное дерево высотой до 35-45 м и до 1.8 м в диаметре в нижней части ствола; корневая система с развитым стержневым корнем и крепкими, широко распростертыми боковыми, крона у деревьев, растущих на свободе широкая, густая, овальной формы, в лесах верхушечная. Вместе с пихтой и елью образует темнохвойную тайгу (Флора Северо-Востока европейской части СССР, 1974; Флора Сибири, 1988). Нами обнаружен один экземпляр *P. sibirica* генеративного возраста на окраине ельника-сероольшаника с участием *Betula pubescens* и *Padus avium*, расположенного в верхней части речного склона р. Павложье восточной экспозиции. Травостой в месте обитания вида сомкнутый, представлен 17 видами сосудистых растений, доминирует *Bromopsis inermis* высотой 90 см с проективным покрытием 50 % (сор<sub>2</sub>). В условиях данного сообщества *P. sibirica* –

многолетнее вечнозелёное одноствольное дерево высотой около 30 м с полуовальной кроной (Рисунок 8 а). Это мезофанерофит с защищёнными почками. Моноцентрическое, вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. На момент исследования на вершине кроны шишки не обнаружены. Известно, что *P. sibirica* даёт урожай через 5-6 лет (до 5 кг с одного дерева) (Гроздов, 1960). Всходы и подрост в радиусе 50 м отсутствовали. Возможно, в этом сообществе не достаточно хорошие условия увлажнения для прорастания семян.



а



б

Рисунок 8. Одноствольные деревья: а – *Pinus sibirica*; б – *Larix sibirica*.

*Larix sibirica* в Сибири – листопадное однодомное дерево высотой до 40 м, с пирамидальной кроной, образует редкостойные светлые леса на огромнейшей площади (Флора Сибири, 1988). В районе исследования *L. sibirica* обнаружена на окраине ельника-осинника разнотравного, расположенного на склоне западной экспозиции правого берега р. Северная Двина (высота 36 м, крутизна 45-60°). Древостой образован *Picea abies*, *P. obovata* высотой 25 м, *Alnus incana*, *Betula pubescens*, *Populus tremula* высотой 15-20 м. В подросте преобладает *P. tremula*,

встречается *Sorbus aucuparia*, *Abies sibirica* и др. Сомкнутость крон древесного яруса до 0.5. Разреженный кустарниковый ярус состоит из *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, *Rosa majalis*, встречается *Salix sp.* Травостой представлен 33 видами, его высота 50-60 см, проективное покрытие 90 %. Доминирует *Aegopodium podagraria* (25 %, сор<sub>1</sub>). Единичный экземпляр *L. sibirica* зрелого генеративного возраста (g<sub>2</sub>) встречен в верхней части речного склона. Растение имеет биоморфу многолетнее вечнозелёное одностовольное дерево высотой около 30 м. Крона неправильной формы (Рисунок 8 б). Мезофанерофит с защищёнными почками. Моноцентрическое, вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. Подрост и всходы отсутствуют. Возможно, это связано с тем, что дерево произрастает одиночно (ближайший к нему экземпляр *L. sibirica* встречен в 20 км на геологическом обнажении «Аристово»). Известно, что лиственница при опылении в пределах одной особи не даёт всхожих семян, на большие расстояния пыльца не переносится, так как лишена воздушных мешков (Гроздов, 1960).

*Abies sibirica* в центре своего ареала – дерево до 30 м высотой и 55 см в поперечнике. Крона узкопирамидальная, с ветвями от самого низа (Флора Сибири, 1988). В районе исследования *A. sibirica* произрастает в ельнике-осиннике (описание сообщества приведено выше), ельнике-пихтарнике, ельнике-сероольшанике, а также на слабо облесённом *Alnus incana* склоне оврага северной экспозиции на геологическом обнажении «Аристово» (Рисунок 9 а). Во всех четырёх сообществах вид образует биоморфу многолетнее вечнозелёное куртинообразующее дерево с конусовидной кроной, нижние ветви лежат до земли. Это мезофанерофит с защищёнными почками, явнополицентрическое, вегетативно-подвижное растение с семенным и вегетативным возобновлением. Во всех сообществах обнаружены всходы (Рисунок 9 б) и подрост семенного (Рисунок 9 в) и вегетативного происхождения высотой от одного до пяти метров. Стволы вегетативного подроста развились на ветвях кроны после их полегания.

*Ulmus glabra* в центральной части своего ареала – дерево до 30 м высотой, стволы до двух метров в диаметре. Размножается семенами и пневой порослью. Обычно встречается в древостое лиственных лесов, особенно по оврагам, берегам

ручьев и террасам рек, влажным местообитаниям с богатой, хорошо аэрируемой почвой (Губанов, 2003). *Ulmus glabra* в районе исследования встречается в ельнике-осиннике на склоне правого берега р. Северная Двина, а также в зарослях прибрежных ивняков у подножия склона, образует биоморфу многолетнее листопадное многоствольное кустовидное дерево высотой 10-15 м (Рисунок 10 а).

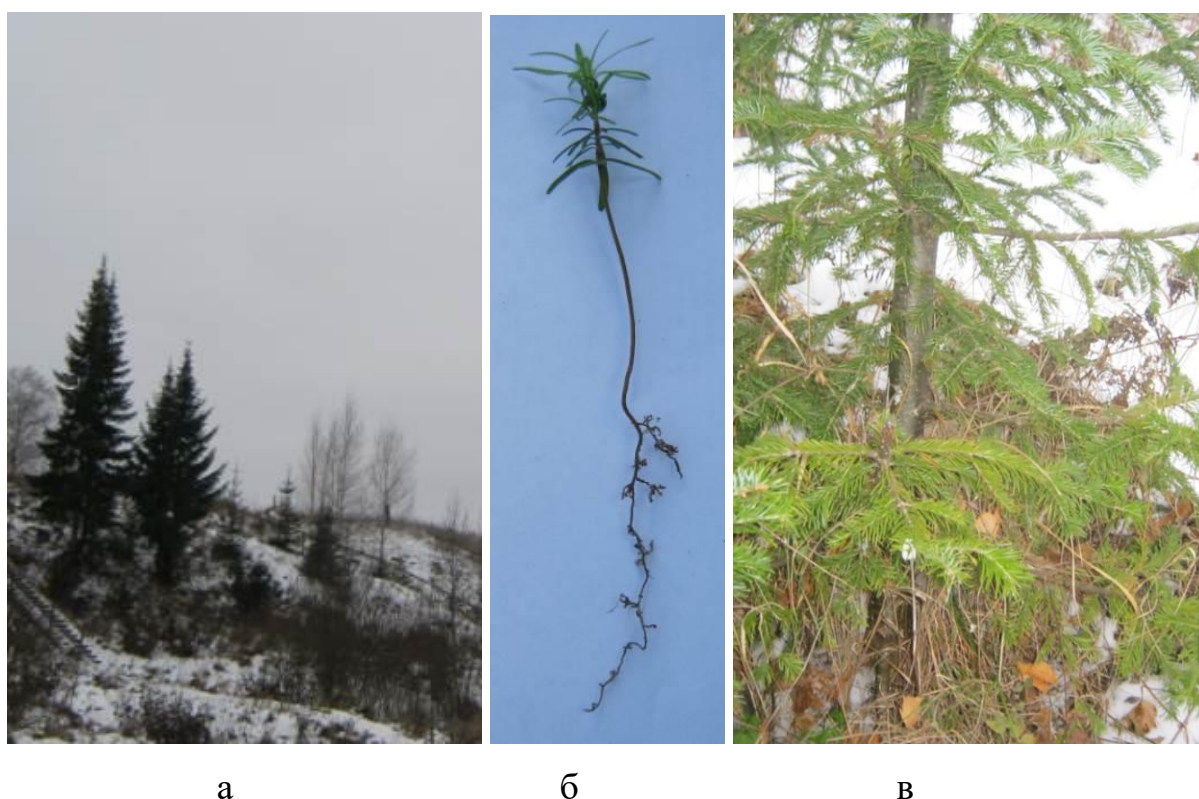


Рисунок 9. Куртинообразующее дерево *Abies sibirica*: а – местообитание вида в окрестностях геологического обнажения «Аристово»; б – всходы *A. sibirica*; в – подрост *A. sibirica*.

Мезофанерофит с защищёнными почками. Моноцентрическое, вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. В подросте представлены одноствольные особи высотой до одного метра и особи с двумя-тремя стволами высотой полтора-три метра (Рисунок 10 б). Известно, что кустовидная форма роста (образование нескольких стволов) у деревьев может происходить в результате базисимподиального ветвления или раннего пробуждения спящих почек в основании ствола из-за задержки роста или



отмирания главной скелетной оси, а также как реакция на неблагоприятные условия произрастания (например, затенение) (Жмылев и др., 2005).

*Malus sylvestris* в центре своего ареала – невысокое дерево до десяти метров высотой с раскидистой кроной и колючими ветвями, иногда растет кустообразно. Плоды (яблоки) до двух см в диаметре, шаровидные или округло-яйцевидные, желто-зеленые, часто краснеющие с одного бока. Размножается семенами и корневыми черенками (Губанов, 2003).



а

б

Рисунок 10. Кустовидное дерево *Ulmus glabra*: а – генеративная особь в ивняке разнотравном у подножия склона р. Северная Двина (середина июня); б – подрост семенного происхождения на окраине ельника-сероольшаника на I террасе р. Северная Двина (середина июня).

*Malus sylvestris* в районе исследования встречен в ивняке разнотравном на III террасе р. Северная Двина, сформировавшемся на аллювиальных наносах. В сообществе доминируют *Salix viminalis*, *S. pentandra* высотой 5-15 м, местами содоминирует *Alnus incana* высотой 10-15 м, нередко встречаются *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris* высотой до 15 м, *Padus avium* высотой 10-15 м. Эти же

виды представлены в подросте. Травостой разреженный, представлен 24 видами, доминирует *Aegopodium podagraria* (sp, 15 %) высотой 50 см. *M. sylvestris* в условиях данного сообщества, образует биоморфу многолетнее листопадное немногоствольное кустовидное дерево. Встречен один экземпляр с тремя стволами высотой 3 м (Рисунок 11 а). Микрофанерофит с защищёнными почками. Это моноцентрическое, вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. Дерево каждый год обильно цветёт (Рисунок 11 а), но образует незначительное количество плодов. Возможно, причиной служит то, что в период цветения (в конце мая) нередко случаются ночные заморозки, отчего большая часть завязей гибнет. Плоды, как правило, сосредоточены в глубине кроны. Яблоки размером один-полтора см содержат от одного до пяти зрелых семян (Рисунок 11 б). Всходы и подрост не обнаружены.



а



б

Рисунок 11. Кустовидное дерево *Malus sylvestris*: а – генеративная особь на окраине ивняка (III терраса р. Северная Двина, конец мая); б – плоды и семена (середина октября).

*Tilia cordata* в парковых насаждениях – дерево до 28 м высотой с шатровидной кроной, до двух метров в диаметре, под пологом темнохвойных лесов – листопадный кустарник (Деревья и кустарники СССР, 1962). В районе исследования *T. cordata* встречен в двух сообществах: ивняке разнотравном на III террасе р. Северная Двина (описание фитоценоза приведено выше) и ельнике с участием *Betula pubescens*, расположенном на водоразделе. Древесный ярус этого сообщества представлен *Picea abies* высотой 25 м и *Betula pubescens* высотой 20 м, сомкнутость крон до 0.5. В подросте преобладают *Picea abies* и *Betula pubescens* высотой полтора-два метра, встречается *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus* высотой полтора метра. Кустарниковый ярус разрежен, представлен *Lonicera xylosteum*, *Rosa majalis*. В состав травяно-кустарничкового яруса входят *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Asarum europaeum*. Мохово-лишайниковый покров с доминированием *Pleurozium schreberi* занимает около 40 % площади. *Tilia cordata* в этих сообществах образует многолетнее листопадное длинноксилоризомное (куртинообразующее) дерево (Рисунок 12 а). Эта биоморфа представляет собой многоствольное дерево с отстоящими друг от друга стволами, которые развиваются из почек на ксилоризомах (одревесневших корневищах). В ельнике сформировалась куртина, состоящая из особи семенного происхождения (диаметр ствола 20 см) и 12 особей вегетативного происхождения разного возраста с диаметром стволов от десяти и менее см, отстоящих на расстоянии 30-100 см от главного ствола (Рисунок 12 б, в). Это мезофанерофит с защищёнными почками, явнополицентрическое, вегетативно-подвижное растение с семенным и вегетативным возобновлением. Сходная с ней биоморфа сформировалась на песчаном берегу р. Северная Двина.

Рядом с деревом семенного происхождения, ствол которого был подмыт и унесён во время ледохода, сформировалась куртина, состоящая из парциальных образований разного возраста, соединённых друг с другом одревесневшими корневищами (ксилоризомами). Самое крупное среди всей поросли деревце высотой около 1.5 м. Известно, что особи вегетативного происхождения, соединённые друг с другом ксилоризомами, формируются у липы из



гипогеогенных одревесневающих в первый год жизни корневищ чаще при произрастании на неплотных субстратах (Чистякова, 1978,1979; Рысин,1983). Наши наблюдения дополняют эти данные тем, что образование длинноксилоризомной биоморфы у *T. cordata* происходит не только в условиях дефицита света (в подлеске смешанного леса), но и на хорошо освещенных участках, таких, как склон реки.

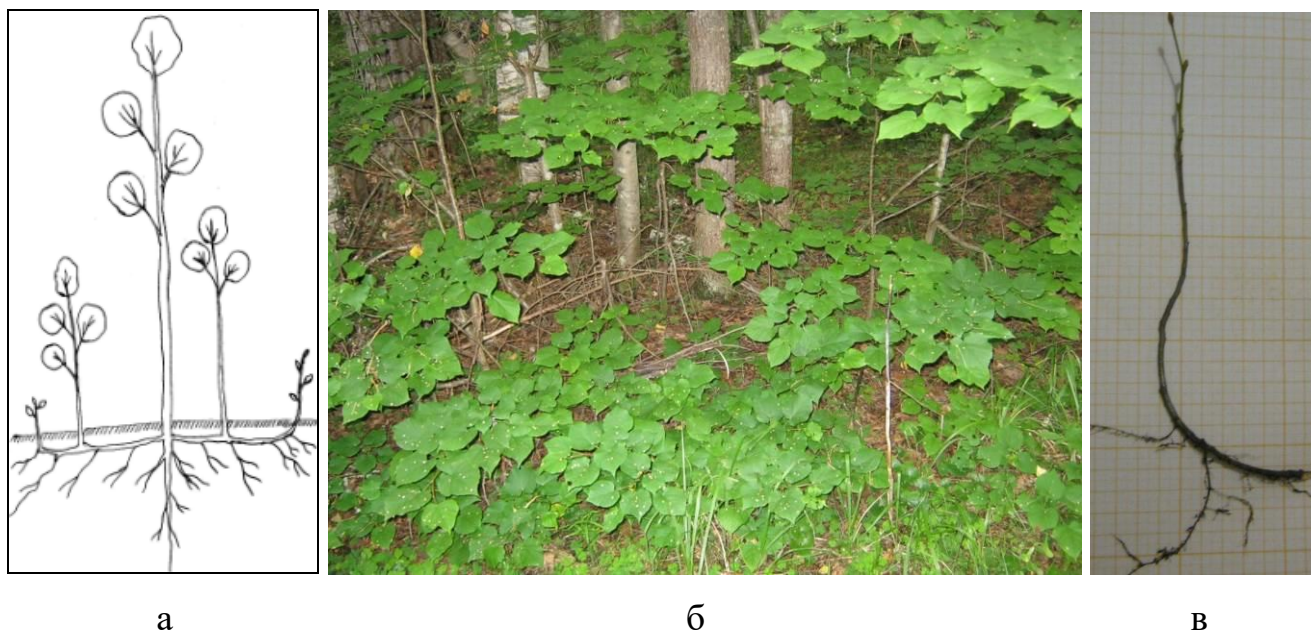


Рисунок 12. *Tilia cordata*: а – схема длинноксилоризомного (куртинообразующего) дерева *T. cordata*; б – куртина из особей *T. cordata* вегетативного происхождения в подлеске ельника с участием *Betula pubescens* (июнь); в – особь *T. cordata* вегетативного происхождения (октябрь).

**Кустарники.** К кустарникам относят многолетние деревянистые (более 80 см высотой) растения, у которых главный ствол более-менее выделяется только в начале жизни, а затем отмирает или теряется среди равных ему скелетных осей (стволиков). Различают аэроксильные кустарники, образующиеся в результате приземного или надземного кущения и геоксильные (или настоящие), образующиеся в результате подземного кущения. Взрослое растение, как правило, имеет много надземных скелетных осей (стволиков), связанных друг с другом своими базальными участками. По форме роста различают кустарники прямостоячие, полупростратные, или гемипростратные (скелетные оси лежат

неполностью, или часть из них остаётся прямостоячими) и стелющиеся (шпалерные или стланики), по способности к вегетативному размножению – кустарники с ксилоризомами и кустарники с корневыми отпрысками (Жмылев и др., 2005). В районе исследования выявлено пять видов кустарников: *Daphne mezereum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Salix acutifolia*, *Viburnum opulus*, *Swida alba*.

*D. mezereum* – маловетвистый кустарник до полутора метров высотой с поверхностной корневой системой (Вахрамеева, Денисова, 1974). В районе исследования произрастает в ельнике-пихтарнике, ельнике-осиннике, ельнике с участием *Betula pubescens* (описания сообществ приведены выше). Это многолетний поликарпический прямостоячий аэроксильный кустарник, моноцентрический, вегетативно-неподвижный с семенным способом возобновления (Рисунок 13 а).



а



б

Рисунок 13. Аэроксильный кустарник *Daphne mezereum*: а – одноствольная генеративная особь (ельник с участием *Betula pubescens*, середина июля); б – двухствольная генеративная особь (то же сообщество, конец сентября).

Нанофанерофит с опадающей листвой и защищёнными почками. Встречаются генеративные особи с одним стволом высотой 50-90 см и двумя

стволиками высотой 20-50 см, которые образуются в результате надземного кущения на высоте около пяти см над уровнем почвы после отмирания главного ствола (Рисунок 13 б).

*Cotoneaster melanocarpus* – кустарник высотой до двух метров с раскидистой кроной, растет на известковых и каменистых почвах (Губанов, 2003). В районе исследования разрозненно встречается на геологическом обнажении «Аристово» на границе ельника-сероольшаника и материкового разнотравно-злакового луга. Древостой сообщества образован *Picea abies*, *P. obovata*, *Alnus incana* с участием *Abies sibirica*. Сомкнутость крон – 0.6. Среди подроста высотой 0.5-1.5 м активны те же виды. Кустарниковый ярус состоит из *Rubus idaeus*, *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*. Травостой с проективным покрытием 80 % представлен 11 видами сосудистых растений. Доминирует *Aegopodium podagraria* (высотой 30 см) с проективным покрытием 16 % ( $\text{cop}_1$ ). В условиях данного сообщества *C. melanocarpus* – прямостоячий аэроксильный кустарник высотой около полутора метров (Рисунок 14 а).

Это многолетний поликарпический прямостоячий моноцентрический вегетативно-неподвижный кустарник с семенным способом возобновления. Микрофанерофит с опадающей листвой и защищёнными почками.

*Salix acutifolia* – двудомный листопадный кустарник с симподиальным типом нарастания побегов, предпочитает песчаные аллювиальные отложения в поймах рек, образуя чистые насаждения в прирусловой и центральной пойме (Губанов, 2003). Довольно часто встречается в окрестностях геологического обнажения «Аристово» в прибрежных ивовых зарослях (описание ивняка приведено выше) и граничащим с ними пойменном луге (Рисунок 14 б).

Это многолетний поликарпический аэроксильный гемипростратный кустарник с приземным кущением, имеющий прямостоячие и частично лежащие скелетные оси высотой около четырёх метров, неявнополицентрический, вегетативно малоподвижный вид. Образует ксилоризомы эпигеогенного происхождения в результате полегания ветвей и замывания их аллювием в период половодья. Микрофанерофит с опадающей



лиственной и защищёнными почками. Вид в данном районе имеет активное семенное возобновление (Рисунок 14 в).



а

б

в

Рисунок 14. Аэроксильные кустарники: а – *Cotoneaster melanocarpus* (окраина ельника-сероольшаника, геологическое обнажение «Аристово», июнь); б – зрелая генеративная особь *Salix acutifolia* (пойменный луг, III терраса р. Северная Двина, апрель); в – прегенеративные особи *Salix acutifolia* на песчаной отмели (правый берег р. Северная Двина, сентябрь).

*Swida alba* – кустарник до трёх метров высотой, селится предпочтительно по берегам рек (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1991). В районе исследования встречается в прибрежных ивняках (описание сообщества приведено выше) вдоль правого берега р. Северная Двина. В данных условиях это геоксильный (с подземным кущением) гемипростратный кустарник (полустланик) с двумя типами побегов: прямостоячими длиной около одного метра и полегающими длиной более двух метров, отдельные участки которых, погребённые слоем аллювия в период наводнения, становятся ксилоризомами. Полегающие побеги часто повисают на ветвях рядом стоящих деревьев и

кустарников (*Rosa majalis*, подрост *Alnus incana* и др.), приподнимаясь на высоту до двух метров (Рисунок 15 а). Это поликарпический явнополицентрический многолетний кустарник с семенным и вегетативным возобновлением. Микрофанерофит с опадающей листвой и защищёнными почками.



а



б

Рисунок 15. Геоксильные кустарники: а – гемипростратный кустарник *Swida alba* с полегающими побегами (ивняк, берег р. Северная Двина, август); б – прямостоячий кустарник *Viburnum opulus* с корневыми отпрысками (ельник-осинник, склон р. Северная Двина, май).

*Viburnum opulus* – кустарник высотой от полутора до четырёх (пяти) метров или небольшое деревце с густой кроной, произрастает по опушкам, берегам рек, ручьёв, окраинам болот, в кустарниковых зарослях. В благоприятных условиях развивает мощные кусты с пятью-десятью крупными осями диаметром до четырёх-восьми см. В условиях значительного затенения плодоношение практически отсутствует и размножение, как правило, происходит отводками, реже корневыми отпрысками. В лесах Московской области особи семенного происхождения встречаются редко (Вахрамеева, 1978). В районе исследования V.

*opulus* произрастает в ельнике-сероольшанике и ельнике-осиннике на склоне правого берега р. Северная Двина (описания сообществ приведены выше). Генеративные особи высотой два-три метра встречаются на террасированных склонах реки в 200-500 метрах друг от друга, обильно цветут и плодоносят (Рисунок 15 б).

**Кустарнички.** К кустарничкам относят низкорослые от пяти-семи до 50-60, реже 80 см высотой кустарники. Аналогично классификации кустарников выделяют аэроксильные, геоксильные, прямостоячие, полупростратные и шпалерные (стелющиеся) кустарнички (Жмылев и др., 2005). В районе исследования к кустарничкам относятся *Arctostaphylos uva-ursi*, *Diphasiastrum complanatum* и *Huperzia selago*.

*A. uva-ursi* и *D. complanatum* произрастают в сосняке лишайниковом. Древесный ярус сообщества образован *Pinus sylvestris* высотой 20-25 м, в подросте представлен этот же вид. В кустарниковом ярусе кроме *A. uva-ursi* встречается *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый покров преимущественно образован *Cladonia rangiferina*, который местами сменяется *Pleurozium schreberi*. *A. uva-ursi* встречается на более овещённых участках леса (вдоль дорог и линий электропередач), *D. complanatum* – в глубине леса, где доминирует *Pleurozium schreberi*.

*Arctostaphylos uva-ursi* в средней полосе тайги – вечнозеленый стланичек (кустарничек с полегающими скелетными осями) с простертыми, часто плетевидными побегами, с едва приподнимающимися концами 25-30 см длиной, до 10 см высотой, произрастает в сухих разреженных сосняках, в лишайниковых борах, среди зарослей кедрового стланика и на песчаной тундре, на открытых местах в песчаных сосновых и лиственничных борах образует подушковидную форму (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1991). В условиях изученного сообщества *A. uva-ursi* – многолетний вечнозеленый аэроксильный гемипростратный кустарничек с полегающими и укореняющимися скелетными осями длиной 50-70 см и прямостоячими боковыми ветвями высотой 10-15 см. На хорошо освещённых участках леса (на просеке под линией электропередач) он



формирует радиально-плоскую рыхлую «подушку» за счёт акротонного ветвления прямостоячих побегов (Рисунок 16 а). Под пологом сосновых деревьев вдоль просеки растение не образует «подушек», его побеги отстоят друг от друга на расстоянии пяти-десяти см (Рисунок 16 б). Таким образом, *A. uva-ursi* можно назвать ложноподушковидным растением, так как он имеет факультативную подушковидную форму роста. В глубине соснового бора вид не встречается. Это поликарпический явнополицентрический вегетативно-подвижный многолетний кустарничек с вегетативным и семенным возобновлением. Активный хамефит, вегетативные побеги которого остаются неизменными в начале неблагоприятного периода.



а



б

Рисунок 16. Биоморфы *Arctostaphylos uva-ursi*: а – кустарничек «подушковидной» формы на просеке; б – кустарничек, не образующий «подушку» под пологом деревьев.

*Diphasiastrum complanatum* в Сибири в редкостойных сосняках и на вересковых пустошах – вечнозелёный кустарничек с ползучим стебелем, восходящими или прямостоячими зелёными, сильно сплюснутыми, повторно

ветвистыми, двусторонними побегами. Листья (филлоиды) сросшиеся между собой и стеблем, расположены в два ряда. Стробилы длиной один-три см в количестве одного-четырёх, узкоцилиндрические, на тонких ножках (Флора Сибири, 1988). В условиях района исследования *D. complanatum* имеет сходную с выше описанной биоморфу (Рисунок 17 а). Это явнополицентрический вегетативно-подвижный многолетний кустарничек с вегетативным и споровым размножением. Вегетативные побеги разрастаются от материнского растения центробежно (в разные стороны), укореняются, при этом центральное растение с участками отходящих от него побегов с течением времени отмирают. Активный хамефит, вегетативные побеги которого остаются неизменными в начале неблагоприятного периода.

*Huperzia selago* в Сибири в темнохвойных влажных лесах, кедровых и лиственничных редколесьях, зарослях кедрового стланника, высокогорных тундрах – вечнозелёный многолетний кустарничек высотой до 30 см со слабо развитыми корнями. Стебли прямостоячие или у основания восходящие, дихотомически разветвленные, вместе с листьями до 15 мм толщиной. Листья (филлоиды) расположены в восемь продольных рядов, цельнокрайние или слабозазубренные, кожистые, отстоящие или слегка отклоненные вниз. Спорангии расположены в пазухах листьев почти по всему стеблю. В пазухах верхних листьев часто образуются выводковые, легко опадающие, почки до четырёх мм длиной. Вид достаточно полиморфный, варьируют абсолютно все диагностические признаки – окраска, форма, размеры листьев и спорангиев, количество выводковых почек (Флора Сибири, 1988). В районе исследования *H. selago* встречается в ельнике-сосняке кустарниковом (вдоль вырубki). Древесный ярус образован *Picea abies* и *Pinus sylvestris* высотой 20-25 м, в подросте представлены эти же виды, а также *Padus avium* и *Sorbus aucuparia* высотой 0.5-1.5 м. В кустарниковом ярусе преобладает *Vaccinium myrtillus*, встречаются *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый покров в основном образован *Pleurozium schreberi*. В условиях данного сообщества *H. selago* образует побеги высотой 10-20 см. Спорангии расположены в пазухах, преимущественно верхних



и средних листьев годовичных побегов, на верхушках которых могут также находиться от трёх до пяти выводковых почек (Рисунок 17 б). Это явнополицентрический вегетативно-подвижный многолетний кустарничек со споровым и вегетативным размножением (с помощью выводковых почек и центробежно расходящихся побегов). Активный хамефит, вегетативные побеги которого остаются неизменными в начале неблагоприятного периода.



а

б

Рисунок 17. Вечнозелёные спороносные кустарнички: а – *Diphasiastrum complanatum*; б – *Hyperzia selago*.

**Лианы** – лазающие растения с длинными побегами, не способными самостоятельно сохранять вертикальное положение и использующие в качестве опоры другие растения и т. п. Среди лиан есть деревянистые и травянистые растения. По способу опоры различают опирающиеся, корнелазающие, вьющиеся, листолазающие (Жмылев и др., 2005). В исследуемом районе к лианам относится один вид – *Atragene speciosa*.

*A. speciosa* – это деревянистая кустарниковая листолазающая лиана высотой около трёх-четырёх метров, закрепляющаяся на опоре с помощью

чувствительных на прикосновение твёрдого предмета черешков растущих листьев. Имеет удлинённые вегетативные побеги и короткие генеративные, развивающиеся на прошлогодних приростах (Барыкина, Чубатова, 2004). В районе исследования вид встречается на террасированных склонах правого берега р. Северная Двина в ельниках-сероольшаниках, ельниках-осинниках, ельнике-пихтарнике (описания сообществ приведены выше). В зрелом генеративном состоянии это геоксильный лиановидный кустарник высотой около двух метров с пятью-семью скелетными осями, которые ветвятся до четвёртого-пятого порядков (Рисунок 18 а, б). Это многолетнее поликарпическое моноцентрическое вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. Микрофанерофит с опадающей листвой и защищёнными почками.



Рисунок 18. Кустарниковая листолазающая лиана *Atragene speciosa*: а – средневозрастное генеративное растение на стволе *Abies sibirica* (склон оврага на геологическом обнажении «Аристово», начало июня); б – Плод-многоорешек с длинными стилодиями на верхушке (конец июля).



**Полудревесные растения** – это многолетние деревянистые растения, у которых часть побегов ежегодно опадает или отмирают верхние участки надземных побегов (Жмылев и др., 2005). Среди исследуемых видов к группе полудревесных растений относятся полукустарник *Rubus caesius* и полукустарничек *Rubus arcticus*.

*R. caesius* – кустарник с раскинутыми приподнимающимися побегами 50-150 см длиной (Флора Сибири, 1988) или полукустарник с вьющимися или стелющимися, часто укореняющимися побегами от 50 см до двух метров длиной. Растет по берегам рек, в подлеске пойменных лесов, по опушкам, в зарослях кустарников, на вырубках, реже на лугах (Брежнев, Коровина, 1981). В районе исследования довольно часто встречается в прибрежных ивняках вдоль правого берега р. Северная Двина (описание сообщества приведено выше) (Рисунок 19).



Рисунок 19. Полегающие удлинённые вегетативные побеги *Rubus caesius* с расположенными на них укороченными вегетативно-генеративными побегами (ивняк разнотравный, III терраса р. Северная Двина, середина июля).

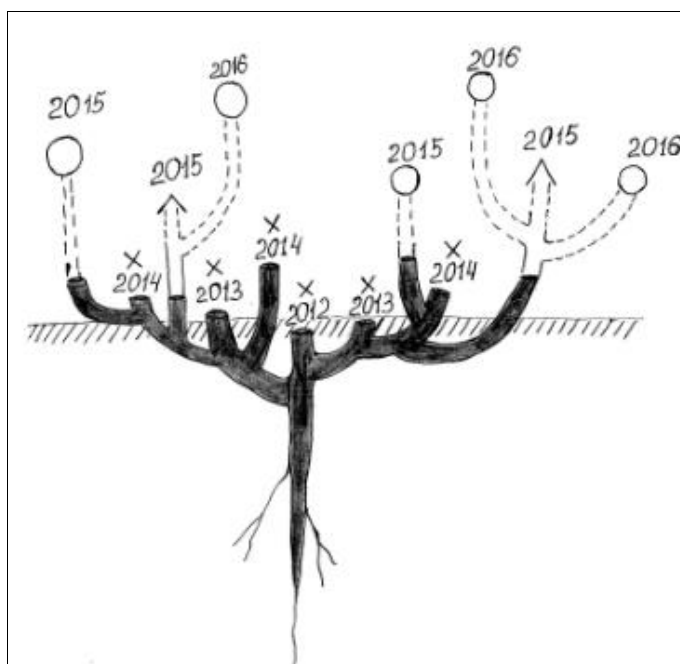
В данных условиях это аэроксильный (с приземным кущением) гемипростратный полукустарник с двумя типами побегов: прямостоячими вегетативно-генеративными высотой 25-30 см и дугообразно-изогнутыми лежащими вегетативными длиной полтора-два метра, укореняющимися на верхушках. На лежащих побегах на второй год жизни образуются однолетние (отмирающие после плодоношения) укороченные вегетативно-генеративные побеги. Период цветения длится с июля по сентябрь, период плодоношения начинается в июле, заканчивается в октябре. Это поликарпический явнополицентрический многолетний полукустарник с семенным и вегетативным возобновлением. Полукустарниковый хамефит с опадающей листвой и защищёнными почками.

*Rubus arcticus* – многолетний полукустарничек (Жукова, Белова, 1997) или травянистый многолетник высотой до 30 см. Корневище длинное тонкое ползучее, деревянистое, расположенное на глубине 15-25 см. Произрастает в лесах, на разнотравных лугах, по берегам ручьёв и рек, в зарослях кустарников, на болотах (Губанов и др., 2003). В районе исследования вид встречается с небольшим обилием по краю вырубki и старой просеки в ельнике-черничнике зеленомошном (Рисунок 20 а).

Древостой в сообществе образован *Picea abies* высотой 25-30 м. В подросте представлены *P. abies* высотой 0.5-2 м, *Padus avium* и *Sorbus aucuparia* высотой 1.5 м. В травяно-кустарничковом ярусе с общим проективным покрытием 50% обилён *Vaccinium myrtillus*, в меньшей степени представлен *V. vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый покров образован *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, местами доминирует *Polytrichum commune*. Обнаружено две ЦП *R. arcticus* численностью 12-15 побегов. В данных местообитаниях генеративные побеги *Rubus arcticus* имеют высоту 10-15 см, вегетативные – пять-восемь см. Это поликарпический моноцентрический вегетативно-неподвижный многолетний полукустарничек, полукустарниковый хамефит, у которого верхние части побегов отмирают к концу вегетационного периода, зимуют только нижние их части (Рисунок 20 б).



а



б

Рисунок 20. Полукустарничек *Rubus arcticus*: а – генеративный побег (середина июля); б – схема строения растения (чёрным цветом обозначены многолетние участки побегов, пунктиром – отмирающие части побегов, х – отмершие побеги, О – генеративные побеги, Λ – вегетативные побеги, 2012-2016 – годы их образования, штриховкой отмечен уровень почвы).

*Rubus arcticus* можно также отнести к протогемикриптофитам, т. к. его вегетативные почки располагаются на подземной части побега, а на воздушной части вегетативных побегов находятся только генеративные почки, из которых после перезимовки развиваются цветущие побеги.

**Травянистые растения** характеризуются отсутствием прямостоячих надземных или надводных живых стеблей, переживающих неблагоприятный сезон года. Среди них выделяют терофиты, гемикриптофиты и криптофиты. Терофиты (к ним относятся преимущественно однолетние травы) переживают неблагоприятный для вегетации период года в виде семян. К гемикриптофитам относят многолетние травянистые растения, почки возобновления которых в неблагоприятное время года расположены на уровне почвы или немного выше его, защищены листовым опадом и/или снежным покровом. Выделяют гемикриптофиты розеточные, полурозеточные и безрозеточные (прямостебельные или протогемикриптофиты). Криптофиты – это многолетние травы, почки

возобновления которых в неблагоприятное для вегетации время года расположены на некоторой глубине в почве или под водой. Среди них различают геофиты (их почки возобновления расположены в почве на глубине от одного до нескольких см, есть корневищные, корнеклубневые, луковичные и др.), гелофиты (их вегетативные побеги расположены в воздушной среде, а почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период находятся под водой или в почве) и гидрофиты (водные растения с плавающими или погружёнными в воду листьями, почки возобновления которых находятся под водой) (Жмылев и др., 2005).

**Терофиты.** К терофитам среди выявленных растений относится два вида: *Melampyrum cristatum* и *Impatiens noli-tangere*.

*M. cristatum* в Вологодской области в основном приурочен к долинам рек, встречается на пойменных и суходольных лугах, лесных полянах, зарослях кустарников. Это однолетнее травянистое растение-полупаразит со слабо разветвлённой корневой системой, прямостоячим стеблем высотой 15-35 см (Красная книга Вологодской области, 2004). В районе исследования *M. cristatum* – однолетнее травянистое монокарпическое стержнекорневое растение, формирующее ортотропный главный побег высотой 19-52 см с акротонным ветвлением (размер боковых побегов обогащения увеличивается снизу вверх), вегетативно-неподвижное, моноцентрическое растение с семенным возобновлением, полупаразит. В районе исследования *M. cristatum* встречается на суходольных и пойменных разнотравно-злаковых лугах, образуя ЦП площадью от 100 до 600 м<sup>2</sup>, численностью от полутора до 17 тысяч особей. В сообществе пойменного луга в пределах его ЦП произрастает 29 видов сосудистых травянистых растений. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 35-45 см. Доминируют *Equisetum arvense* и *Galium boreale* с проективным покрытием – 10–15 % (sp.). *M. cristatum* встречается с обилием пять % (sol). В этом сообществе высота его генеративных особей варьирует от 26 до 50 см (Рисунок 21 а). Луг ежегодно скашивается. На суходольном лугу в пределах ЦП *M. cristatum* произрастает 21 вид сосудистых травянистых растений. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 45-90 см.



Доминируют *Tanacetum vulgare* и *M. cristatum* (проективное покрытие – 26-30 %, сор<sub>2</sub>). В пределах одной ЦП высота генеративных особей *M. cristatum* варьирует от 19 до 52 см. Луг в последние 25 лет не используется в хозяйственных целях, ранее на месте его размещались пахотные угодья. Морфологическая поливариантность особей в этих сообществах возникла на фоне конкуренции с особями своего и других видов, а также вследствие разнокачественности семян (Рисунок 21 б).



а

б

Рисунок 21. Терофит *Melampyrum cristatum* (пойменный луг, начало августа): а – разновиталитетные генеративные особи в пределах одной ценопопуляции; б – семена и плоды.

*Impatiens noli-tangere* – однолетнее травянистое монокарпическое стержнекорневое растение с системой придаточных корней, развивающихся на гипокотиле. Стебель высотой до 120 см. На растениях сначала появляются невзрачные, не раскрывающиеся клейстогамные цветки, позднее формируются ярко окрашенные, полноценные, хазмогамные. Соотношение клейстогамных и хазмогамных цветков у недотроги обыкновенной определяется условиями

освещения. Высокая освещенность способствует появлению хазмогамных цветков (Masuda, Yahara, 1994). Растения, растущие при сильном затенении, имеют только клейстогамные цветки (Марков, 2002). Это вегетативно-неподвижный моноцентрический вид с семенным способом возобновления. Семена длиной до четырёх мм. Их размер представляет собой очень важный параметр стратегии вида, от него зависит вероятность выживания проростка, а впоследствии темпы накопления биомассы (Falencka, 1983; Марков и др., 1997).

В районе исследования *I. noli-tangere* выявлен в двух сообществах: в ельнике-осиннике на дне оврага по берегам ручья и сероольшанике разнотравном с доминированием *Urtica dioica* на правом берегу лесной речки Павложье. *I. noli-tangere* в зарослях *U. dioica* имеет побеги высотой 10-30 см, на которых образуются только клейстогамные (нераскрывающиеся) цветки, способные к самоопылению (Рисунок 22 а, б).

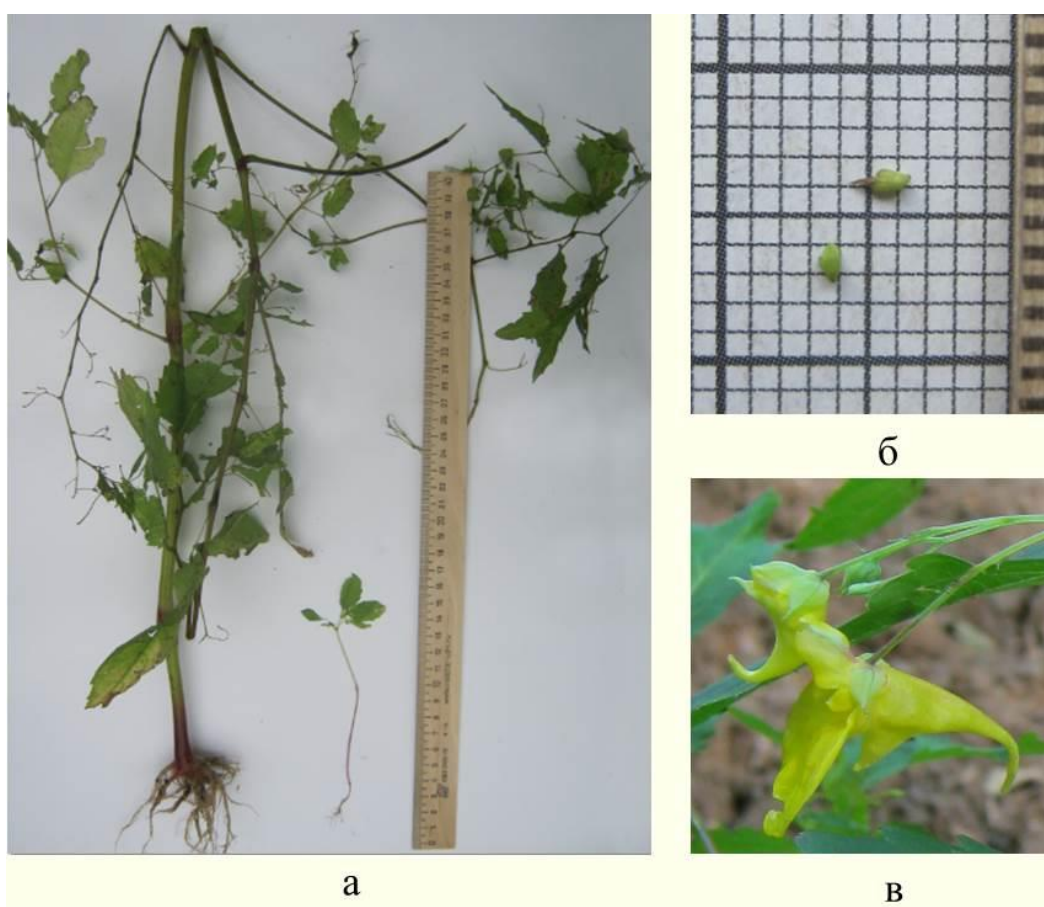


Рисунок 22. Биоморфы *Impatiens noli-tangere*: а – растения, выросшие в окнах древесного полога (слева) и в зарослях крапивы (справа); б – клейстогамные цветки; в – хазмогамные цветки.



Появление этих признаков – результат адаптации к условиям данного местообитания (затенение, отсутствие опылителей). Растения *I. noli-tangere*, произрастающие в окнах древесного полога (вдоль обочины дороги), высотой 50–90 см, несут преимущественно хазмогамные (раскрывающиеся) цветки, приспособленные к энтомофильному опылению (Рисунок 22 в). Причиной появления у *I. noli-tangere* морфологической поливариантности стал различный световой режим в местах произрастания.

**Гемикриптофиты.** К гемикриптофитам относится 21 изученное редкое растение. Среди них есть розеточные (четыре вида), полурозеточные (11 видов), прямостебельные (пять видов) и один наземноползучий вид *Lycopodium clavatum*.

1) Розеточные гемикриптофиты: *Viola collina*, *V. hirta*, *V. mirabilis*, *V. rupestris*. В ЦП *Viola collina* и *V. hirta* встречаются только розеточные растения, в ЦП *V. mirabilis* и *V. rupestris* есть розеточные и полурозеточные растения.

В Западной Сибири *V. collina* – бесстебельное растение с коротким ветвистым корневищем, выпускающим розетки листьев. Растёт в берёзовых, реже сосновых травяных лесах, зарослях кустарников, на лесных опушках, лугах. *V. hirta* – бесстебельное растение с коротким толстым корявым корневищем, выпускающим розетки листьев. Растёт в смешанных лесах, на вырубках, каменистых обнажениях. Размножение семенное (Флора Сибири, 1996).

*V. rupestris* – травянистое растение до 10 см высотой, большей частью опушенное, реже голое, с вертикальным или коротко разветвленным корневищем, переходящим в стержневой ветвящийся корень. Розеточные и нижние стеблевые листья черенковые, верхние – сидячие. Растёт на сухих открытых склонах и в разреженных лесах (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1987). Вид имеет несколько вариаций. В районе исследования встречается разновидность с голыми плодами и слабо опушённой верхней частью листовой пластинки – *V. rupestris* var. *glabrencens* (Neum.) W. Beck (фиалка головатая) (Губанов и др., 2003).

*Viola mirabilis* – многолетнее растение, вначале розеточное, затем развивающее облиственные стебли. Образует две жизненные формы:

эпигеогенно-коротkokорневищную и корневищно-корнеотпрысковую. Корневище обычно многоглавое, покрытое остатками бурых прилистников. Произрастает в берёзовых, осиново-берёзовых, сосновых лесах и редколесьях, реже в зарослях кустарников (Флора Сибири, 1984).

В районе исследования *V. collina*, *V. hirta* и *V. rupestris* образуют перекрывающиеся ЦП в ельнике-сероольшанике в верхней части речного склона р. Северная Двина на геологическом обнажении «Аристово». В ЦП *V. collina* присутствуют молодые генеративные коротkokорневищно-стержне-кистекорневые растения, у которых сохраняется главный корень, но он не выделяется ни толщиной, ни длиной среди кладогенных (придаточных) корней (Рисунок 23 а). В ЦП также встречаются зрелые генеративные коротkokорневищные растения с хорошо выраженным укороченным эпигеогенным корневищем длиной пять-семь см, постоянно нарастающим с апикальной стороны и отмирающим с базальной части (Рисунок 23 б).



а

б

в

г

Рисунок 23. Биоморфы видов рода *Viola*: а – коротkokорневищно-стержне-кистекорневое генеративное растение *V. collina* (начало мая); б – коротkokорневищное генеративное растение *V. collina* (середина июня); в – стержнекорневое генеративное растение *V. rupestris* (конец мая); г – коротkokорневищное растение *V. rupestris* с вторично-стержнекорневой системой (конец мая).

В ЦП *V. rupestris* встречаются молодые генеративные особи со стержнекорневой биоморфой. Они имеют прикорневую розетку из листьев и анизотропные вегетативно-генеративные побеги с несколькими ассимилирующими листьями, что даёт основание относить молодые генеративные растения *V. rupestris* к полурозеточным гемикриптофитам (Рисунок 23 в). У более зрелых особей *V. rupestris* наблюдается отмирание апикальной части главного корня, при этом один из его боковых корней, расположенных ближе к верхушке корня утолщается и образует ложный вторично-стержневой корень (Рисунок 23 г).

Генеративные особи *V. hirta* – разветвлённо-короткокорневищные растения с вторично-стержнекорневой системой. Вторично-стержневой корень формируется из кладогенного корня в базальной части корневища (Рисунок 24 а).

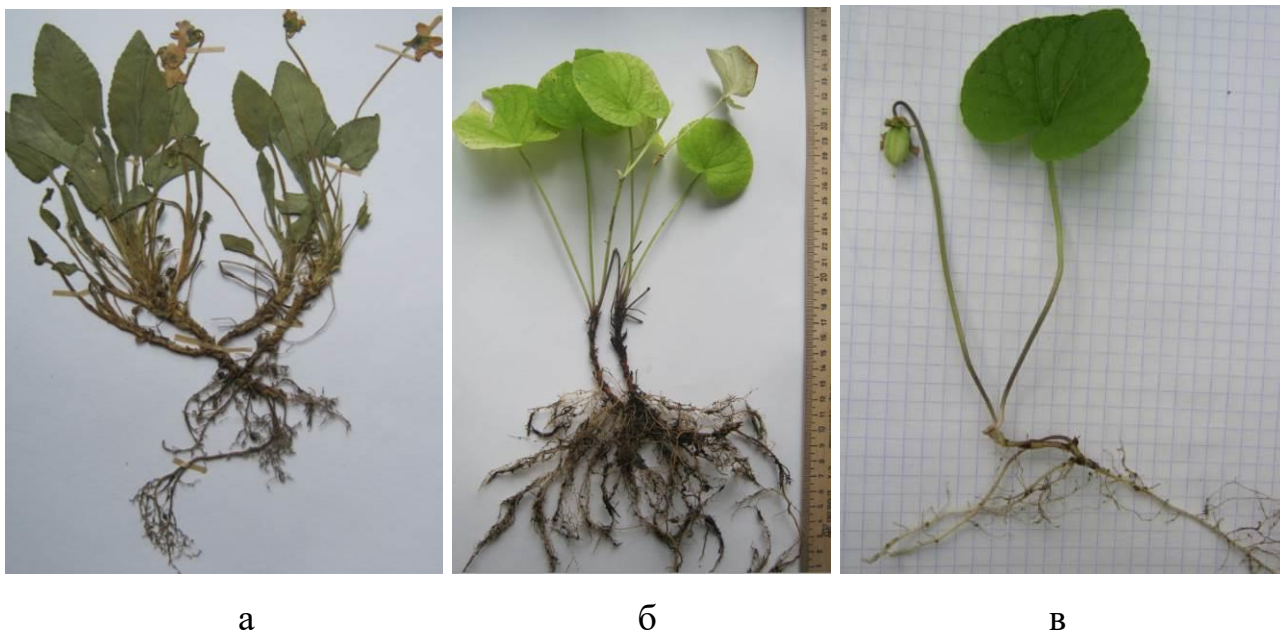


Рисунок 24. Биоморфы видов рода *Viola*: а – разветвлённо-короткокорневищное растение *V. hirta* с вторично-стержнекорневой системой (середина мая); б – разветвленно-короткокорневищное растение *V. mirabilis* (конец сентября); в – короткокорневищно-длиннокорневищное растение *V. mirabilis* (середина июня).

*V. mirabilis* рассеянно встречается в ельнике-осиннике и ельнике-пихтарнике в верхней части покатого (30-40°) речного склона р. Северная Двина.

В ЦП *V. mirabilis* чаще встречаются особи с разветвленно-короткокорневищной биоморфой, которые имеют апогеотропные (ортотропные) генеративные побеги с одним ассимилирующим листом, сохраняющиеся до конца вегетационного периода (до середины октября), что даёт основание растения *V. mirabilis* данной биоморфы относить к полурозеточным гемикриптофитам (Рисунок 24 б). Значительно реже встречаются розеточные короткокорневищно-длиннокорневищные растения *V. mirabilis*, которые имеют укороченные, нарастающие с апикальной стороны и отмирающие с базальной, эпигеогенные корневища, и удлинённые гипогеогенные корневища, которые образуются из почек на эпигеогенном корневище (Рисунок 24 в). Они имеют междоузлиевые кладогенные корни длиной один-три см, узлы с чешуевидными листьями расположены на расстоянии два-пять см друг от друга.

Все изученные растения из рода *Viola*, за исключением короткокорневищно-длиннокорневищной биоморфы *V. mirabilis*, относятся к вегетативно малоподвижным, неявнополицентрическим растениям с семенным и вегетативным возобновлением. Короткокорневищно-длиннокорневищные растения *V. mirabilis* являются явнополицентрическими, вегетативно подвижными, для них характерно преобладание вегетативного размножения над семенным.

2) Полурозеточные гемикриптофиты: *Anthyllis vulneraria*, *Campanula cervicaria*, *C. trachelium*, *Cenolophium denudatum*, *Gentiana cruciata*, *Libanotis sibirica*, *Pleurospermum uralense*, *Crepis sibirica*, *Pulmonaria obscura*, *Tragopogon orientalis*, *Dianthus superbus*. Все 11 перечисленных растений в цикле своего развития в прегенеративный период имеют фазу «розетки». У *C. cervicaria*, *P. obscura*, *T. orientalis*, иногда у *A. vulneraria* прикорневая розетка из ассимилирующих листьев сохраняется на протяжении всего периода развития, у остальных растений прикорневые листья, как правило, отмирают с наступлением генеративной стадии.

*A. vulneraria* в условиях Вологодской области – двулетнее, чаще многолетнее, растение со стержневым корнем, произрастающее по сухим

песчаным склонам на карбонатных почвах, в светлых разреженных сухотравно-лишайниковых борах (Красная книга Вологодской области, 2004). В районе исследования встречается по обочинам дорог в сосняке лишайниковом, образуя ЦП численностью до 500 особей. Это малолетнее травянистое олигокарпическое стержнекорневое растение с многоглавым надземным каудексом, апогеотропными и косоапогеотропными вегетативно-генеративными побегами, вегетативно-неподвижное, моноцентрическое, с семенным способом возобновления (Рисунок 25 а).

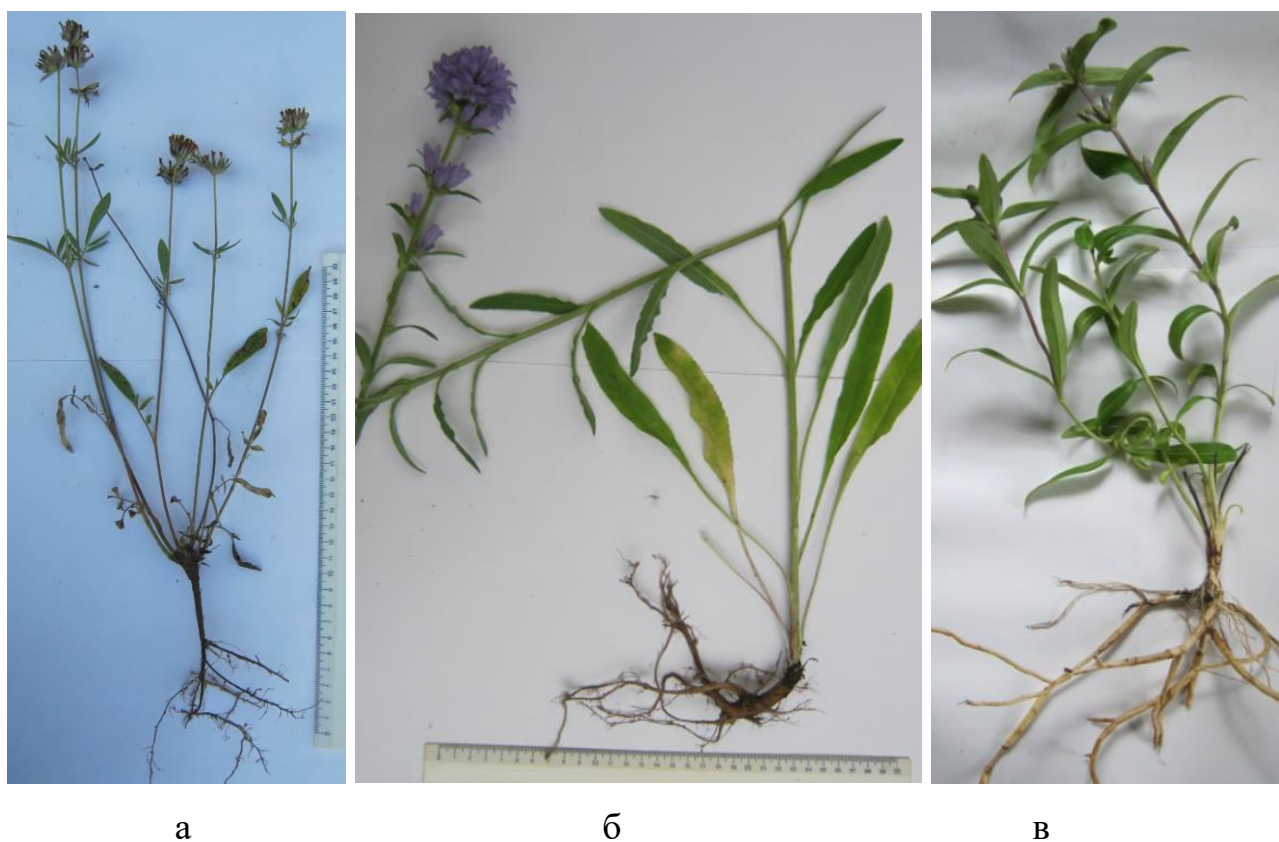


Рисунок 25. Биоморфы полурозеточных гемикриптофитов: а – стержнекорневая каудексная биоморфа *Anthyllis vulneraria*; б – стержнекорневая биоморфа *Campanula cervicaria*; в – короткокорневищная стержне-кистекопневая биоморфа *Gentiana cruciata*.

*C. cervicaria* – многолетнее травянистое, монокарпическое, стержнекорневое растение с одним ортотропным полурозеточным побегом, размножение исключительно семенное. В Московской области произрастает в разреженных лесах, на полянах, среди кустарников, на лугах. Имеет высокую

реальную семенную продуктивность (более 20 тысяч семян на одну особь), при этом численность его популяций очень низкая (от трёх до 23 особей) (Викторов, 2000). В районе исследования вид произрастает группами по три-четыре особи в окнах древесного полога в ельнике с участием *Betula pubescens*. В условиях данного сообщества это весенне-летне-зелёное двулетнее травянистое монокарпическое стержнекорневое растение с одним апогеотропным (ортотропным) вегетативно-генеративным побегом высотой 80-90 см, вегетативно-неподвижное, моноцентрическое, с семенным способом возобновления. Прегенеративные особи встречаются в радиусе 30 см от генеративных в количестве одной-трёх (Рисунок 25 б).

*C. trachelium* – многолетнее, травянистое, поликарпическое, стержнекорневое, каудексное растение с симподиально возобновляющимися ортотропными монокарпическими полурозеточными побегами. Каудекс может быть одноглавым или многоглавым. Размножается семенным путём, вегетативное размножение происходит только в конце жизненного цикла и не приводит к омоложению новых особей. В Московской области произрастает в пойменных лесах, береговых ивняках, на водоразделах по сыроватым лугам (Викторов, 2000). В районе исследования вид встречается в сероольшанике и граничащем с ним суходольном разнотравно-злаковом лугу. В этих сообществах *C. trachelium* – весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищно-стержне-кистекарневое растение, главный корень которого долго не отмирает, но он не выделяется толщиной и длиной среди кладогенных (придаточных) корней. Придаточные корни, главный корень и его боковые корни, расположенные ближе к базальной части, утолщены и имеют горизонтальную ориентацию. Генеративные особи не имеют прикорневой розетки листьев и образуют один ортотропный монокарпический побег высотой 70-90 см (Рисунок 7 а, б). Это вегетативно-неподвижное, моноцентрическое растение с семенным способом возобновления.

*Gentiana cruciata* – моноподиально-розеточный, короткокорневищный, кистекарневой, травянистый поликарпик с вертикальным эпигеогенным



корневищем. Имеет побеги двух типов: скелетные вегетативные укороченные, розеточные, моноподиально нарастающие, генеративные пазушные, удлинённые, 15-60 см высотой, моноциклические (Козырева, 2002). Обитает на светлых, сухих местах, часто на известковых субстратах, травянистых полянах и сухих опушках (Марков, 2001). В районе исследования *Gentiana cruciata* образует крупные ЦП вдоль геологического обнажения «Аристово» на суходольном разнотравно-злаковом лугу, граничащем с ельником-сероольшаником. Луг сформирован на дерновой маломощной тяжелосуглинистой почве на бескарбонатной морене. В сообществе произрастает 30 видов сосудистых трав. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 50-80 см. Среди злаков доминирует *Poa pratensis* (проективное покрытие – 5 %), из разнотравья – *Pimpinella saxifraga* (проективное покрытие – 20 %), из бобовых трав – *Trifolium repens* (проективное покрытие – 15 %). Единично представлен подрост *Alnus incana* и *Rosa majalis*. Сообщество испытывает умеренную антропогенную нагрузку в виде выпаса молодняка крупного рогатого скота. В данном сообществе *Gentiana cruciata* – весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищно-стержне-кисте корневое растение, главный корень которого долго не отмирает, но он не выделяется ни толщиной, ни длиной среди кладогенных (придаточных) корней на эпигеогенном вертикальном корневище. Придаточные и боковые корни шнуровидные, горизонтально ориентированные. Молодые генеративные особи имеют один, зрелые генеративные – до 12 удлинённых ортотропных вегетативно-генеративных монокарпических побегов высотой 35-55 см (Рисунок 25 в). Это вегетативно-неподвижное, моноцентрическое растение с семенным способом возобновления. *G. cruciata*, произрастая на зарастающем суходольном разнотравно-злаковом лугу на дерново-глубокоподзолистой почве на озёрно-ледниковых отложениях (на левом берегу р. Луженьга в окрестностях д. Власово Великоустюгского района) формирует генеративные растения высотой до 30 см (в среднем на 17 см ниже, чем на пастбищном суходольном лугу). Эта ЦП с трёх сторон (с севера, запада и юга) изолирована густым подростом *Pinus sylvestris*, с востока граничит с крутым



(50°) приводораздельным склоном. В сообществе произрастает 25 видов сосудистых трав. Общее проективное покрытие – 100 %. Высота его основной массы – 30 см. В травостое преобладает *Poa nemoralis*, рассеянно встречаются *Prunella vulgaris*, *Fragaria vesca*. Подрост *Pinus sylvestris*, *Alnus incana* и *Populus tremula* (высотой 1.5-2.5 м) занимает около 25 % площади ЦП. Сообщество более 20 лет не используется для сенокосения (Кононова, Шушпанникова, 2013).

*Pleurospermum uralense* – травянистое растение до двух метров высотой. Стеблекорень (каудекс) короткий, неветвистый, с поперечными перегородками, корень стержневой, ветвящийся. Стебли одиночные, прямые, при основании до трёх см в диаметре, полые. Растёт по опушкам хвойных и мелколиственных лесов (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1987).

В районе исследования *P. uralense* встречен в сероольшанике в верхней части склона р. Северная Двина крутизной 40°. Древостой сообщества образован *Alnus incana* с участием *Picea abies*. Сомкнутость крон – 0.6. Среди подроста высотой 0.5-1.5 м активен *A. incana*. Кустарниковый ярус сплошной, состоит из *Rubus idaeus*, *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii* с доминированием *R. idaeus* с проективным покрытием 60 %. Травостой разреженный с доминированием *Aegopodium podagraria* и *Aconitum septentrionale* (высотой 1.3-1.5 м). Найдена одна немногочисленная ЦП площадью 25 м<sup>2</sup>, состоящая из четырёх генеративных и 25 вегетативных особей *P. uralense*. В условиях данного сообщества это весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое монокарпическое стержне-кистекарневое (или стержнекарневое каудексное), вегетативно-неподвижное, моноцентрическое растение с семенным способом возобновления. В прегенеративный период, длящийся несколько лет, растение образует один розеточный побег из трёх-десяти листьев длиной 25-40 см, в этот период происходит формирование эпигеогенного корневища. Генеративная особь имеет один апогеотропный вегетативно-генеративный побег высотой 80-150 см (Рисунок 26 а). Укороченное мясистое вертикальное, не одревесневшее корневище без перегородок, несёт кладогенные корни длиной около десяти см. В широком смысле его можно назвать простым (одноглавым) надземным

каудексом. Главный корень длиной 16-20 см. Корни растений при произрастании на покатом (40°) склоне наклонно ориентированные (Рисунок 26 б).

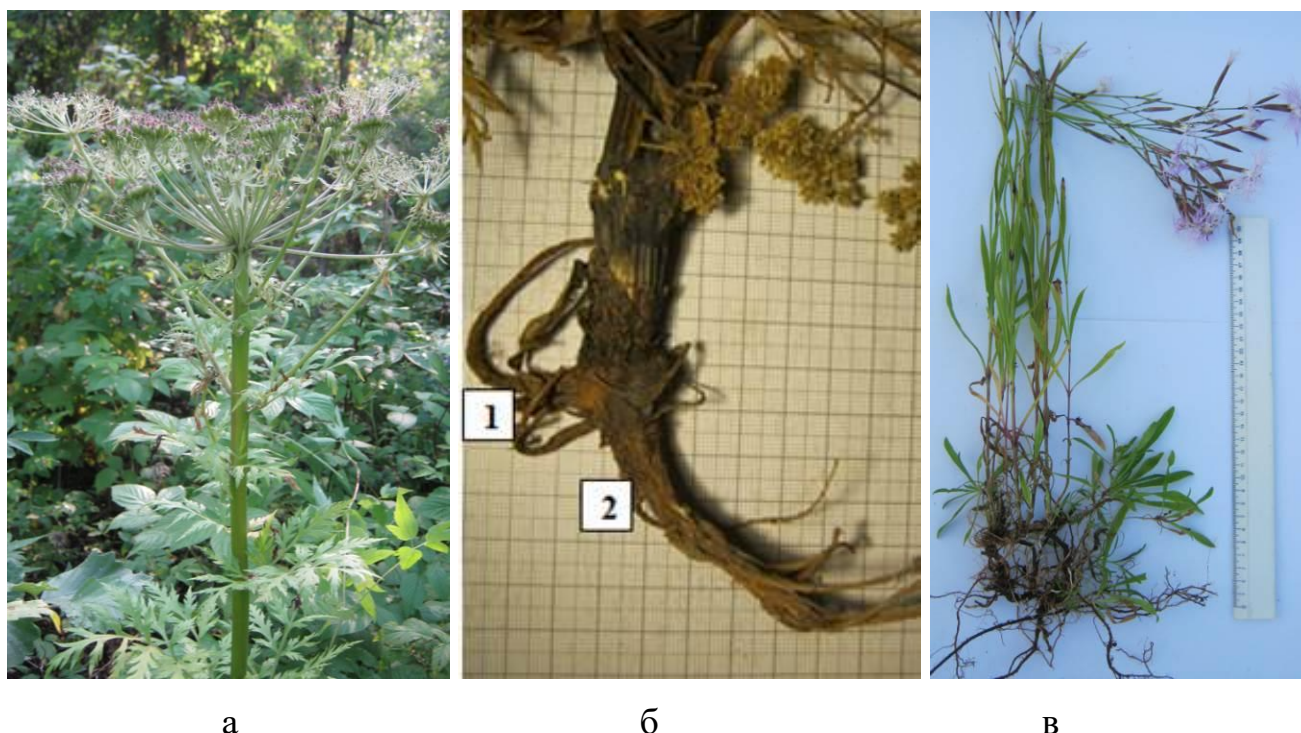


Рисунок 26. Биоморфы гемикриптофитов: а, б – стержне-кистекарневая биоморфа *Pleurospermum uralense* (а – терминальное соцветие, окружённое соцветиями побегов обогачения (середина июля); б – корневая система (1 – кладогенные корни, 2- главный корень с боковыми корнями)); в – длиннокорневищная биоморфа *Dianthus superbis*.

*Dianthus superbis* – многолетник с ползучим корневищем, образует побеги двух типов: укороченные вегетативные и один или несколько восходящих генеративных высотой 15-60 см. Размножение семенное и вегетативное. Почки возобновления находятся над землёй в пазухах нижних листьев и на корневище под землёй на глубине два см. Произрастает на суходольных и пойменных лугах, по лесным опушкам и в разреженных лесах (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1992). В районе исследования *Dianthus superbis* образует небольшие ЦП (площадью 120-350 м<sup>2</sup>) на суходольных (описание сообщества приведено выше) и пойменных лугах. Пойменный луг в месте обитания вида сформирован на пойменной дерновой песчаной слаборазвитой почве на аллювиальных отложениях. На нём произрастает 36 видов сосудистых трав с

общим проективным покрытием 100%. Высота их основной массы – 50-70 см. В травостое преобладают *Galium mollugo*, *G. boreale* и *Equisetum arvense* с проективным покрытием 8-12 % (sp), встречается *Rosa majalis* (высотой 50-60 см), который занимает около 2 % площади. Луг на протяжении многих лет используется как сенокосное угодье. В данных сообществах *D. superbus* – весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое длиннокорневищное растение, вегетативно-подвижное, полицентрическое, с семенным и вегетативным возобновлением. Зрелые генеративные растения имеют от трёх до 20 ортотропных вегетативно-генеративных побегов 35-50 см высотой и более десяти дициклических плагиотропных вегетативных, заканчивающихся розеткой листьев (Рисунок 26 в). Из пазушных почек листьев розетки на второй год вегетации формируются ортотропные вегетативно-генеративные побеги, отмирающие после плодоношения. Стебли плагиотропных побегов, покрываясь листовым опадом и аллювиальными отложениями, становятся эпигеогенными удлинёнными корневищами. *D. superbus* можно одновременно относить к полурозеточным гемикриптофитам и к корневищным геофитам, так как часть его почек возобновления расположена у поверхности почвы, покрытая листовым опадом, а другая часть находится на корневищах под землёй.

*Crepis sibirica* и *Pulmonaria obscura* встречаются в ельниках-сероольшаниках и ельниках-осинниках (описания сообществ приведены выше) на речных склонах р. Северная Двина.

*C. sibirica* в центре своего ареала (в Сибири) – многолетнее растение 50-150 см высотой с коротким толстым корневищем с утолщенными корнями. Произрастает в лесах, на опушках, лугах, полянах, среди кустарников (Флора Сибири, 1997). В сообществах района исследования *C. sibirica* – весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое, поликарпическое, короткокорневищное, вегетативно-неподвижное, моноцентрическое растение с семенным способом возобновления. Это кистекорневое растение с укороченным эпигеогенным корневищем, нарастающим с апикальной стороны и отмирающим с базальной части (Рисунок 27 а).

*P. obscura* в восточноевропейских широколиственных лесах (в центре своего ареала) – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение с полурозеточными, монокарпическими, дициклическими побегами (в первый вегетационный сезон формируются розеточные побеги с тремя-пятью листьями, на следующий год на месте их формируются ортотропные генеративные побеги, отмирающие после плодоношения). Корневище эпигеогенное с междоузлиевыми придаточными корнями. *P. obscura* размножается семенами и вегетативно, на хорошо освещённых участках преобладает семенное возобновление, под пологом леса – вегетативное. Скорость вегетативного разрастания – четыре-пять см в год, промежуток времени между очередными актами вегетативного размножения составляет три-шесть лет (Смирнова, 1978). В сообществах района исследования *P. obscura* имеет сходную с выше описанной биоморфу. Это весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение, вегетативно малоподвижное, неявнополицентрическое, с семенным и вегетативным возобновлением. В ходе исследования установлено, что в ЦП, расположенной на границе ельника-осинника и разнотравно-злакового луга, где лучше условия освещения, значительно выше интенсивность семенного возобновления, чем в ельнике-сероольшанике с сомкнутостью крон 0.6. Плотность проростков на границе леса и луга в 60 раз выше, чем в глубине леса (6.0 экз. /м<sup>2</sup>, и 0.1 экз. / м<sup>2</sup> соответственно).

*Libanotis sibirica* в Московской области, являясь обычным представителем разнотравья заливных и суходольных лугов, – монокарпическое, полурозеточное, многолетнее травянистое растение с одним или несколькими (в случае подрезки) полициклическими моноподиально нарастающими побегами, подземная часть которых превращается в вертикальное корневище, иногда называемое стеблекорень. Изредка у генеративных особей образуется одноглавый или (в случае подрезки) слабоветвистый каудекс. Стержневая корневая система имеет среднюю глубину залегания от 100 до 200 см (Былова, Тихомиров, 1978).

*L. sibirica* в районе исследования встречен в центральной части поймы р. Северная Двина (описание сообщества приведено выше), где обнаружена одна



крупная ЦП площадью более трёх га. В данном сообществе это весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое монокарпическое короткокорневищно-стержнекорневое вегетативно-неподвижное моноцентрическое растение с семенным способом возобновления. Взрослые генеративные растения имеют ортотропные вегетативно-генеративные побеги высотой 100-120 см и эпигеогенные вертикальные корневища с компактной зоной укороченных междоузлий, главный корень 50-70 см длиной (Рисунок 27 б, в).



а

б

в

Рисунок. 27. Полурозеточные гемикриптофиты: а – короткокорневищное кистекорневое растение *Crepis sibirica*; б, в – короткокорневищно-стержнекорневое растение *Libanotis sibirica* (б – надземный побег; в – подземная часть генеративного растения, представленная главным корнем и вертикальным корневищем с листовыми пазушными почками).

*Cenolophium denudatum* – многолетнее поликарпическое растение 50-120 см высотой с коротким корневищем и придаточными корнями. Стебли ветвистые в верхней части, слегка согнутые в узлах. Произрастает на пойменных лугах, иногда слегка засоленных, в зарослях кустарников, по опушкам лиственных лесов (Флора СССР, 1950; Флора Сибири, 1996).

В районе исследования вид встречается на прирусловой части поймы и бечевнике р. Северная Двина. Это весенне-летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое стержнекорневое каудексное или длиннокорневищно-стержнекорневое, моноцентрическое вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления. На прибрежном пойменном лугу растения образуют стержнекорневую биоморфу с многоглавым надземным каудексом. Их главный корень имеет длину более одного метра и толщину один-два см (Рисунок 28 а, б). Луг, где произрастает *C. denudatum*, сформирован на дерновой маломощной почве на аллювиальных наносах. В сообществе произрастает 38 видов сосудистых травянистых растений. Средняя высота травостоя – 50 см, проективное покрытие – 100 %. Доминируют *Galium boreale* и *Rumex acetosa* с проективным покрытием 12-15 % (sp). На бечевнике произрастают длиннокорневищно-стержнекорневые растения с эпигеогенным корневищем длиной около 20 см и главным корнем длиной 70-80 см (Рисунок 28 в, г).

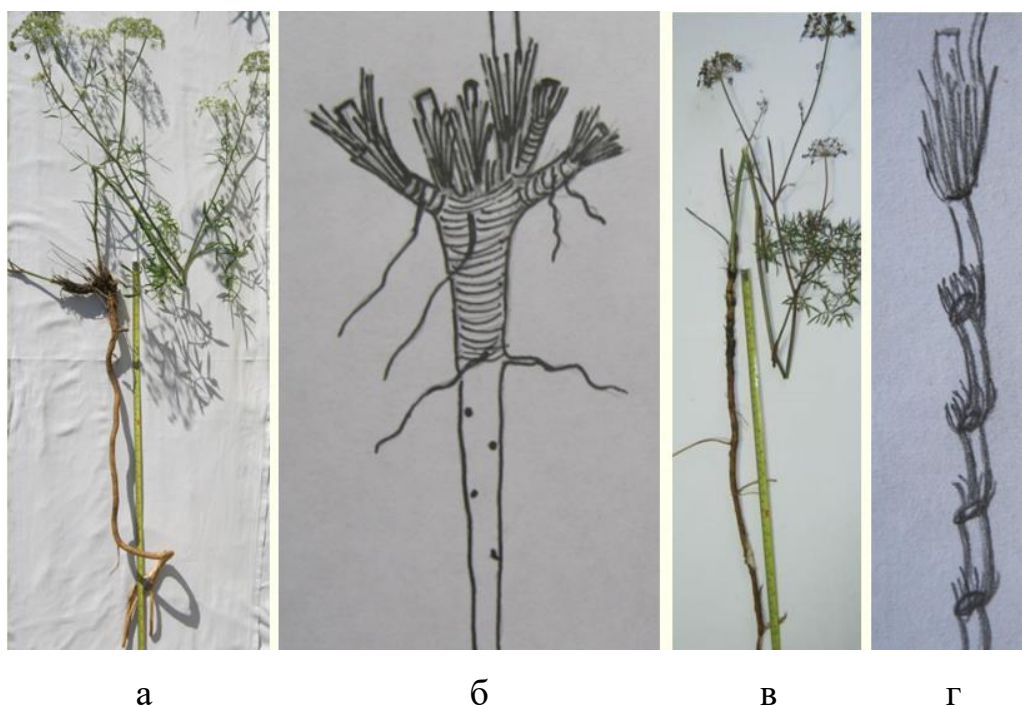


Рисунок 28. Биоморфы *Cenolophium denudatum*: а, б – стержнекорневая с многоглавым каудексом; в, г – вертикально-длиннокорневищно-стержнекорневая.

На образование вынужденной длиннокорневищной биоморфы у данного вида в условиях пойменного луга указывают и другие исследователи (Петрова, 2008). Растения *C. denudatum* данной биоморфы следует относить к геофитам. Появлению двух различных биоморф у данного вида способствовал ценотический фактор. На бечевнике реки стебли растений в базальной части ежегодно замываются слоем песка, в то время как растения на пойменном лугу, отделённом от русла реки широкой полосой ивовых зарослей, защищены от аллювиальных наносов, поэтому почки возобновления остаются на уровне почвы или несколько выше его.

*Tragopogon orientalis* в пределах своего основного ареала – двулетнее растение 30-100 см высотой, произрастающее на лугах, в лесах, на лесных полянах, в луговых степях (Флора Сибири, 1997). В районе исследования (на границе ареала) встречается в сообществах пойменного луга (описание одного из них, где он произрастает совместно с *Libanotis sibirica*, приведено выше), а также в сообществе суходольного луга, образуя разрозненные ЦП площадью около 10 га. Сообщество суходольного луга сформировано на дерново-среднеподзолистой тяжелосуглинистой почве на бескарбонатной морене (валунном суглинке). В данном сообществе произрастает 37 видов сосудистых трав; общее проективное покрытие травостоя — 100 %. Высота основной массы растений – 20-50 см. В травостое преобладает *Taraxacum officinale* с проективным покрытием 10 % (sp), рассеянно встречаются *Trifolium pratense*, *Picris hieracioides*. В границах ЦП имеется подрост *Pinus sylvestris* и *Picea abies* высотой 0.7–2.5 метра, занимающий в проекции на землю до 20 % площади. Луг в течение 20 лет не используется в сельскохозяйственных целях, в прошлом эта территория была занята пахотными угодьями. В данных сообществах *T. orientalis* – весенне-летне-зелёное двулетнее травянистое монокарпическое стержнекорневое растение с розеткой листьев и одним апогеотропным вегетативно-генеративным побегом с акротонным ветвлением, 80-90 см высотой, вегетативно-неподвижное, моноцентрическое, с семенным способом возобновления. Описания онтобиоморф прегенеративного периода приведены в разделе 4.2.



3) Прямостебельные гемикриптофиты (протогемикриптофиты): *Botrychium lunaria*, *Actaea erythrocarpa*, *Lithospermum officinale*, *Lotus corniculatus*, *Delphinium elatum*.

*Botrychium lunaria* – многолетнее растение от трёх до 25 см высотой. Вайи одиночные, их вегетативная часть отходит от середины черешка, спороносная часть дважды или трижды перистая. Растёт на суходольных лугах, лесных опушках, в разреженных смешанных лесах, на мелкокаменистых задернованных склонах, субальпийских лугах, тундрах, в разнотравных степях (Флора Сибири, 1988). В районе исследования встречается единичными экземплярами на геологическом обнажении «Аристово» в верхней части склона оврага северной экспозиции. В данных условиях *B. lunaria* имеет высоту пять-десять см, спороносные части вайи дважды перистые. Это многолетнее травянистое растение с укороченным вертикальным корневищем, моноцентрическое, вегетативно-неподвижное, размножается спорами.

*Actaea erythrocarpa* – растение до 80 (100) см высотой с прямостоячим или коленчато изогнутым, слабо ветвистым стеблем. Корневище от одного до двух см толщиной, многоглавое, с короткими ответвлениями и многочисленными придаточными корнями. Растёт в хвойных и лиственных лесах, на равнинах, по сопкам, склонам оврагов, задернованным берегам рек и ручьев, на скальных обнажениях, известняках (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1995). В районе исследования *A. erythrocarpa* произрастает в лесных сообществах (ельниках-сероольшаниках и ельниках-осинниках) на склоне р. Северная Двина. В данных сообществах это многолетнее весенне-летне-зелёное травянистое поликарпическое короткокорневищно-кисте корневое растение с одним ортотропным (в прегенеративном периоде коленчато изогнутым) монокарпическим побегом высотой 30-50 см, моноцентрическое, вегетативно-неподвижное. Корневище эпигеогенное с подузовыми кладогенными корнями, многоглавое, образовано основаниями симподиально нарастающих побегов возобновления и базальной частью стебля, закладывается в прегенеративный период в результате полегания базальной части стебля и контрактивности

придаточных корней, с возрастом увеличивается в толщину и незначительно в длину (Рисунок 29 а, б).



а

б

в

Рисунок 29. Короткокорневищно-кистекорневые гемикриптофиты: а – *Actaea erythrocarpa* (прегенеративная особь); б – *Actaea erythrocarpa* (генеративная особь); в – *Delphinium elatum* (протогемикриптофит-корневищный геофит).

*Delphinium elatum* – травянистое растение 80-150 и более (иногда до 350) см высотой с коротким корневищем, растёт по негустым, хвойным, смешанным и березово-осиновым лесам, на опушках, по берегам речек, на высокотравных субальпийских и суходольных лугах (Флора Сибири, 1993). В районе исследования *D. elatum* встречается в ельнике-сероольшанике на склонах лесной речки Павложье (описание сообщества приведено выше), имеет сходную с выше описанной биоморфу. В данных условиях это многолетнее весенне-летне-зелёное травянистое поликарпическое короткокорневищно-кистекорневое растение с одним ортотропным монокарпическим вегетативно-генеративным неразветвлённым побегом высотой 120-150 см (ветвится только генеративная часть растения у зрелых генеративных особей), моноцентрическое, вегетативно-

неподвижное. Корневище эпигеогенное с подузловыми придаточными корнями, образуется в результате контрактильной деятельности корней и замывания базальной части стебля аллювием. Обычно часть почек возобновления (чаще всего две) расположены на уровне почвы или немного выше, остальные почки находятся в почве (Рисунок 29 в). Таким образом, *D. elatum* одновременно является прямостебельным гемикриптофитом и корневищным геофитом.

*Lithospermum officinale* – травянистое растение со стержневым корнем, несущим один или несколько ветвистых в верхней половине стеблей 30-70 см высотой, растёт на остепненных лугах, лесных опушках, вдоль дорог, на залежах (Флора Сибири, 1997). В районе исследования вид выявлен на геологическом обнажении «Аристово», в верхней части речного склона, на границе ельника сероольшаника и суходольного луга, где обнаружена одна немногочисленная ЦП. Взрослые генеративные особи *L. officinale* – многолетние, поликарпические стержнекорневые растения с толстым одноглавым надземным каудексом, с одним-тремя ототропными побегами 130-150 см высотой, моноцентрические, вегетативно-неподвижные, с семенным способом возобновления (Рисунок 30 а).

*Lotus corniculatus* на суходольных лугах Московской области – многолетнее летне-зелёное травянистое поликарпическое длинностержнекорневое многоглавое каудексное растение. Вегетативные и генеративные побеги безрозеточные, апогеотропные и косоапогеотропные (Писковацкова, Михайловская, 1983). В районе исследования *L. corniculatus* произрастает на суходольных и заливных лугах, а также встречается на бечевнике реки на песчано-гравийном субстрате. В луговых фитоценозах имеет сходную с выше описанной биоморфу. На бечевнике реки *L. corniculatus* образует анизотропные вегетативные (пять-десять см длиной) и вегетативно-генеративные (20-25 см длиной) побеги. Это многолетнее летне-зелёное поликарпическое стержнекорневое растение с многоглавым подземным каудексом, который образован базальными участками побегов прошлых лет, замываемыми в период паводка наносным субстратом. Длина ответвлений каудекса (каудикул) зависит от глубины замывания, в среднем – один-два см (Рисунок 30 б). Данные условия обитания способствуют более ранней

партикуляции и быстрому старению особей. Это моноцентрическое, вегетативно-неподвижное растение с семенным способом возобновления.

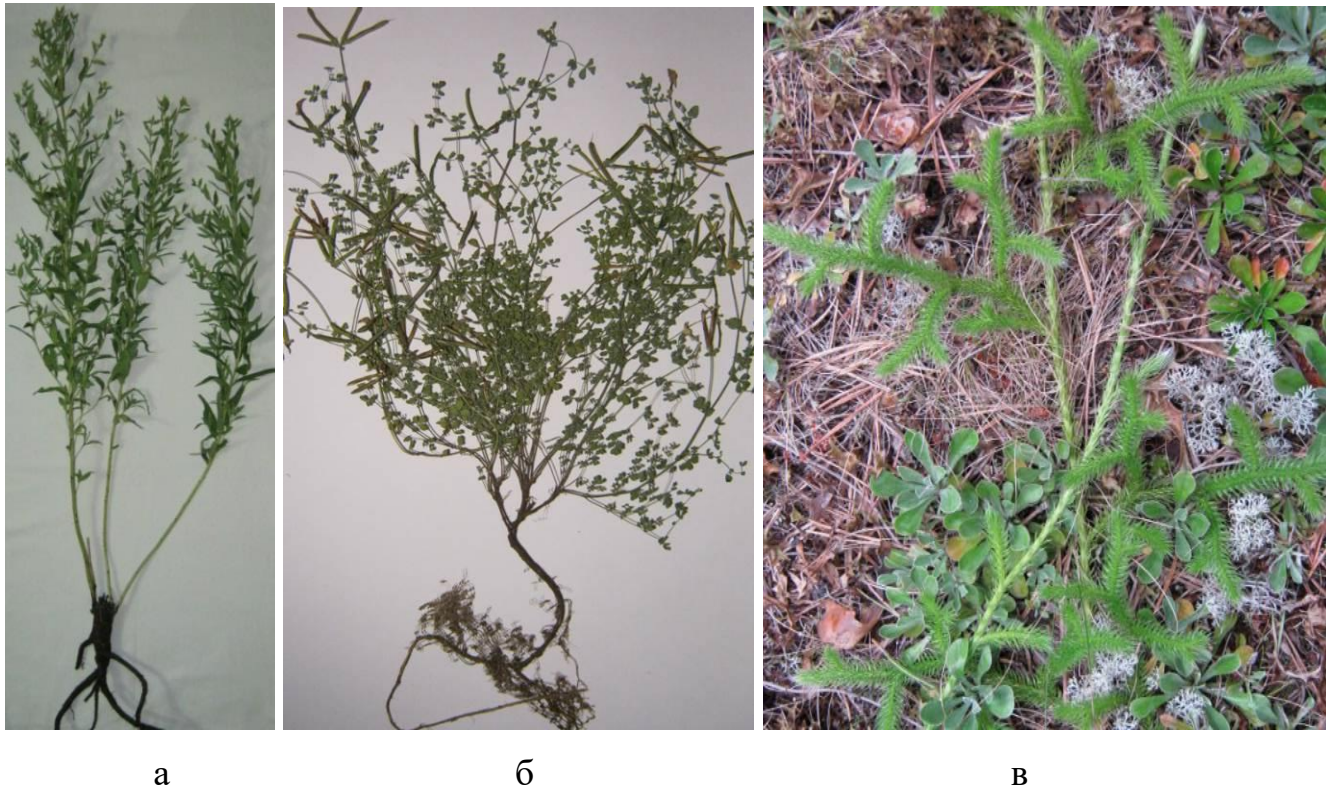


Рисунок 30. Биоморфы гемикриптофитов: а, б – стержнекорневые каудексные растения (а – *Lithospermum officinale* с одноглавым надземным каудексом, б – *Lotus corniculatus* с многоглавым подземным каудексом; в – наземноползучее споровое растение *Lycopodium clavatum*).

К гемикриптофитам также относится представитель Плауновидных *Lycopodium clavatum*. Это вечнозеленое травянистое растение с побегами двух типов (ползучими и прямостоячими, или восходящими). Ползучие побеги один-четыре метра длиной, прямостоячие или восходящие, густо облиственные, сильно ветвящиеся – высотой 10-15 см, укореняющиеся. Размножается спорами и вегетативно – путём отмирания старых участков побегов и образования новых. Растёт по мшистым лесам и заболоченным долинам рек (Флора Сибири, 1988). В районе исследования *L. clavatum* изредка встречается в сосняке лишайниковом (описание сообщества приведено выше), образует сходную с описанной биоморфу. Это многолетнее вечнозеленое наземноползучее травянистое растение,

явнополицентрическое, вегетативно подвижное, с вегетативным и споровым возобновлением (Рисунок 30 в).

**Криптофиты.** К криптофитам относится 31 изученное редкое растение. Среди них есть геофиты (коротkokорневищные (семь видов), длиннокорневищные (пять видов), корнеклубневые (четыре вида), луковичные (четыре вида), корневищно-луковичные (*Allium angulosum*, *A. schoenoprasum*), стеблеклубневое растение *Corydalis solida*, корневищно-корнеклубневое растение *Lathyrus tuberosus*, корневищно-столонное растение *Matteuccia struthiopteris*), гелофиты (*Cicuta virosa*, *Epilobium tetragonum*) и гидрофиты (гидрогемикриптофиты (*Oenanthe aquatica*, *Stratiotes aloides*), гидрогеофит *Nymphaea tetragona* и гидротерофит *Hydrocharis morsus-ranae*).

1) Коротkokорневищные геофиты: *Anemonoides altaica*, *Cacalia hastata*, *Cypripedium calceolus*, *Iris sibirica*, *Lathyrus pisiformis*, *Listera ovata*, *Senecio fluviatilis*.

*A. altaica*, *C. calceolus* и *L. ovata* – гипогеогенно-коротkokорневищные растения, *C. hastata*, *I. sibirica*, *L. pisiformis* и *Senecio fluviatilis* – эпигеогенно-коротkokорневищные.

*A. altaica* в центре своего ареала – многолетнее травянистое поликарпическое коротkokорневищное симподиально нарастающее растение, ранневесенний эфемероид. Самоподдержание ЦП осуществляется семенами и вегетативным путём – неглубокоомоложенными особями (Смирнова, 1987). Последний способ является господствующим, т.к. в естественных условиях *A. altaica* зацветает не ранее 10-12-летнего возраста (Рысина, 1973). Вид распространен в северных и северо-восточных областях европейской части России, где встречается в редколесьях, пойменных еловых лесах, на опушках, по берегам рек, в кустарниках и на известняках (Флора северо-востока европейской части СССР, 1976). В районе исследования он произрастает на склонах и дне оврага около геологического обнажения «Аристово». Овражно-лощинный луг с участием *A. altaica* сформирован на дерново-слабоподзолистой тяжелосуглинистой почве на бескарбонатной морене, имеющей слабокислую

среду (рН солевой вытяжки – 5.9), содержание гумуса – 4.2 %, подвижных форм фосфора и калия – 11 мг/кг и 92 мг/кг соответственно. В данном сообществе произрастает 40 видов сосудистых трав; общее проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота основной массы растений – 50-125 см. В травостое преобладают *Deschampsia cespitosa* и *Carex flava* с проективным покрытием 20-25 % (сop<sub>1</sub>). В границах ЦП имеется редкий подрост *Salix sp.* высотой 0.7–1.5 метра. В данном сообществе *A. altaica* имеет биоморфу, сходную с выше описанной. Это многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение с гипогенным корневищем с симподиальным нарастанием, несущим ортотропные вегетативно-генеративные побеги 15-18 см высотой и вегетативные побеги пять-десять см высотой, вегетативно малоподвижное, неявнополицентрическое, с семенным и вегетативным возобновлением (Рисунок 31 а).

*Cypripedium calceolus* в центре европейской части России – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение с прямостоячим стеблем 25-50 см высотой. Размножение семенное (на генеративных побегах чаще всего образуется два цветка) и вегетативное за счёт боковых спящих почек (Фардеева, 2002). Встречается по разреженным хвойно-лиственным, лиственным и реже хвойным лесам, опушкам, облесенным склонам, лесным полянам. Для вида характерны два экотопа: достаточно увлажнённые карбонатные почвы и лёгкие увлажнённые супесчаные почвы (Бакин и др., 2000). В районе исследования произрастает в ельнике-осиннике (описание сообщества приведено выше) совместно с *Viola collina*, образуя немногочисленные разрозненные ЦП. В данных условиях *C. calceolus* – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение с гипогенным корневищем, несущим ортотропные вегетативно-генеративные побеги 35-50 см высотой с одним цветком, вегетативно малоподвижное, неявнополицентрическое, с семенным и вегетативным возобновлением. В пределах ЦП нет крупных клонов, встречаются группы по два-три генеративных побега, есть имматурные особи семенного происхождения, имеющие розеточный побег из двух листьев.



*Listera ovata* – многолетнее летне-зелёное травянистое поликарпическое короткокорневищное растение высотой 20-70 см с коротким толстоватым корневищем с подземным ростом за счет боковой почки у основания цветоноса (Фардеева, Исламова, 2004). Размножается семенами, но чаще вегетативно (Варлыгина, 1995). В северных областях растёт на осоковых, сфагновых, пушицевых болотах, на заболоченных лугах, в кустарниках, осоковых березняках, высокотравных осинниках, травяно-сфагновых сосняках, сырых приручейных смешанных лесах (Флора северо-востока..., 1976; Флора Сибири, 1987). В районе исследования единично встречается на границе ельника-осинника и материкового заболоченного луга. В данном местообитании *L. ovata* – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение с гипогеемным корневищем и монокарпическим ортотропным вегетативно-генеративным побегом 55-60 см высотой (длина генеративной части около 25 см), неявнополицентрическое, вегетативно малоподвижное, с семенным и вегетативным возобновлением (Рисунок 31 б).

*Lathyrus pisiformis* – многолетнее растение высотой 50-100 см с длинным ветвистым корневищем. Стебли, почти прямостоячие, узкокрылатые, слегка цепляющиеся с помощью листовых усиков. Встречается в смешанных лесах, по опушкам, в зарослях кустарников (Флора СССР, 1948). В районе исследования *L. pisiformis* выявлен на материковом лугу, произрастает единичными экземплярами на границе луга и ельника-сероольшаника вдоль геологического обнажения «Аристово». В данных условиях это весенне-летне-зелёное, травянистое олигокарпическое короткокорневищное кисте корневое растение с монокарпическими анизотропными вегетативно-генеративными побегами и укороченным эпигеемным корневищем, главный корень рано отмирает, генеративный малолетник, моноцентрическое, вегетативно-неподвижное, с семенным способом возобновления (Рисунок 31 в).

*Iris sibirica* – короткокорневищное растение с прямостоячим стеблем до 110 см высотой. Размножается семенами и вегетативно (Красная книга Вологодской



области, 2004). Растёт по сырым берёзовым колкам и их опушках, по пойменным заболоченным и лесным лугам (Флора Сибири, 1987).



Рисунок 31. Биоморфы геофитов: а, б – неявнополицентрические гипогегенно-короткокорневищные растения (а – *Anemonoides altaica*; б – *Listera ovata*); в – моноцентрическое эпигегенно-короткокорневищное растение *Lathyrus pisiformis*.

В районе исследования вид встречается на закустаренном избыточно увлажнённом участке материкового луга, на котором произрастает 24 вида сосудистых трав с общим проективным покрытием 100 %. Высота их основной массы – 50-150 см. В травостое преобладают *Alopecurus pratensis* и *Equisetum arvense* с проективным покрытием 10-12 % (sp), встречается *Salix sp.* (высотой полтора-три метра) и *Rosa majalis* (высотой 50-60 см), которые занимают около 10 % площади. В данном сообществе *I. sibirica* – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное кисте корневое растение с эпигегенно-гипогегенным корневищем, ортотропными вегетативными и вегетативно-генеративными побегами 50-70 см высотой, вегетативно малоподвижное, неявнополицентрическое, с семенным и вегетативным возобновлением. Образует

клоны из пяти-семи вегетативно-генеративных побегов и 10-13 вегетативных (Рисунок 32 а, б).



а

б

Рисунок 32. *Iris sibirica*: а – клон, образованный вегетативными и генеративно-вегетативными побегами (начало июня); б – генеративно-вегетативный побег (середина июля).

*Cacalia hastata* – многолетний летнезеленый травянистый тонко-длинно-короткокорневищно-кистекарневой симподиально нарастающий поликарпик с удлиненным прямостоячим побегом высотой 60-210 см. Произрастает во влажных тенистых прирусловых, приручьевых, долинных хвойных и мелколиственных лесах и кустарниковых зарослях, пойменных высокотравных лугах и осоковых болотах, а также лесных опушках и полянах (Флора Сибири, 1997).

*Senecio fluviatilis* – многолетнее травянистое растение с прямыми стеблями, в верхней части обычно ветвистыми, 40-160 (200) см высотой, с ползучим корневищем. Растёт по берегам водоёмов, окраинам болот, на заливных лугах, в пойменных ивняках и кустарниках (Флора СССР, 1961; Флора Сибири, 1997).

В районе исследования *C. hastata* и *S. fluviatilis* встречаются в ельнике-сероольшанике на склонах лесной речки Павложье (описание сообщества

приведено выше), *C. hastata* произрастает также в ельнике-осиннике на дне оврага. Они имеют сходные с выше описанными биоморфы. В данных условиях это многолетние весенне-летне-зелёные травянистые поликарпические короткокорневищные кистекарневые растения с одним ортотропным монокарпическим вегетативно-генеративным побегом высотой 120-150 см (ветвится только генеративная часть побега), моноцентрические, вегетативно-неподвижные. Корневище у данных видов – смешанное (эпигеогенно-гипогеогенное) с междуузлевыми кладогенными корнями: его эпигеогенная часть образуется в результате контрактильности и засыпания опадом или замывания аллювием нижней части стебля надземного побега, укороченная гипогеогенная часть развивается из почки, расположенной на эпигеогенном корневище (Рисунок 33 а, б).



а

б

Рисунок 33. Короткокорневищные кистекарневые геофиты с укороченным эпигеогенно-гипогеогенным корневищем: а – *Cacalia hastata*; б – *Senecio fluviatilis*.

2) Длиннокорневищные геофиты: *Clinopodium vulgare*, *Galium verum*, *Lactuca sibirica*, *Origanum vulgare*, *Saponaria officinalis*.

*Clinopodium vulgare* – многолетнее травянистое корневищное растение с прямыми или приподнимающимися неветвистыми стеблями 30-60 см высотой. Растёт в светлых, преимущественно лиственных, лесах, в кустарниках, на склонах и в долинах рек, на известняках (Флора СССР, 1954; Флора Сибири, 1997).

*Origanum vulgare* – многолетнее травянистое корневищное растение с прямыми, полегающими, часто при основании разветвленными стеблями 30-60 (90) см высотой. Растёт на суходольных, пойменных, лесных и степных лугах, в разреженных хвойных и берёзовых лесах, по опушкам и в зарослях кустарников (Флора СССР, 1954). В разных сообществах изменяет биоморфу от короткокорневищной рыхлокустистой до длиннокорневищной полуразвёрнутокустистой (Нухимовский, Черкасов, 1987). Корневище эпигеогенное, образуется за счёт втягивания плагиотропной части стебля в почву. Размножается вегетативно (начиная с ювенильной стадии) и семенами (Подгаевская, 2002).

*C. vulgare* и *O. vulgare* в районе исследования совместно произрастают на суходольном разнотравно-злаковом полидоминантном лугу, выступая в роли содоминантов. Луг сформирован на дерновой маломощной тяжелосуглинистой почве на бескарбонатной морене. В сообществе произрастает 32 вида сосудистых трав. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 25-65 см. Среди злаков доминирует *Alopecurus pratensis* (проективное покрытие – 5%), из разнотравья – *C. vulgare*, *O. vulgare*, *Alchemilla vulgaris*, *Galium mollugo* (проективное покрытие – 12-15 %). Единично представлен *Rosa majalis* и подрост *Alnus incana*. Луг около 20 лет назад был сенокосным угодьем, в настоящее время посещается только лосями. В данном сообществе *C. vulgare* и *O. vulgare* – многолетние травянистые поликарпические в генеративном состоянии длиннокорневищные (в виргинильном длиннокорневищно-стержнекорневые) растения с эпигеогенно-гипогеогенными плагиотропными корневищами с узловыми придаточными корнями, вегетативно-подвижные, явнополицентрические. Апогеотропные и анизотропные вегетативно-генеративные побеги *Clinopodium vulgare* имеют высоту 15-25 см (Рисунок 34 а),



у *Origanum vulgare* – 25-35 см (Рисунок 34 б). Оба вида размножаются преимущественно вегетативным способом. Молодые особи семенного происхождения при маршрутном исследовании ЦП не обнаружены.



Рисунок 34. Длиннокорневищные геофиты: а – *Clinopodium vulgare*; б – *Origanum vulgare*.

*Lactuca sibirica* в условиях Вологодской области – многолетнее корневищное растение до 70 см высотой с прямостоячим стеблем, ветвистым в верхней части. Размножается вегетативно и семенами. Растёт по берегам рек, в зарастающих карьерах с водоёмами, на низинных лугах и в кустарниках, в мелколиственных заболоченных лесах одиночно или небольшими группами до пяти особей (Красная книга Вологодской области, 2004). В районе исследования выявлено одно местонахождение вида – на песчаном откосе правого берега р. Северная Двина. В данных условиях это травянистое поликарпическое многолетнее длиннокорневищное растение с монокарпическими ортотропными вегетативно-генеративными побегами высотой 55-60 см, явнополицентрическое, вегетативно-подвижное, с семенным и вегетативным возобновлением. Корневище смешанное (эпигеогенно-гипогеогенное), его эпигеогенные побеги образуются

путём замывания в период наводнения базальной части стебля растения аллювием, побеги гипогеогенного происхождения развиваются из почек на эпигеогенном корневище (Рисунок 35 а, б).

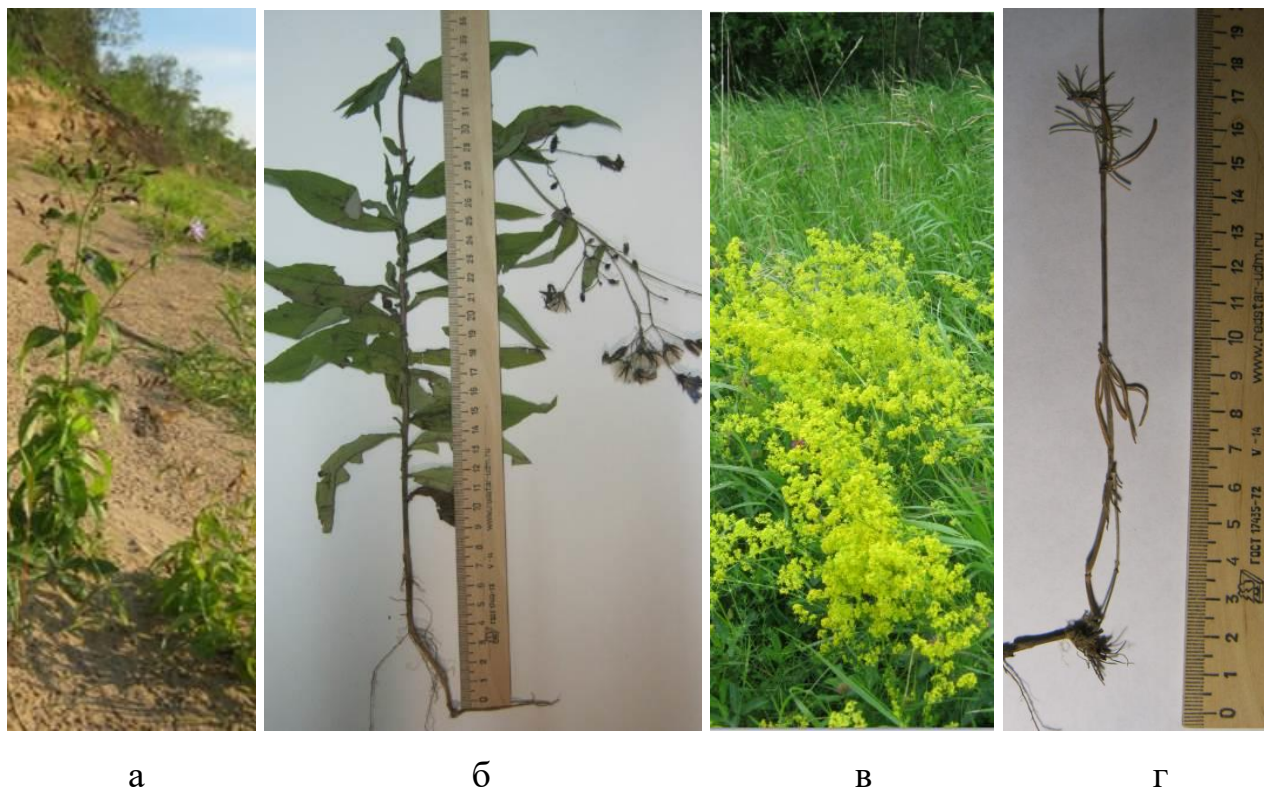


Рисунок 35. Длиннокорневищные геофиты: а, б – биоморфа *Lactuca sibirica* на песчаном откосе р. Северная Двина; в, г – биоморфа *Galium verum* на прирусловой пойме р. Северная Двина.

*Galium verum* – многолетнее растение с простыми или разветвленными прямостоячими стеблями до 80 см высотой. В Сибири встречается на лесных лугах, покосах, опушках лесов, залежах, по каменистым берегам рек, в степях, на остепненных горных склонах (Флора Сибири, 1996). В районе исследования образует разрозненные ЦП на пойменных и суходольных лугах. Это летне-зелёное, травянистое поликарпическое многолетнее, в генеративном состоянии длиннокорневищное (в виргинильном длиннокорневищно-стержнекорневое) растение с монокарпическими апогеотропными и анизотропными вегетативно-генеративными побегами высотой 70-80 см, с погружённым шишковидным каудексом, от которого отходят гипогеогенные корневища с надузловыми придаточными корнями (главный корень отмирает во взрослом состоянии),

явнополицентрическое, вегетативно-подвижное, с семенным и вегетативным возобновлением (Рисунок 35 в, г).

*Saponaria officinalis* на суходольных лугах (в Республике Марий Эл) – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение, имеет многочисленные генеративные и вегетативные побеги высотой 30-90 см. Корневище моноподиально нарастающее, ползучее, узловатое, сильноветвистое, с множеством придаточных корней. Побеги ортотропные, удлинённые, моноциклические (Ведерникова, 2002). Может произрастать в экотонных сообществах (на опушках, среди кустарников), на пойменных лугах, по песчаным берегам водоёмов, на щебнистых и галечных откосах, а также в рудеральных сообществах (возле жилья, на полях и в огородах) (Зимин, 1992; Попов, 1992).

В районе исследования выявлено одно местообитание *S. officinalis* на затопляемом в период весеннего паводка песчаном склоне левого берега р. Северная Двина, где вид образует крупную ЦП (около 0.5 га). В условиях данного местообитания *S. officinalis* – травянистое поликарпическое многолетнее длиннокорневищное растение с монокарпическими ортотропными вегетативно-генеративными побегами высотой 45-60 см, явнополицентрическое, вегетативно-подвижное, с семенным и вегетативным возобновлением. Генеративные особи имеют эпигеогенно-гипогеогенные корневища более 20 см длиной, с надузловыми кладогенными корнями. Эпигеогенная часть корневища образуется в результате полегания стеблей и замывания их аллювием в период наводнения, гипогеогенные побеги развиваются из почек на эпигеогенном корневище (Рисунок 36 а). Растения образуют клоны из десяти и более вегетативных и вегетативно-генеративных побегов. Особи семенного происхождения в ЦП встречаются крайне редко. Длиннокорневищную биоморфу *S. officinalis* можно рассматривать как одну из адаптаций этого вида к произрастанию в условиях данного местообитания.

### 3) Корневищно-корнеклубневой геофит *Lathyrus tuberosus*.

*L. tuberosus* в центре своего ареала – корневищный многолетник с разветвленным, тонким корневищем с клубневидно утолщенными,



веретеновидными или почти шаровидными корнями. Стебли 25-100 см длиной, от основания ветвистые, восходящие или простертые, цепляющиеся с помощью листовых усиков. Растёт на лугах, в степях, по берегам рек, на залежах и в посевах (Флора СССР, 1948; Флора Сибири, 1994).



а

б

Рисунок 36. Длиннокорневищные геофиты с эпигеогенно-гипогеогенными корневищами: а – корневище *Saponaria officinalis* (начало июля); б – корневище с корневыми клубнями *Lathyrus tuberosus* (конец июля).

В районе исследования изредка встречается на прирусловой части поймы р. Северная Двина. Пойменный луг в местонахождении ЦП *L. tuberosus* сформирован на дерновой маломощной среднесуглинистой почве на аллювиальных отложениях. В сообществе произрастает 24 вида сосудистых трав. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 70 см. Доминируют *Bromopsis inermis* и *Pimpinella saxifraga* с проективным покрытием – 12-15 % (sp). Луг служит сенокосным угодьем. В данном сообществе *L. tuberosus* – многолетнее травянистое поликарпическое длиннокорневищно-корнеклубневое

растение с эпигеогенно-гипогеогенным корневищем и ортотропными или анизотропными, цепляющимися с помощью усиков вегетативными и вегетативно-генеративными побегами высотой 40-50 см. Эпигеогенная часть корневища анизотропная, она образуется в результате полегания и замывания базальной части стебля аллювием, его гипогеогенная часть плагиотропная, с редкими узловыми придаточными корнями. Некоторые из них, обычно расположенные на эпигеогенном корневище ближе к стеблю, веретеновидно утолщены. Диаметр корнеклубней от одного до полутора см. Это вегетативно-подвижное, явнополицентрическое растение с семенным и вегетативным возобновлением (Рисунок 36 б).

4) корнеклубневые геофиты: *Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*.

*D. cruenta* – многолетнее травянистое растение 15-38 см высотой с двух-четырёх-раздельным корневым клубнем. В Вологодской области встречается на ключевых и низинных болотах, на глинистых, плохо аэрируемых, богатых гумусом, слабокислых, сильноувлажнённых почвах, на сырых заболоченных и пойменных лугах, по берегам водоёмов. В районе исследования образует разрозненную ЦП площадью около одного га с численностью 75 особей на овражно-лощинном лугу (описание сообщества приведено выше), имеет биоморфу, сходную с выше описанной (Рисунок 37 а).

*D. fuchsii* – многолетнее травянистое растение с пальчатолопастным клубнем с двумя-шестью вытянутыми корневидными окончаниями и придаточными корнями. Стебель 20-80 см высотой. В природных условиях размножается практически исключительно семенами, отличается высокой семенной продуктивностью (20-56 тысяч семян на одну особь) (Вахрамеева, 2000). В Вологодской области произрастает в разреженных хвойных и смешанных лесах с негустым травяным покровом, на низинных и суходольных лугах, нередко встречается по мало посещаемым лесным дорогам (Филиппов, 1994). В районе исследования встречается небольшими группами (до десяти особей) в ельнике-сосняке зеленомошном (описание сообщества приведено выше) вдоль

заброшенных дорог, имеет биоморфу, сходную с выше описанной.



а

б

в

Рисунок 37. Корнеклубневые геофиты: а – *Dactylorhiza cruenta* (начало июня); б – *Gymnadenia conopsea* (конец июня); в – *Platanthera bifolia* (молодой (белый) и прошлогодний (коричневый) стеблекорневые тубероиды, середина августа).

*Gymnadenia conopsea* – многолетнее травянистое растение с монокарпическим побегом от 25 до 65 см высотой, в течение вегетационного сезона у одного растения можно наблюдать два клубня (молодой клубень с почкой возобновления будущего года расположен немного выше старого). Размножается преимущественно семенами. Растёт на влажных лугах, сфагновых болотах, во влажных лесах, на суходольных лугах (Омельчак, Дьячкова, 2002). В районе исследования встречается небольшими группами из трёх-пяти особей на суходольном лугу на границе с ельником-осинником (описание сообщества приведено выше), имеет биоморфу, сходную с выше описанной (Рисунок 37 б).

*Platanthera bifolia* – многолетнее травянистое растение с прямостоячим стеблем 25-60 см высотой с двумя сближенными листьями и веретеновидными корневыми клубнями (стеблекорневыми тубероидами), образованными из

придаточных корней. Ко времени цветения у особи два корневых клубня: один – молодой, другой – старый (прошлогодний). Многолетность растения обеспечивается почти полным обновлением всей особи за счёт образования замещающих корневых клубней (по одному каждый год, т. е. коэффициент вегетативного размножения равен 1:1). Размножение семенное, средняя продуктивность одной особи около 60 тысяч семян. В Московской области *P. bifolia* встречается в ельниках-зеленомошниках (преимущественно близ «окон»), березняках, елово-берёзовых лесах, в сосняках, на лугах и вырубках (Царевская, 1975). В районе исследования единично встречается в ельнике-сосняке с участием берёзы (описание сообщества приведено выше), имеет биоморфу, сходную с выше описанной (Рисунок 37 в).

По классификации И.Г. Серебрякова (1962) *D. cruenta*, *D. fuchsii*, *G. conopsea* и *P. bifolia* относятся к классу наземных травянистых поликарпических растений, подклассу клубнеобразующих травянистых многолетников, группе корнеклубневых многолетников. И.В. Татаренко (1996) относит *D. cruenta*, *D. fuchsii* и *G. conopsea* к жизненной форме вегетативного однолетника с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом, *P. bifolia* – к жизненной форме вегетативного однолетника с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом. Е.С. Смирнова (1990) относит любку двулистную к клубневым розеточным растениям, однако, это мнение, видимо, ошибочно. Поскольку нижняя часть стеблекорневого тубероида функционирует как корень, его нельзя считать клубнем (видоизменением побега). По классификации О.В. Смирновой (Ценопопуляции..., 1976) все четыре вида относятся к моноцентрическим, вегетативно-неподвижным растениям.

5) Луковичные геофиты: *Allium oleraceum*, *Gagea granulosa*, *G. lutea*, *G. minima*.

*A. oleraceum* – многолетнее травянистое луковичное растение, высотой 20-60 см, с луковичками (пазушными почками с утолщенными, мясистыми листочками) в области соцветия. Подземная луковица одиночная, яйцевидная, около одного см в диаметре. Размножается преимущественно луковичками, реже семенами. Растет в разреженных дубовых лесах, на лесных полянах, в луговых

степях, на меловых холмах (Флора СССР, 1935). В районе исследования произрастает в сообществе пойменного луга (описание луга приведено выше), где его ЦП перекрываются с ЦП *Tragopogon orientalis*. Имеет биоморфу, сходную с выше описанной. Это травянистое поликарпическое многолетнее луковичное растение, луковица многолетняя моноподиально нарастающая, туникатная, с ежегодно обновляющимися чешуями (Рисунок 38 а, б). Старые чешуи и нижняя часть донца отделяются и постепенно отмирают, при этом донце разрушается значительно медленнее. По числу отслоившихся донцев можно узнать возраст луковицы, в данном сообществе были собраны луковицы восьмилетнего возраста (с восьмью отмершими донцами).

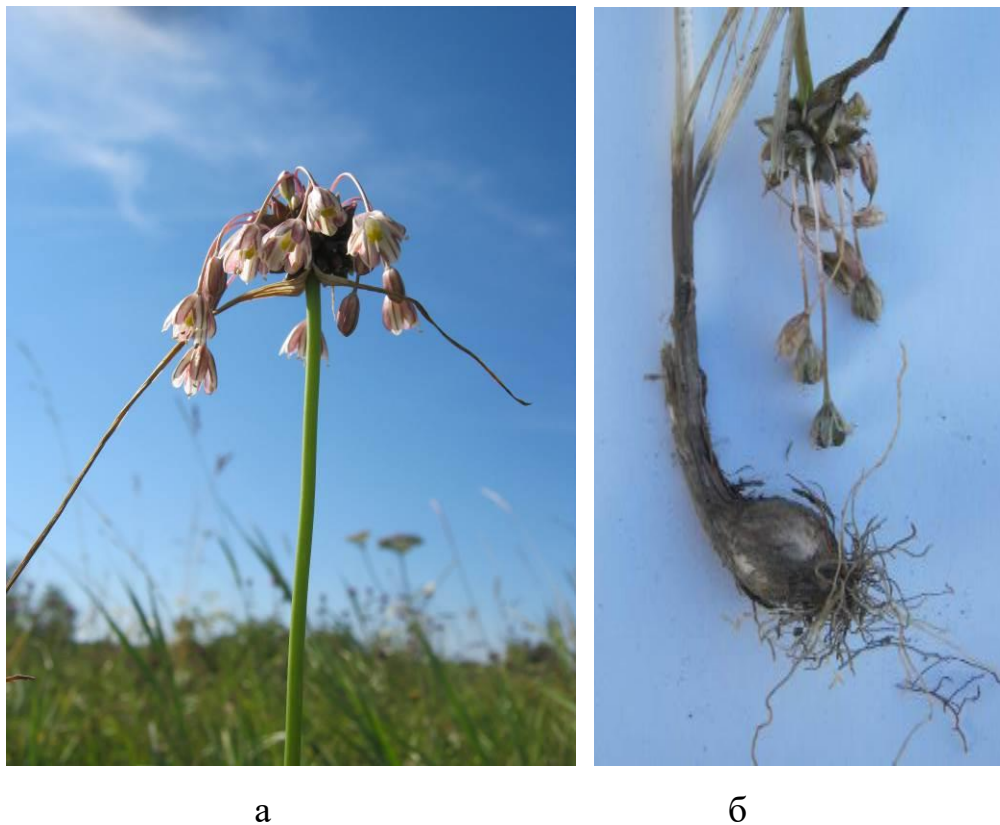


Рисунок 38. Луковичный геофит *Allium oleraceum*: а – соцветие с цветками и луковичками (конец июля); б – многолетняя подземная луковица, луковички и плоды (конец сентября).

Растение моноцентрическое, вегетативно неподвижное, с преимущественно вегетативным возобновлением (с помощью луковичек). Семенное возобновление, видимо, происходит крайне редко: прегенеративные особи семенного

происхождения в ходе маршрутного исследования ЦП не обнаружены (Кононова, 2014а).

*Gagea granulosa* – многолетнее луковичное растение с одной большой луковицей (5-8 мм), которую при основании опоясывают многочисленные мелкие (1-2 мм). Прикорневой лист 5-12 мм шириной, линейно-ланцетный, плоский. Стебель 8-30 см высотой. Эфемероид. Растёт на лесных лугах, залежах, в парках и огородах. Обилён на участках с богатой почвой. *G. minima* отличается от *G. granulosa* более мелкими размерами и узким прикорневым листом (2-3 мм). Эфемероид. Растёт на влажных и свежих гумусных почвах: по лесам, кустарниковым зарослям, на аллювиальных лугах (Флора СССР, 1935, Флора Сибири, 1987).

*Gagea lutea* – многолетнее травянистое луковичное растение. Луковица небольшая, продолговато-яйцевидная, прикорневой лист плоский, широко ланцетный, 7-15 мм шириной, к вершине оттянутый, с колпачком, стебель высотой 10-30 см. Эфемероид. Растёт в лесах, рощах и густых кустарниках (Флора СССР, 1935).

Все три вида – многолетние травянистые олигокарпические луковичные растения, начиная со второго года жизни нарастают симподиально. Луковицы у всех трёх видов туникатные, состоят из запасяющей чешуи и влагалища ассимилирующего листа, в базальной части луковиц расположен пучок придаточных корней. Надземный побег представлен одним, реже двумя розеточными ассимилирующими листьями и цветоносом. Замещающая луковица развивается у всех видов в пазухе первого ассимилирующего листа. Кроме того, у генеративных особей *G. minima* в пазухе второго ассимилирующего листа, обычно с редуцированной пластинкой, развивается более мелкая дочерняя луковица. У генеративных особей *G. granulosa* в пазухе чешуевидного листа коллатерально закладывается до 12 дочерних луковичек. У всех трёх видов есть два варианта циклов воспроизведения: семенами и глубокоомоложенными вегетативными зачатками. *G. lutea* размножается вегетативно только в прегенеративном периоде, *G. minima* и *G. granulosa* – в течение всего онтогенеза.

В прегенеративном периоде у них развиваются в разном количестве дочерние луковицы. Потенциальная вегетативная продуктивность одной особи за весь период онтогенеза у *G. minima* – 20 луковиц, *G. lutea* – 22 луковицы, *G. granulosa* – 63 луковицы (Смирнова, 1987).

В районе исследования *G. minima* и *G. granulosa* образуют небольшие ЦП (площадью около 200 м<sup>2</sup>) на разнотравно-злаковом суходольном лугу, сформированном на дерновой маломощной среднесуглинистой почве на бескарбонатной морене. В сообществе произрастает 31 вид сосудистых трав. Травостой ненарушенный (проективное покрытие – 100 %). Высота его основной массы – 70-85 см. Доминируют *Elitrigia repens* и *Galium mollugo* с проективным покрытием – 16–25% (сор<sub>1</sub>). В границах ЦП единично встречается подрост *Alnus incana*, *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris* высотой 4-5.5 м. Луг в последние 30 лет не используется в сельскохозяйственных целях, в прошлом он был пахотным угодьем.

*G. lutea* образует небольшие компактные клоны на овражно-лощинном лугу. В данном сообществе произрастает 30 видов сосудистых трав; общее проективное покрытие травостоя – 100%. Высота его основной массы – 90 см. В травостое преобладает *Elymus caninus* с проективным покрытием 30 % (сор<sub>2</sub>), разреженно встречается *Rosa majalis* и подрост *Alnus incana* высотой два метра.

Произрастая в данных сообществах *G. granulosa*, *G. lutea* и *G. minima* имеют сходные с выше описанными биоморфы (Рисунок 39 Аа, Бб, Вв). Это травянистые поликарпические многолетние луковичные растения, моноцентрические, вегетативно неподвижные с преимущественно вегетативным возобновлением (с помощью луковичек). Размножение семенами, вероятно, происходит крайне редко: большинство генеративных растений отмирает, не образуя плодов, завязавшиеся плоды, как правило, содержат недоразвитые и незрелые семена (Кононова, 2014б).

б) Корневищно-луковичные геофиты: *Allium angulosum*, *A. schoenoprasum*.

*A. angulosum* в Сибири – многолетнее луковичное растение с ветвистым горизонтальным корневищем, с прямостоячим, угловатым, тонким стеблем 26-60



см высотой, с рыхлым зонтиком. Листья в числе 5-6 скучены у основания стебля. Луковицы конически-цилиндрические, 0.5-0.75 см в диаметре. Растёт на пойменных лугах, в берёзовых колках (Флора Сибири, 1987; Фризен, 1988). В Вологодской области произрастает преимущественно в сообществах пойменных лугов низкого уровня и по берегам водоемов (Орлова, 1993).

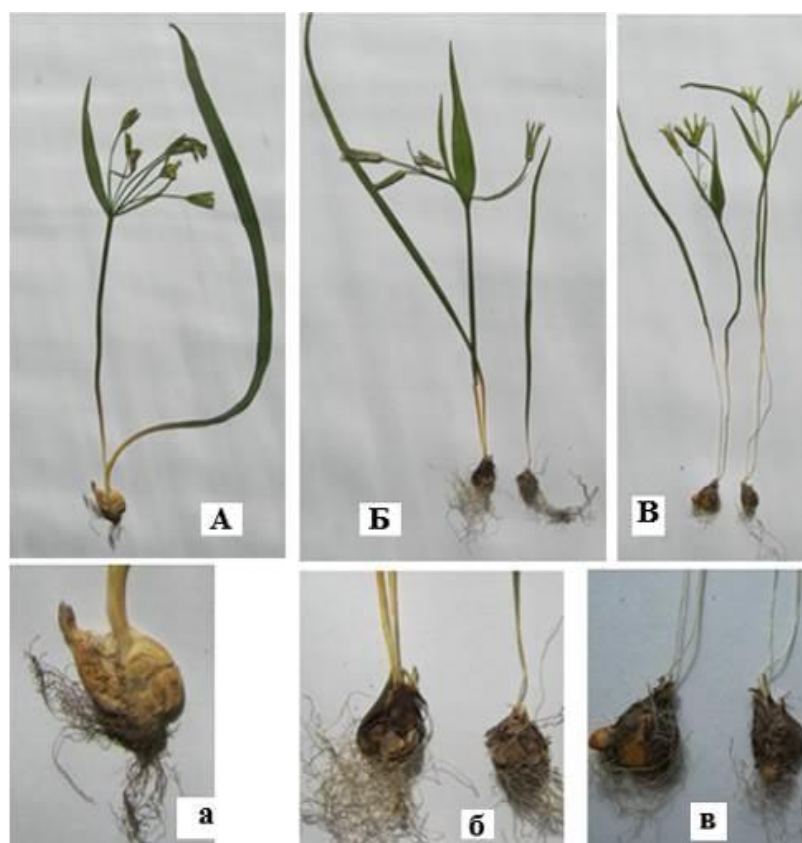


Рисунок 39. Луковичные геофиты: А, а – *Gagea lutea*; Б, б – *Gagea granulosa*; В, в – *Gagea minima*.

*A. schoenoprasum* в Сибири – многолетнее луковичное растение с прямым дудчатым стеблем до 50 см высотой, с густым зонтиком. Листья в числе одного-двух. Луковицы продолговато-яйцевидные, 0.75-1 см в диаметре, сидят по одной или несколько на коротком корневище. В разных районах Сибири (на Алтае, в Красноярском крае, на севере Якутии) встречаются также очень низкорослые растения (10-20 см высотой) с тонкими стеблями и листьями (до двух мм в диаметре) и мелкими малоцветковыми соцветиями. Различия в морфологии у растений, вероятно, обусловлены разными условиями их местообитания и в ряде

случаев – гибридизацией. Растёт на сырых лугах в долинах рек, на альпийских лугах, по берегам озёр и рек, на каменистых склонах (Флора Сибири, 1987; Фризен, 1988). В Вологодской области встречается на пойменных, реже материковых низинных лугах, берегам рек (Орлова, 1993).

В районе исследования *A. angulosum* и *A. schoenoprasum* на пойменном лугу, сформированном на дерновой маломощной среднесуглинистой почве на аллювиальных отложениях. Проективное покрытие травостоя в месте нахождения ЦП *A. angulosum* – 100 %. Количество видов на 100 м<sup>2</sup> – 38. Средняя (максимальная) высота травостоя (см) – 51 (97). Доминируют виды *Galium boreale*, *G. mollugo*, *Rumex acetosa* с проективным покрытием 10-12 % (sp). Около 5 % площади ЦП занимает *Rosa majalis*. Имеет место рекреационная нагрузка в виде вытаптывания (рядом находится место для купания). ЦП *A. schoenoprasum* расположена в пределах ЦП *Tragopogon orientalis*, на участке пойменного луга, используемого, как сенокосное угодье (описание сообщества приведено выше). В данных сообществах *A. angulosum* и *A. schoenoprasum* имеют сходные с выше описанными биоморфы. Это травянистые поликарпические многолетние корневищно-луковичные растения с гипогеемным укороченным корневищем, моноцентрические, вегетативно неподвижные, с семенным и вегетативным возобновлением. Преобладает вегетативное размножение, прегенеративные особи семенного происхождения в ЦП встречаются редко (Рисунок 40 а). Генеративные особи *A. angulosum* представляют собой клоны, несущие от одного до 20 генеративных побегов и от одного до десяти вегетативных побегов высотой 35-60 см (Рисунок 40 б). *A. schoenoprasum* в зрелом генеративном состоянии образует клоны из 10-50 побегов высотой 40-50 см (Рисунок 40 в).

7) Стеблеклубневой геофит: *Corydalis solida*.

*C. solida* – многолетнее травянистое, олигокарпическое или поликарпическое клубневое растение. В популяциях этого вида господствует семенное возобновление, вегетативное размножение, не играющее существенной роли в самоподдержании популяций, отмечено в конце жизненного цикла (Смирнова, 1975). Массовое образование сенильных клонов было отмечено

только на северном пределе ареала этого вида, в Швеции, при этом семенное возобновление было подавлено (Ryberg, 1959).

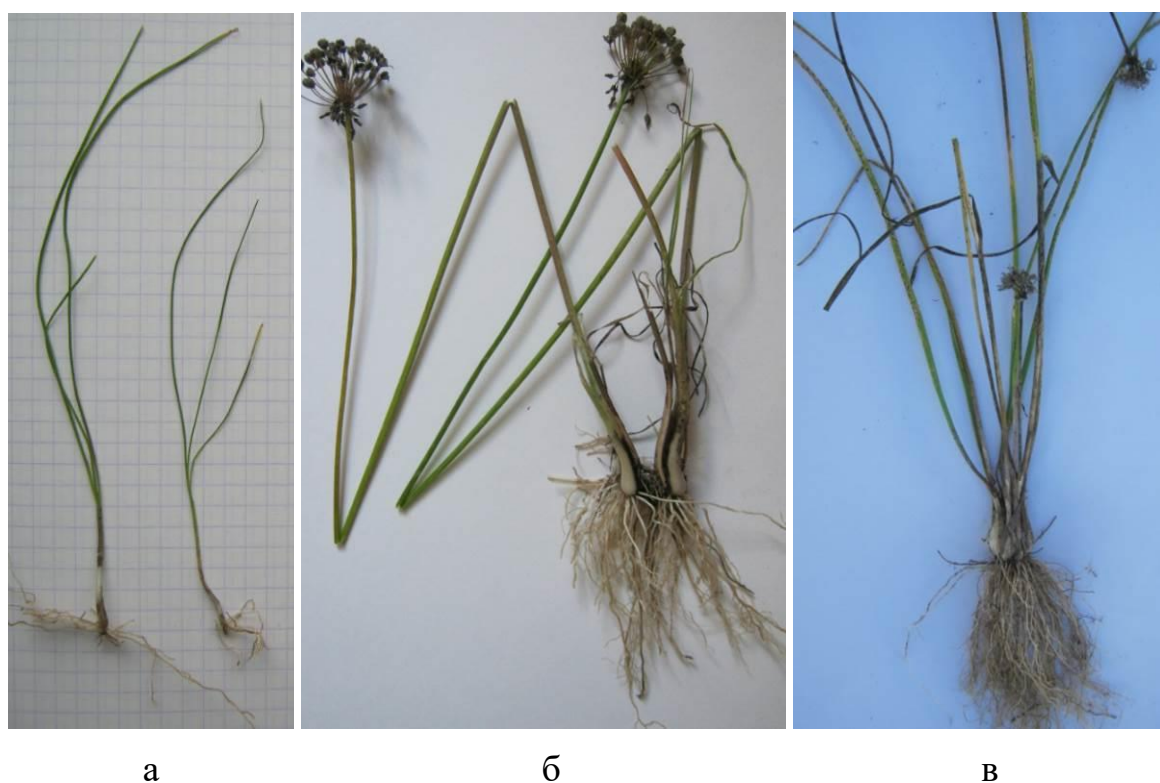


Рисунок 40. Корневищно-луковичные геофиты: а – *Allium angulosum* (прегенеративные особи, конец июня); б – *Allium angulosum* (генеративная особь, конец августа); в – *Allium schoenoprasum* (конец августа).

*C. solida* в центре своего ареала (в лесной и степной зоне Европы) встречается в мелколиственных светлых лесах, кустарниковых сообществах, на травянистых лужайках (Дорошенко, 2007). В районе исследования вид образует многочисленные ЦП, являясь временным доминантом, в сероольшанике разнотравном на дерновой маломощной среднесуглинистой почве на бескарбонатной морене. Древостой (высотой 5-7 м) образован *Alnus incana* с сомкнутостью крон – 0.6. Кустарниковый ярус разреженный, состоит из *Rosa majalis* и *Rubus idaeus*. Травостой сомкнутый (проективное покрытие 80 %), представлен 17 видами сосудистых растений. Доминирует *Urtica dioica* (высотой 100 см) с проективным покрытием 30 % (сop<sub>2</sub>). *C. solida* встречается также на суходольном лугу вдоль границы с ельником-осинником (описание сообщества

приведено выше) и пойменном лугу, сформированном на пойменной дерновой песчаной слаборазвитой почве на аллювиальных отложениях. В сообществе произрастает 31 вид сосудистых травянистых растений. Проективное покрытие травостоя – 100 %. Высота его основной массы – 120 см. Доминируют *Anthriscus sylvestris* и *Agropyron caninum* с проективным покрытием – 25–30 % (сор<sub>2</sub>). Луг в прошлом (15 лет назад) был сенокосным угодьем. Биоморфы *C. solida* во всех трёх сообществах сходна с выше описанной. Особи из разных фитоценозов имеют только количественные морфологические различия. Это травянистые поликарпические многолетние стеблеклубневые растения, моноцентрические, вегетативно неподвижные, с семенным возобновлением. В конце онтогенеза имеет место неспециализированная морфологическая дезинтеграция.

#### 8) Корневищно-столонный геофит *Matteuccia struthiopteris*.

*M. struthiopteris* – крупный папоротник с толстым вертикальным корневищем. Листья диморфные. Вегетативные стерильные фотосинтезирующие листья (трофофиллы) в Европе длиной до полутора метров, образуют воронку, в центре которой расположены спороносные листья (спорофиллы). Размножается спорами и с помощью столонов. Произрастает в сырых местах на дне оврагов, берегах лесных речек и ручьёв (Губанов, 2002). В районе исследования встречается на берегу ручья в ельнике-сероольшанике. В условиях данного сообщества *M. struthiopteris* – травянистое многолетнее растение с апогеотропными и клиноапогеотропными вегетативными вайями длиной один-полтора метра, апогеотропными спороносными вайями длиной полтора метра (появляются в сентябре, зимуют), толстым укороченным эпигеогенным корневищем с отходящими от него подземными столонами длиной 30-50 см, явнополицентрическое, вегетативно подвижное, с вегетативным и споровым возобновлением (Рисунок 41).

#### 9) Гелофиты: *Cicuta virosa*, *Epilobium tetragonum*.

*C. virosa* – растение до 120 (редко до 160) см высотой. Стеблекорень вертикальный, неветвистый, толстый, у взрослых экземпляров разделенный поперечными перегородками на камеры (у молодых может не быть полости),

несущий пазушные почки и шнуровидные придаточные корни. Стебли одиночные, прямые. Растёт на заболоченных берегах рек, озёр, ручьев, осоковых, сфагново-осоковых, кустарничково-осоковых, травяных болотах, марях, сырых лугах, в пойменных заболоченных лесах и зарослях кустарников, канавах, старицах (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1987).



Рисунок 41. Корневищно-столонный геофит *Matteuccia struthiopteris* (начало июня).

В районе исследования изредка встречается на заболоченных участках у подножия речного склона р. Северная Двина и берегах её притока – р. Шемогса. В данных сообществах совместно с *C. virosa* произрастают *Equisetum palustre*, *Carex acuta* и *Alisma plantago-aquatica*. *C. virosa* в условиях этих сообществ поликарпическое многолетнее короткокорневищное кисте корневое растение с ортотропным вегетативно-генеративным побегом высотой 40-50 см, с вертикальным укороченным корневищем, несущим многочисленные утолщенные придаточные корни, моноцентрическое, вегетативно неподвижное, с семенным возобновлением (Рисунок 42 а, б).





а

б

Рисунок 42. Гелофит *Cicuta virosa*: а – зрелая генеративная особь; б – каудекс генеративной особи.

*Epilobium tetragonum* – травянистый многолетник с прямым стеблем, обыкновенно сильноветвистым, 30-70 см высотой, слегка опушенный мелкими прижатыми волосками или почти голый, с четырьмя выдающимися в виде тонких ребер линиями, идущими от приросших краев листьев. При основании стебля осенью появляются короткие побеги, несущие на концах розетки с листьями. Обитает на ключевых болотах, пойменных лугах, по берегам рек (Флора СССР, 1949). В районе исследования встречается небольшими группами (по пять-семь особей) на бечевнике правого берега р. Северная Двина в местах выхода родников (Рисунок 43 а). Летне-зелёное, травянистое поликарпическое многолетнее короткокорневищно-стержне-кисте корневое растение с монокарпическими побегами, эпигеогенным укороченным корневищем, моноцентрическое, вегетативно-неподвижное, с преимущественно семенным возобновлением (Рисунок 43 б).

10) Гидрогемикриптофиты: *Oenanthe aquatica*, *Stratiotes aloides*.

*O. aquatica* – многолетнее растение с укороченным вертикальным корневищем с тонкими нитевидными корнями. Стебель одиночный, при основании утолщенный, сильно ветвистый. Подводные листья рассечены на

нитевидно удлиненные доли, нижние воздушные листья на длинных черешках, прочие – на коротких (Флора СССР, 1950).



Рисунок 43. *Epilobium tetragonum*: а – местообитание вида; б – осенняя короткокорневищно-стержне-кистекопневая биоморфа *E. tetragonum* (конец октября).

В районе исследования выявлена одна ЦП *O. aquatica* численностью 17 особей в протоке, соединяющей озеро-старицу с р. Шемогса (Рисунок 44 а). Это многолетнее травянистое, летне-зелёное, полупогружённое в воду, поликарпическое короткокорневищное кистекопневое растение с одним ортотропным монокарпическим вегетативно-генеративным побегом и вертикальным укороченным корневищем, моноцентрическое, вегетативно-неподвижное, с семенным способом возобновления (Рисунок 44 б).

*Stratiotes aloides* – многолетнее, погружённое до половины или выше в воду растение с толстым коротким корневищем, выпускающим укороченные побеги, стебель укороченный, с розеткой многочисленных листьев. Цветки двудомные. Вид образует заросли в озёрах, прудах, болотах (Флора Сибири, 1988).





Рисунок 44. Гидрогемикриптофит *Oenanthe aquatica*: а – местообитание вида; б – генеративная особь (середина июля).

*S. aloides* обладает высокой экологической пластичностью. Основным фактором, определяющим изменение его габитуса, является глубина водоёма. В зависимости от степени погружения выделяют три биоморфы *S. aloides*: погруженную (подводную), полупогруженную и терастральную (способную кратковременно существовать на обсыхающих мелководьях) (Ефремов, 2008; Cook, Urmi-Kunig, 1983; Kormatowski, 1983-1984; Toma, 2006).

В районе исследования *S. aloides* встречается с проективным покрытием 10 % (sp) на низинном болоте в зарастающих торфяных ямах. В данном сообществе доминантом является *Hydrocharis morsus-ranae*, который покрывает поверхность воды на 26-50 % (cop<sub>2</sub>). В этом водоёме встречаются растения *S. aloides* с полупогружённой экобиоморфой, которые произрастают на глубине от 50 до 100 см. Растения на две трети погружены в воду, над поверхностью располагаются только дистальные участки листьев, корни имеют длину 50 и более см, их нижняя часть погружена в грунт. Это многолетние двудомные короткокорневищные

кистекорневые столонообразующие растения с побегами двух типов (розеточными и столонными) (Рисунок 45), явнополицентрические, вегетивно-подвижные, с преимущественно вегетативным способом размножения – столонами.



Рисунок 45. Гидрогемикриптофит *Stratiotes aloides*: (полупогруженная в воду экибиоморфа).

#### 11) Гидротерофит *Hydrocharis morsus-ranae*.

*H. morsus-ranae* – столонообразующее однолетнее двудомное растение, свободно плавающее на поверхности воды. Взрослые растения семенного и вегетативного происхождения представляют собой систему укороченных (розеточных) и удлиненных побегов (столонов), которые вегетируют в течение лета и осенью отмирают, образуя турионы (гибернакулы) – почки эллиптической формы от шести до девяти см длиной, опускающиеся зимовать на дно. Розеточные побеги имеют три-пять ассимилирующих листьев и несут придаточные (кладогенные) корни до 50 см длиной. Столоны, достигающие длины 15 см, развиваются из пазушных почек каждого второго листа побега. *H. morsus-ranae* размножается, как вегетативным, так и генеративным способом, однако, вегетативный является основным. Водокрас хорошо развивается в небольших мезотрофных прудах и озёрах, в крупных водоёмах приурочен к защищённым от ветра местам и слабо проточным участкам. Генеративное

размножение ограничивает нерегулярное цветение, небольшая численность или отсутствие женских особей в популяциях, затруднённая опылителями, низкая семенная продуктивность и жизнеспособность семян (Жмылев и др., 1995). В районе исследования *H. morsus-ranae* (Рисунок 46 а, б) произрастает совместно со *Stratiotes aloides* на низинном болоте в зарастающих торфяных ямах.



а

б

Рисунок 46. Гидротерофит *Hydrocharis morsus-ranae*: а – розеточные побеги вегетативного происхождения с турионами (конец августа); б – тычиночный цветок (середина июля).

В данном сообществе он покрывает поверхность воды вдоль берегов на 26-50 % (cop<sub>2</sub>). В этом водоёме с проективным покрытием 10 % (sp) также произрастают *Spirodela polyrrhyza* и *Equisetum palustre*. *H. morsus-ranae* имеет сходную с выше описанной биоморфу. Это столонообразующее однолетнее двудомное растение с побегами двух типов – розеточными и столонными, явнополицентрическое, вегетативно-подвижное, размножается преимущественно с помощью турионов. В ЦП *Hydrocharis morsus-ranae* на момент исследования

присутствовали вегетативные (Рисунок 46 а) и мужские генеративные особи (Рисунок 46 б).

## 12) Гидрогеофит *Nymphaea tetragona*.

*N. tetragona* – водное растение с плавающими на поверхности воды листьями и тонким корневищем. В водоёмах Восточной Сибири обычно встречается вариация с длиной листовых пластинок 5-15 см и диаметром цветка 2.5-5.5 см. Значительно реже можно встретить более крупнолистную (15-20 см) и крупноцветковую (5.5-8 см) разновидность (var. *N. wenzelii* (Maack) Worosch.), которая может быть или древним гибридом *N. tetragona* с *N. candida* J. et. C. Presl, или результатом обитания в более благоприятных условиях (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1987).

В районе исследования *N. tetragona* встречается в затоне вдоль правого берега р. Северная Двина в окрестностях д. Кузино в ассоциации с *Nuphar lutea* (Рисунок 47 а). Данная вариация *N. tetragona* имеет листья длиной 15-20 см и цветки диаметром пять-десять см (Рисунок 47 б, в). Это летне-зелёное многолетнее травянистое поликарпическое длиннокорневищное, вегетативно-подвижное, явнополицентрическое растение с семенным и вегетативным возобновлением.

Биоморфный анализ изученных редких видов с использованием эколого-морфологической классификации И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1972), основанной на различиях в длительности жизни растений (для деревьев) и скелетных осей их побеговых систем (для трав), показал, что они принадлежат к 21 жизненной форме (Таблица 5). Среди них преобладают травянистые (76 %) и древесные растения (21 %). Большинство видов относится к поликарпическим травам (62 %), из них на долю короткорневищных и длиннокорневищных приходится 21 % и 10 % соответственно. Некоторые редкие виды имеют биоморфы, существенно отличающиеся от описанных в литературе (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Campanula trachelium*, *Lactuca sibirica*, *Saponaria officinalis*, *Ulmus glabra*), есть также виды (*Cenolophium denudatum*, *Viola collina*,



*V. mirabilis*), которые в пределах одного или разных сообществ района образуют две различные биоморфы. Это свидетельствует об их высокой пластичности.

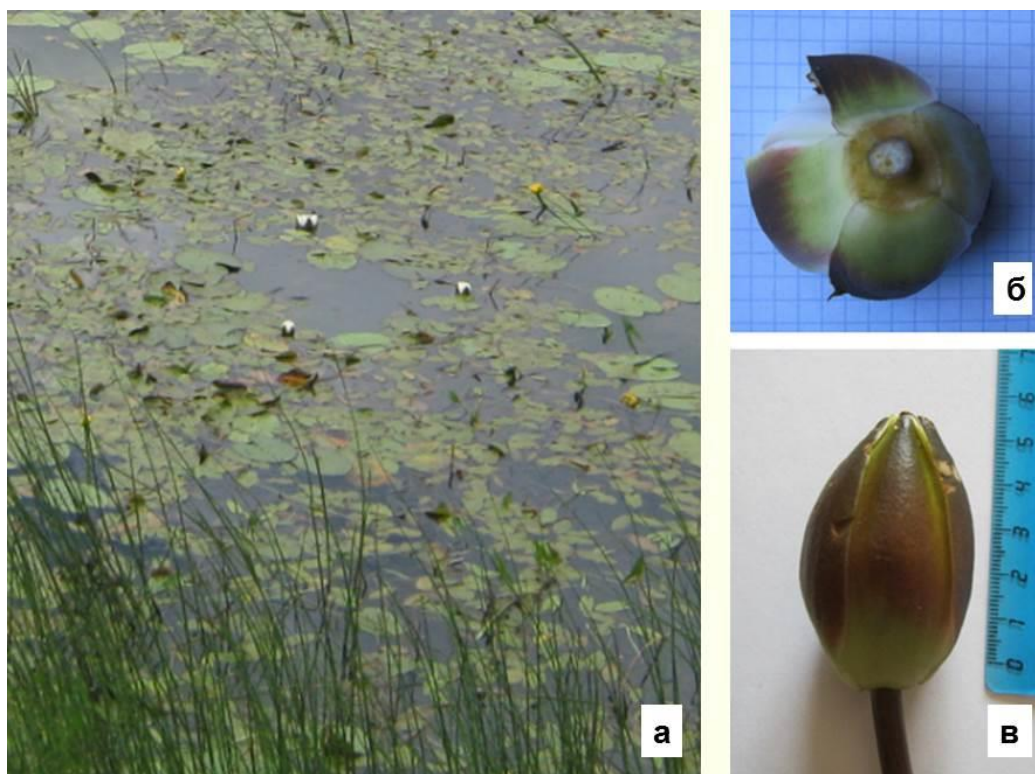


Рисунок 47. Биоморфа *Nymphaea tetragona*, встречающаяся в бассейне верхнего течения р. Северная Двина: а – местообитание вида; б, в – цветок *N. tetragona* (б – вид чашечки снизу, в – вид бутона сбоку).

Таблица 5

Биоморфный состав редких видов растений по классификации И. Г. Серебрякова, Т. И. Серебряковой (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова, 1972)

| №                                               | Типы биоморф    | Названия видов (число видов)                                                                                                                       | %           |
|-------------------------------------------------|-----------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| <b>А отдел: Древесные растения (15 видов)</b>   |                 |                                                                                                                                                    | <b>21.1</b> |
| 1                                               | Деревья         | <i>Abies sibirica</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus glabra</i> , (6) | 8.5         |
| 2                                               | Кустарники      | <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Salix acutifolia</i> , <i>Swida alba</i> , <i>Viburnum opulus</i> (5)                | 7.0         |
| 3                                               | Кустарнички     | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Diphasiastrum complanatum</i> *, <i>Huperzia selago</i> *(3)                                                   | 4.2         |
| 4                                               | Лианы           | <i>Atragene speciosa</i> (1)                                                                                                                       | 1.4         |
| <b>Б отдел: Полудревесные растения (2 вида)</b> |                 |                                                                                                                                                    | <b>2.8</b>  |
| 5                                               | Полукустарники  | <i>Rubus caesius</i> (1)                                                                                                                           | 1.4         |
| 6                                               | Полукустарнички | <i>Rubus arcticus</i> (1)                                                                                                                          | 1.4         |

| №                                                               | Типы биоморф                                                                      | Названия видов (число видов)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | %           |
|-----------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| <b>В отдел: Травянистые растения (54 вида)</b>                  |                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | <b>76.1</b> |
| <b>Монокарпические травы (7 видов):</b>                         |                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | <b>9.9</b>  |
| 7                                                               | Однолетние<br>стержнекорневые                                                     | <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Melampyrum cristatum</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 2.8         |
| 8                                                               | Однолетние<br>кистекарневые                                                       | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 1.4         |
| 9                                                               | Двулетние<br>стержнекарневые                                                      | <i>Campanula cervicaria</i> , <i>Tragopogon orientalis</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 2.8         |
| 10                                                              | Многолетние<br>короткокарневишно-<br>стержнекарневые                              | <i>Libanotis sibirica</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 2.8         |
| <b>Поликарпические и олигокарпические травы (44 вида):</b>      |                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | <b>62.0</b> |
| 11                                                              | Стержнекарневые<br>каудексные                                                     | <i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Lithospermum officinale</i> , <i>Lotus corniculatus</i> (3)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 4.2         |
| 12                                                              | Короткокарневишно-<br>стержнекарневые                                             | <i>Campanula trachelium</i> , <i>Epilobium tetragonum</i> ,<br><i>Gentiana cruciata</i> , <i>V. rupestris</i> (4)                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 5.6         |
| 13                                                              | Короткокарневишные                                                                | <i>Anemonoides altaica</i> , <i>Actaea erythrocarpa</i> ,<br><i>Botrychium lunaria</i> *, <i>Cacalia hastata</i> , <i>Cicuta virosa</i> ,<br><i>Crepis sibirica</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Iris sibirica</i> , <i>Lathyrus pisiformis</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> ,<br><i>Senecio fluviatilis</i> , <i>V. hirta</i> (14) | 21.1        |
| 14                                                              | Длиннокарневишные                                                                 | <i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>Galium verum</i> ,<br><i>Lactuca sibirica</i> , <i>Nymphaea tetragona</i> ,<br><i>Origanum vulgare</i> , <i>Saponaria officinalis</i> (7)                                                                                                                                                                                                                   | 9.9         |
| 15                                                              | Длиннокарневишно-<br>карнеклубневые                                               | <i>Lathyrus tuberosus</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 1.4         |
| 16                                                              | Карнеклубневые                                                                    | <i>Dactylorhiza cruenta</i> , <i>D. fuchsii</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> ,<br><i>Platanthera bifolia</i> (4)                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 5.6         |
| 17                                                              | Стеблеклубневые                                                                   | <i>Corydalis solida</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 1.4         |
| 18                                                              | Луковичные                                                                        | <i>Allium oleraceum</i> , <i>Gagea granulosa</i> , <i>G. lutea</i> , <i>G. minima</i> (4)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 5.6         |
| 19                                                              | Карневишно-<br>луковичные                                                         | <i>Allium angulosum</i> , <i>A. schoenoprasum</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 2.8         |
| 20                                                              | Короткокарневишно-<br>столонообразующие                                           | <i>Matteuccia struthiopteris</i> *, <i>Stratiotes aloides</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 2.8         |
| 21                                                              | Наземноползучие                                                                   | <i>Lycopodium clavatum</i> *(1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 1.4         |
| <b>Поликарпические травы, образующие две биоморфы (3 вида):</b> |                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | <b>4.2</b>  |
| 1                                                               | Стержнекарневое каудексное растение,<br>длиннокарневишно-стержнекарневое растение | <i>Cenolophium denudatum</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 1.4         |
| 2                                                               | Короткокарневишно-стержнекарневое растение,<br>короткокарневишное растение        | <i>Viola collina</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 1.4         |
| 3                                                               | Короткокарневишное растение, короткокарневишно-<br>длиннокарневишное растение     | <i>V. mirabilis</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 1.4         |

Примечание. Подчеркиванием выделены редкие виды, биоморфы которых в районе исследования значительно отличаются от описанных в литературе. Значком \* отмечены споровые растения.



Среди редких видов преобладают криптофиты (42 %) и гемикриптофиты (25 %), есть также виды, которые одновременно принадлежат и к криптофитам, и к гемикриптофитам (*Cenolophium denudatum*, *Dianthus superbus* и др.), к гемикриптофитам, и к хамефитам (*Rubus arcticus*) (Таблица 6).

К криптофитам преимущественно относятся короткокорневищные, длиннокорневищные, корнеклубневые, луковичные, корневищно-луковичные и короткокорневищно-столонообразующие растения. Большинство гемикриптофитов – двулетние или многолетние стержнекорневые, а также короткокорневищно-стержнекорневые растения (Таблицы 5, 6).

Таблица 6

Биоморфный состав редких видов растений по классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1934)

| № | Типы биоморф                        | Названия видов (число видов)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | %    |
|---|-------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 1 | Фанерофиты (P)                      | <i>Abies sibirica</i> , <i>Atragene speciosa</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Salix acutifolia</i> , <i>Swida alba</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Viburnum opulus</i> (12)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 16.9 |
| 2 | Хамефиты (Ch)                       | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Diphasiastrum complanatum</i> , <i>Huperzia selago</i> , <i>Rubus caesius</i> (4)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 5.6  |
| 3 | Гемикриптофиты (H)                  | <i>Actaea erythrocarpa</i> , <i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Botrychium lunaria</i> , <i>Campanula cervicaria</i> , <i>C. trachelium</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Gentiana cruciata</i> , <i>Lithospermum officinale</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Libanotis sibirica</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Tragopogon orientalis</i> , <i>Viola collina</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. rupestris</i> (18)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 25.4 |
| 4 | Криптофиты (K)                      | <i>Anemonoides altaica</i> , <i>Allium angulosum</i> , <i>A. schoenoprasum</i> , <i>A. oleraceum</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Cicuta virosa</i> , <i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Epilobium tetragonum</i> , <i>Dactylorhiza cruenta</i> , <i>D. fuchsii</i> , <i>Gagea granulosa</i> , <i>G. lutea</i> , <i>G. minima</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> , <i>Iris sibirica</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Lathyrus pisiformis</i> , <i>Lactuca sibirica</i> , <i>Lathyrus tuberosus</i> , <i>Matteuccia struthiopteris</i> , <i>Nymphaea tetragona</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Stratiotes aloides</i> , <i>Senecio fluviatilis</i> , <i>Saponaria officinalis</i> (30) | 42.3 |
| 5 | Терофиты (Th)                       | <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Melampyrum cristatum</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 2.8  |
| 6 | Хамефит (Ch) – гемикриптофит (H)    | <i>Rubus arcticus</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 1.4  |
| 7 | Гемикриптофиты (H) – Криптофиты (K) | <i>Cenolophium denudatum</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>V. mirabilis</i> (4)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 5.6  |

Биоморфный анализ видов с использованием классификации жизненных форм по особенностям пространственной организации взрослых особей О.В. Смирновой с соавторами (1976), показал, что большая часть редких видов имеет **моноцентрические биоморфы** (58 %). Данный тип биоморф характерен для монокарпических и поликарпических трав, большинства древесных (*Larix sibirica*, *Malus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Ulmus glabra*) и полудревесных растений (*Rubus arcticus*) (Таблица 7).

Таблица 7

Биоморфный состав редких видов растений по классификации О. В. Смирновой с соавторами (Ценопопуляции..., 1976, 1988)

| № | Типы биоморф                                 | Названия видов (число видов)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | %    |
|---|----------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 1 | Моноцентрические                             | <i>Allium angulosum</i> , <i>A. schoenoprasum</i> , <i>A. oleraceum</i> , <i>Actaea erythrocarpa</i> , <i>Atragene speciosa</i> , <i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Botrychium lunaria</i> , <i>Campanula cervicaria</i> , <i>C. trachelium</i> , <i>Cenolophium denudatum</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Corydalis solida</i> , <i>Cicuta virosa</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Dactylorhiza cruenta</i> , <i>D. fuchsii</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Daphne mezereum</i> , <i>Epilobium tetragonum</i> , <i>Gagea granulosa</i> , <i>G. lutea</i> , <i>G. minima</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Gentiana cruciata</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Lathyrus pisiformis</i> , <i>Larix sibirica</i> , <i>Libanotis sibirica</i> , <i>Lithospermum officinale</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Melampyrum cristatum</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Oenanthe aquatica</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Tragopogon orientalis</i> , <i>Rubus arcticus</i> , <i>Senecio fluviatilis</i> , <i>Ulmus glabra</i> (41) | 57.7 |
| 2 | Неявнополицентрические                       | <i>Anemonoides altaica</i> , <i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Iris sibirica</i> , <i>Listera ovata</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Salix acutifolia</i> , <i>Viburnum opulus</i> , <i>Viola collina</i> , <i>V. hirta</i> , <i>V. rupestris</i> (10)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 14.1 |
| 3 | Явнополицентрические                         | <i>Abies sibirica</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Diphasiastrum complanatum</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> , <i>Huperzia selago</i> , <i>Lactuca sibirica</i> , <i>Lathyrus tuberosus</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Matteuccia struthiopteris</i> , <i>Nymphaea tetragona</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Stratiotes aloides</i> , <i>Swida alba</i> , <i>Saponaria officinalis</i> , <i>Tilia cordata</i> (19)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 26.8 |
|   | Неявнополицентрическая, явнополицентрическая | <i>V. mirabilis</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 1.4  |

Среди монокарпических трав биоморфы моноцентрического типа имеют стержнекорневые однолетники (*Impatiens noli-tangere*, *Melampyrum cristatum*), стержнекорневые двулетники (*Campanula cervicaria*, *Tragopogon orientalis*) и короткокорневищно-стержнекорневые многолетники (*Libanotis sibirica*, *Pleurospermum uralense*). Среди поликарпических трав моноцентрические биоморфы характерны для короткокорневищно-стержне-кисте корневого многолетника *Gentiana cruciata*, стержнекорневых каудексных многолетников *Lithospermum officinale*, *Lotus corniculatus* и др., короткокорневищно-кисте корневых – *Lathyrus pisiformis*, *Delphinium elatum* и др., корнеклубневых – *Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*, луковичных – *Allium oleraceum*, *Gagea granulosa*, *G. lutea*, *G. minima*, корневищно-луковичных – *Allium angulosum*, *A. schoenoprasum* и стеблеклубневого растения *Corydalis solida*.

Все перечисленные виды с моноцентрической биоморфой являются вегетативно неподвижными. У них отсутствует морфологическая дезинтеграция (вегетативное размножение), либо у некоторых наблюдается поздняя неспециализированная дезинтеграция, которая не оказывает существенного влияния на возобновление. Дезинтеграция без омоложения в старом генеративном (g<sub>3</sub>) и субсенильном (ss) состояниях наблюдается у *Campanula trachelium* (Викторов, 2000), *Corydalis solida* (Смирнова, Черемушкина, 1987), *Dactylorhiza fuchsii* (Вахрамеева, 2000), *Lotus corniculatus* (Писковацкова, Михайловская, 1983), что подтверждается и нашими наблюдениями.

**Неявнополицентрические биоморфы** имеют 14 % редких видов. Среди них есть короткокорневищные травянистые поликарпики (*Anemonoides altaica*, *Cypripedium calceolus*, *Iris sibirica*, *Listera ovata*, *Pulmonaria obscura*, *Viola hirta*), короткокорневищно-стержнекорневые поликарпики (*V. collina*, *V. rupestris*) и кустарники (*Salix acutifolia*, *Viburnum opulus*). У всех этих видов корни, побеги и почки возобновления находятся в нескольких близко расположенных и слабо различимых центрах разрастания. Неявнополицентрические виды, как правило, характеризуются поздней неспециализированной дезинтеграцией, которая

приводит к слабому вегетативному разрастанию (Вахрамеева и др., 1997). К примеру, у ветрениц скорость вегетативного разрастания составляет два-четыре см в год (Смирнова, 1987).

Размножение моноцентрических и неявнополицентрических видов осуществляется преимущественно семенным (споровым у *Botrychium lunaria*) способом. Поздняя неспециализированная дезинтеграция без омоложения не играет существенной роли в самоподдержании их ЦП. Их устойчивость, главным образом, определяется активностью инспермации семенных диаспор. Наибольшую угрозу семенному размножению некоторых из них представляет уничтожение генеративных побегов в результате сбора на букеты (*Anemone altaica*, *Corydalis solida*, *Pulmonaria obscura* и др.), поедания (*Tragopogon orientalis*) и вытаптывания животными (*Gentiana cruciata*), скашивания (*Allium angulosum*, *A. oleraceum*, *A. schoenoprasum*, *Cenolophium denudatum*, *Libanotis sibirica*). У ряда моноцентрических видов (*Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Actaea erythrocarpa*, *Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii* и др.) в связи с их биологическими особенностями и специфичностью местообитаний, затруднены процессы опыления и прорастания семян.

**Явнополицентрические биоморфы** характерны для 19 редких видов (27%). Взрослые особи этих растений имеют несколько явно выраженных, отстоящих друг от друга центров разрастания (один из них первичный), такие участки сосредоточения побегов, корней и почек возобновления представляют собой парциальные кусты, соединенные побегами разрастания. При их отмирании парциальные кусты могут дать новые побеги и образовать новые центры разрастания (Жмылев и др., 2005). Среди изученных редких растений к явнополицентрическим видам относятся кистекорневой столонообразующий монокарпик *Hydrocharis morsus-ranae*, длиннокорневищные поликарпики *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Dianthus superbus*, *Galium verum*, *Saponaria officinalis* и др., длиннокорневищно-корнеклубневой поликарпик *Lathyrus tuberosus*, короткокорневищно-столонообразующие растения *Matteuccia struthiopteris* и *Stratiotes aloides*, наземноползучее споровое растение *Lycopodium*

*clavatum*, ксилоризомные деревья *Abies sibirica* и *Tilia cordata*, кустарник *Swida alba*, кустарнички *Arctostaphylos uva-ursi*, *Diphasiastrum complanatum*, *Huperzia selago*, полукустарник *Rubus caesius*. Для данных видов характерна специализированная морфологическая дезинтеграция, которая сопровождается интенсивным вегетативным разрастанием и образованием диффузных клонов, поэтому все явнополицентрические виды характеризуются как вегетативно подвижные. Некоторыми особенностями обладают споровые явнополицентрические растения из отдела Lycopodiophyta (*Diphasiastrum complanatum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium clavatum*), у них в отличие от семенных растений нет чётко выраженных центров закрепления и слабо развиты побеговая и корневая системы. Интенсивность образования новых центров закрепления у этих видов очень сильно зависит от условий увлажнения, на что указывают многие исследователи (Любарский, 1967; Abrahamson, 1980; Silva et al.).

Таким образом, в ходе исследования жизненных форм 71 редкого вида установлено, что условия района исследования более благоприятны для произрастания травянистых поликарпических растений с преимущественно семенным способом возобновления, который является основным для 72 % редких видов (58 % вегетативно неподвижных моноцентрических, и 14 % вегетативно малоподвижных неявнополицентрических видов).

У ряда изученных редких растений выражена структурная поливариантность побеговых и корневых систем как в пределах одной ЦП, так и в разных ценозах. Размерная и морфологическая поливариантность вегетативных органов в пределах разных ЦП наблюдается у *Campanula trachelium* (Рисунок 7), *Arctostaphylos uva-ursi* (Рисунок 16), *Cenolophium denudatum* (Рисунок 28), генеративных и вегетативных органов в пределах одной ЦП выявлена у *Impatiens noli-tangere* (Рисунок 22). Появлению данной поливариантности в сообществах способствуют ценотические факторы, которые создают в них микросайты с определенными экологическими условиями, вызывая у растений изменчивость признаков генеративной и вегетативной сферы. Для *A. uva-ursi*, *I. noli-tangere* и *C. trachelium* таким фактором служит свет, для *C. denudatum* – наносные субстраты.

#### 4.2. Онтоморфогенез *Tragopogon orientalis* L.

Изучение онтоморфогенеза *Tragopogon orientalis* было проведено параллельно с исследованием структуры его ЦП.

*T. orientalis* (Козлобородник восточный) – двулетнее монокарпическое стержнекорневое травянистое растение из семейства Asteraceae, с исключительно семенным способом размножения. В первый год жизни растение образует вегетативные розеточные побеги, на второй год – полурозеточные вегетативно-генеративные. Корень веретеновидный, слабоветвистый. Стебель генеративного растения в основании слегка ребристый, без утолщения под соцветием. Листья голые, сизовато-зеленые, цельнокрайние, узколанцетные, на верхушке заостренные, у основания стеблеобъемлющие, с хорошо заметными параллельными жилками. Листовой индекс (отношение длины к ширине среднего листа) у генеративных побегов – 30:1. Листорасположение – очередное. Стеблевые листья низовой и срединной формации внешне сходны, листья верховой формации на цветоносах – прицветники. В первый год жизни растения *T. orientalis* наземной частью внешне напоминают злаки. На второй год жизни у них формируется ветвистый стебель, несущий корзинки. Соцветия состоят из ярко-желтых язычковых цветков, тычинки в них желтые, с темно-коричневыми продольными полосами. Краевые цветки в соцветиях в полтора раза длиннее обертки. Листочки обертки, как правило, однорядные, в количестве восьми (Рисунок 48 а). Плоды – семянки, заканчивающиеся крупным хохолком, имеют высокие аэродинамические качества.

*T. orientalis* – бореальный восточноевропейско-сибирский вид, произрастающий в Европе, на севере Средней Азии, Сибири, Монголии, Дальнем Востоке. В Вологодской области он находится близ северной границы ареала своего распространения, отмечен в шести административных районах (Орлова, 1993).





Рисунок 48. Соцветие *Tragopogon orientalis*: а – вид снизу; б – вид сверху; в – центральные цветки; г – краевые цветки.

Популяции этого вида встречаются на заливных и суходольных лугах, лесных полянах, в лесах, луговых степях (Флора Сибири, 1987). По нашим наблюдениям, вид способен заселять синантропизированные участки (сенокосные угодья), а также заброшенные синантропные – бывшие пашни (Кононова, 2014в).

Согласно экологическим шкалам Г. Эленберга (1991) *T. orientalis* относится к светолюбивым растениям (седьмая ступень по шкале освещенности), которые предпочитают средне-влажные (свежие) и влажные почвы (пятая ступень по шкале влажности) и избегают кислые почвы (седьмая ступень по шкале кислотности).

Данный вид, как и другие виды козлобородников, является хорошим кормовым и медоносным растением. Он издавна применяется в народной медицине как антисептическое, противовоспалительное, ранозаживляющее, противочинготное и мочегонное средство. Применяемая часть: корни, молодые стебли с листьями, млечный сок (Махлаюк, 1992).

Материал для описания онтогенеза был собран в луговых сообществах в верхнем течении р. Северная Двина в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока в пределах Вологодской области.

Жизненная форма охарактеризована с использованием сравнительно-

морфологического метода (Серебряков, 1962). При описании онтогенеза использована периодизация А.А. Уранова (1975) и критерии выделения возрастных состояний, разработанные О.В. Смирновой с соавторами (Ценопопуляции растений..., 1976). Фазы онтоморфогенеза и онтобиоморфы описаны по М.Т. Мазуренко (1986). Тип онтогенеза определён по классификации Л.А. Жуковой (1995).

В онтоморфогенезе *T. orientalis* выделены три фазы и три онтобиоморфы.

В онтогенезе (не учитывая эмбриональный период) выделены три периода и шесть онтогенетических состояний.

**Латентный период, онтогенетическое состояние: покоящиеся семена (se).**

*Фаза I (формирование семени)* начинается с образования зиготы и продолжается до прорастания семени, на протяжении её формируется *первая онтобиоморфа* – семя. Эта фаза онтоморфогенеза соответствует двум периодам онтогенеза: эмбриональному и латентному (Мазуренко, 1986). Семена в изученных сообществах образуются в начале июля. Семянки около одного см длиной, 0.2 см шириной, коричневые или бурые, веретеновидной, слегка изогнутой формы, немного бугорчатые, с носиком, равным по длине семянке или несколько длиннее её, заканчивающимся хохолком (Рисунок 49 а). Абсолютный вес 1000 семян в среднем составляет семь-восемь граммов (Кононова, 2014в).

Семена, собранные в разных растительных сообществах, физиологически гетерогенны. Семена растений с суходольного луга, собранные в июле 2013 года, обладали физиологическим покоем, семена растений с пойменного луга – нет. В ходе эксперимента по проращиванию семян установлено что, уже в начале августа всхожесть семян с пойменного луга была равна 44 %, к концу ноября она повысилась до 56%. Семена, собранные с суходольного луга, начали прорастать только в ноябре, их всхожесть при этом составила 4 % (Приложение 13).

Условия произрастания в этих сообществах различаются тем, что пойменный луг ежегодно затопляется в период весеннего паводка, за время которого находящиеся на почве, не проросшие осенью, семена *T. orientalis* замываются слоем аллювия, что затрудняет их весеннее прорастание или делает

его невозможным. На скошенном пойменном лугу в период дождей в конце лета и осенью создаются благоприятные для прорастания семян и развития проростков условия: достаточно света, влаги, песчаная почва с низкой кислотностью ( $\text{pH}=6.0\pm 0.1$ ) (Приложение 1).



Рисунок 49. Плоды *Tragopogon orientalis*: а – семянки с хохолком; б – проросшие семянки.

На суходольном лугу благоприятные для прорастания семян и развития всходов условия создаются только весной (в конце апреля – начале мая). Этот луг не скашивается, поэтому в конце лета на нём образуются густые заросли травы. В отличие от пойменного, на нём тяжелосуглинистая почва с высокой кислотностью ( $\text{pH} = 4.0\pm 0.1$ ). Таким образом, в одних сообществах, в зависимости от складывающихся в них абиотических условий (освещённости, состава и влажности почвы), семена *T. orientalis* способны прорасть без периода покоя в августе-октябре, в других – после зимнего покоя в конце апреля – начале мая.

### **Прегенеративный период.**

*Фаза II (формирование розеточного растения)* начинается с момента прорастания семени и продолжается до наступления виргинильного состояния. За это время формируется *вторая онтобиоморфа* – вегетативно-неподвижное моноцентрическое розеточное стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение (Рисунок 50 р, j, im). Эта фаза включает стадии проростка, ювенильного и имматурного растений.

**Проростки (р).** Проращение семян надземное, гипокотиллярное, главный корень хорошо отличим от красноватого гипокотиля (Рисунок 49 б). Проростки – небольшие растения с двумя семядольными листьями нитевидной формы длиной два-пять см и шириной 0.1 см. Их основания закрывают находящуюся между ними верхушечную почку. Главный корень имеет длину три см, боковые корни отсутствуют (Рисунок 50 р). В лаборатории проростки появляются на четвёртый-седьмой день после посева семян. В естественных условиях формируется две подгруппы проростков: озимые и яровые. Озимые проростки появляются на пойменном лугу в августе-сентябре, яровые проростки появляются на суходольном лугу в конце апреля – начале мая. Наблюдаемая ритмологическая поливариантность в появлении всходов, по всей вероятности, возникла у *T. orientalis* как механизм самоподдержания ЦП в сложившихся условиях обитания. Она позволяет растениям избегать неблагоприятные абиотические воздействия, связанные с сезонными изменениями в природе. На суходольном лугу лучше условия для выживания проростков в весеннее время, на пойменном лугу – в конце лета и осенью. Продолжительность жизни озимых и яровых проростков одинакова – один-полтора месяца.

**Ювенильные растения (j).** Это онтогенетическое состояние начинается с момента отмирания семядолей. Ювенильные особи формируют розеточный побег с двумя-тремя настоящими листьями злаковидной формы длиной от пяти до восьми см., шириной 0.1 см. Главный корень длиной пять-шесть см с боковыми корнями I порядка. На заливном лугу растения вступают в ювенильное состояние в сентябре-октябре и в этой стадии зимуют. На суходольном лугу яровые проростки в ювенильное состояние вступают в конце мая, при этом оно длится около двух недель (до середины июня). Таким образом, ритмологическая поливариантность в появлении проростков способствовала возникновению у *T. orientalis* временной поливариантности (поливариантности по темпам развития) на ювенильной стадии – появлению двух подгрупп ювенильных растений. Продолжительность жизни ювенильных особей, появившихся из яровых

проростков, – две недели. Продолжительность жизни ювенильных растений, появившихся из озимых проростков – девять-десять месяцев (Кононова, 2017).

**Имматурные растения (*im*).** Это состояние онтогенетическое начинается с появления листьев имматурного типа. Имматурные листья отличаются от ювенильных формой и шириной листовой пластинки. Они обратно-узколанцетной формы, расширенные в верхней трети до 0.3-0.8 см. Имматурные особи имеют розеточный побег с четырьмя-десятью листьями длиной от десяти до 50 см с хорошо заметной центральной жилкой. В этом состоянии начинается утолщение главного корня, его длина составляет от шести до 17 см, боковые корни ветвятся до I порядка. В имматурное состояние и яровые, и озимые особи вступают в конце мая – середине июня, оно длится до конца октября. За этот период происходят только количественные изменения надземной и подземной частей растения: увеличивается число листьев в розетке и их длина, главный корень утолщается до одного см. В этой стадии растения продолжают вегетацию до первых заморозков, затем зимуют.

*Фаза III (формирование одноосного полурозеточного растения)* начинается с виргинильного состояния и продолжается до конца жизни растения. За этот период формируется формируется *третья онтобиоморфа* – вегетативно-неподвижное моноцентрическое полурозеточное стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативно-генеративное растение с одним ортотропным акротонно ветвящимся побегом (Рисунок 50 v, g). Эта фаза онтоморфогенеза соответствует виргинильному состоянию прегенеративного периода и генеративному периоду онтогенеза.

**Виргинильные растения (*v*).** Виргинильное состояние наступает с началом весенней вегетации (в начале-середине мая). Побег розеточного типа сменяется ортотропным с узколанцетными, заостренными на верхушке и стеблеобъемлющими в основании листьями. Нарастание побега – акромонаподиальное (длина междоузлий возрастает снизу вверх). Стебель длиной 11-15 см обычно слабо различим среди листьев. Наряду с узколанцетными в его нижней части продолжают сохраняться обратно-узколанцетные листья

имматурного типа (расширенные в верхней части). Высота растений в этом состоянии – 30-50 см. Главный корень веретеновидный, но в случае повреждения верхушки корневидами он раздваивается. Его толщина у основания составляет 0.7-один см, длина 15-20 см, боковые корни ветвятся до I порядка. Это состояние длится одну-две недели, в конце мая – начале июня растения вступают в генеративную стадию.

**Генеративный период** не подразделяется на состояния, он начинается с момента зацветания и длится около полутора-двух месяцев. **Генеративные растения (g)** имеют ветвистый стебель высотой 35-100 см, несущий от трёх до десяти корзинок диаметром четыре-семь см. По нашим наблюдениям в условиях Вологодской области период цветения *Tragopogon orientalis* длится с середины до конца июня, плодоношение начинается в первых числах июля, завершается полным рассеиванием семян к 20 июля, после чего растения отмирают. Постгенеративный период не выражен. Онтогенез *T. orientalis* относится к А-типу, А<sub>1</sub>-подтипу (Жукова, 1995).

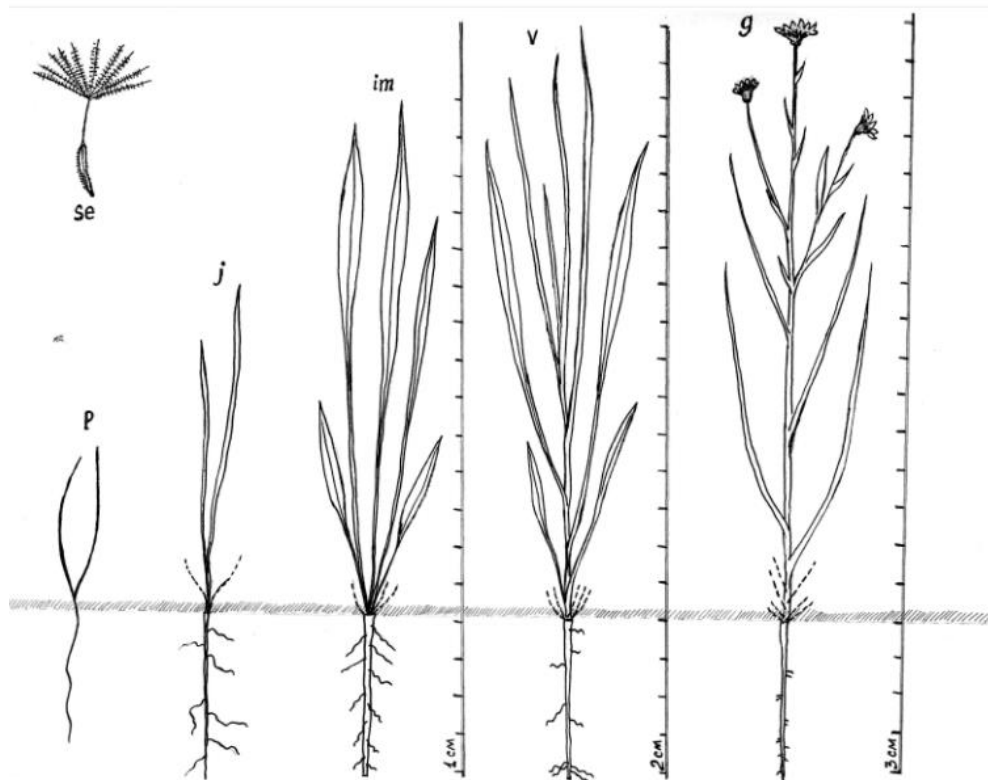


Рисунок 50. Онтогенез *Tragopogon orientalis*: se – семена, p – проростки, j – ювенильные растения, im – имматурные растения, v – виргинильные растения, g – генеративные растения. Пунктиром изображены отмершие листья, штриховкой отмечен уровень почвы.



Изучение онтогенеза *T. orientalis* показало, что его продолжительность в луговых сообществах подзоны средней тайги варьирует от одного года трёх месяцев (двух вегетационных периодов) до одного года десяти месяцев (трёх вегетационных периодов). Поливариантность онтогенеза *T. orientalis* является следствием ритмологической поливариантности проростков и временной поливариантности ювенильных растений. Данные виды поливариантности сформировались под влиянием абиотических условий в местах произрастания вида – освещения, состава и влажности почвы.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ИХ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

За период исследования проведено изучение структуры 20 ЦП 14 редких видов растений: *Allium oleraceum*, *Cenolophium denudatum*, *Corydalis solida*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*, *Libanotis sibirica*, *Lotus corniculatus*, *Tragopogon orientalis* (моноцентрические виды), *Anemonoides altaica*, *Pulmonaria obscura*, *Viola collina* (неявнополицентрические виды), *Dianthus superbus* (явнополицентрический вид).

### 5.1. Структура ценопопуляций редких видов растений

Нами исследованы площадь, численность, средняя (физическая) и эффективная плотность, индексы восстановления ( $I_B$ ), старения ( $I_C$ ), возрастности ( $\Delta$ ) и эффективности ( $\omega$ ) (Приложение 6), онтогенетическая (Приложение 7) и виталитетная (Приложение 8) структура ЦП.

**Пространственная структура:** Отличительной чертой пространственной структуры изученных моноцентрических видов, для которых свойственно преимущественно семенное размножение, является диффузное (случайное) распределение особей, чему во многом способствуют анемохорный (*Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Tragopogon orientalis*), баллистический (*Gentiana cruciata*, *Libanotis sibirica*, *Lotus corniculatus*) и мирмекохорный (*Corydalis solida*) способы распространения семян этих растений. Для *Allium oleraceum* также характерно случайное распределение особей в ЦП, так как распространению его вегетативных диаспор (луковичек, образующихся в соцветиях), с помощью которых он размножается, в изученном сообществе способствует сенокосение (Кононова, 2014а). Для неявнополицентрических видов (*Anemonoides altaica*, *Pulmonaria obscura*, *Viola collina*) характерно диффузно-контагиозное размещение, так как они размножаются и семенным (семена распространяются мирмекохорно), и вегетативным путём (корневищами). Для

явнополицентрического вида *Dianthus superbus* характерен преимущественно вегетативный способ размножения, поэтому его особи в ЦП размещены контагиозно (большими скоплениями).

**Площадь, численность, плотность:** На площадь ЦП существенно влияет ценотическая обстановка и способ распространения семенных и вегетативных диаспор. Большинство моноцентрических видов (*Allium oleraceum*, *Cenolophium denudatum*, *Corydalis solida*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*, *Libanotis sibirica*, *Lotus corniculatus*, *Tragopogon orientalis*), неявнополицентрический вид *Anemonoides altaica* и явнополицентрический вид *Dianthus superbus* произрастают в луговых сообществах.

Изученные ЦП *G. cruciata* и *G. granulosa* расположены в сообществах суходольного луга, ЦП *C. denudatum* и *L. corniculatus* – на бечевнике реки. Для этих видов, за исключением *G. granulosa*, размножающегося с помощью луковичек, характерно семенное размножение с автохорным способом распространения семян. Данные виды характеризуются небольшой площадью своих ЦП (0.01-0.2га) при численности от 500 до нескольких тысяч экземпляров (Приложение 6).

ЦП *T. orientalis* встречаются в луговых ценозах пойменного и суходольного луга, ЦП *D. cruenta* – в сообществе овражно-лощинного луга. Для этих видов характерен анемохорный способ распространения семян, который способствует захвату больших территорий. ЦП этих видов занимают большие площади. ЦП *D. cruenta* при численности 75 экземпляров имеет площадь 1.1 га, ЦП *T. orientalis* охватывают площадь до 10 га при численности более 500 тысяч экземпляров.

ЦП *L. sibirica* и *A. oleraceum* расположены в сообществе пойменного луга, на территории, где проводится сенокошение. Их ЦП занимают площади 3.5 и 4.2 га соответственно. Распространение семян у *L. sibirica* и луковичек, образующихся в соцветиях, у *A. oleraceum* происходит в ходе уборки сена сельскохозяйственной техникой (скашивания и скатывания сена в рулоны).

ЦП *A. altaica* расположена на овражно-лощинном лугу, вид размножается семенным и вегетативным путём (корневищами), ЦП *C. solida* – на пойменном

лугу, вид имеет преимущественно семенной способ размножения. Семена этих видов распространяются в основном мирмекохорно. У *Anemonoides altaica* возможна также эндозоохория (Жизнь растений, 1980). Площадь ЦП *Corydalis solida* около 0.5 га при численности 640 тысяч экземпляров (плотность 133 экз./м<sup>2</sup>). Площадь ЦП *A. altaica* более двух га при численности более трёх миллионов экземпляров (плотность 160 экз./м<sup>2</sup>).

В лесных сообществах расположены ЦП моноцентрических видов *Corydalis solida* и *Crepis sibirica* и неявнополицентрических видов *Pulmonaria obscura* и *Viola collina*. ЦП *C. solida* на окраинах ельника-сероольшаника и ельника-осинника занимают площади 0.6 и 0.5 га соответственно, при этом их численность и плотность сильно отличаются (более полутора миллионов экземпляров при плотности 335 экз./м<sup>2</sup> и 400 тысяч при плотности 65 экз./м<sup>2</sup>). В ельнике-сероольшанике показатели плотности и численности в пять раз выше, так как более благоприятные почвенные условия и условия увлажнения. ЦП *C. sibirica*, семена которого распространяются анемохорно, занимают небольшие площади (0.05 га при численности около четырёх тысяч экземпляров), т. к. в условиях их местонахождений (ельнике-осиннике, ельнике-пихтарнике) затруднена анемохория. ЦП *P. obscura* и *V. collina* расположены в тех же сообществах (ельнике-сероольшанике и ельнике-осиннике). Эти виды размножаются вегетативно (с помощью корневищ) и семенами, которые распространяются в основном мирмекохорно. Их ЦП занимают площади от двух до трёх га при численности от 90 до 400 тысяч и плотности от четырёх до 22 экз./м<sup>2</sup> (Приложение 6).

**Онтогенетическая структура.** Изученные ЦП редких видов относятся к нормальным полночленным (*P. obscura*), нормальным временно неполночленным (*Gentiana cruciata*, *V. collina*) и неполночленным (*A. oleraceum*, *Dactylorhiza cruenta*, *L. sibirica*, *Tragopogon orientalis*). У некоторых видов (*V. collina*, *T. orientalis*, *G. cruciata*) неполночленность выражается в отсутствии проростков, так как на момент исследования (июнь-июль) они отсутствовали в ЦП. У некоторых видов (*T. orientalis*, *L. sibirica*) в ЦП отсутствуют субсенильная и сенильная

группы, так как генеративные особи этих монокарпических видов отмирают сразу после образования семян. В ЦП *C. solida* и *D. cruenta* отсутствие постгенеративных растений обусловлено особенностями их оногенеза и низкой встречаемостью растений этих групп в природных условиях (Дорошенко, 2007; Вахрамеева, 2000).

По классификации ЦП на основе положения абсолютного максимума в онтогенетическом спектре (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969) 14 ЦП являются молодыми (*A. oleraceum*, *Dactylorhiza cruenta*, *L. sibirica* и др.), четыре ЦП относятся к зрелым (две ЦП *T. orientalis* в сообществах пойменного и суходольного луга, ЦП *Lotus corniculatus* на бечевнике, ЦП 1 *G. cruciata* на пастбищном лугу с умеренным выпасом скота) и одна – к старым (ЦП 2 *G. cruciata* на зарастающем деревьями и кустарниками лугу). В этих ЦП представлены три варианта онтогенетических спектров: 11 видов имеют левосторонний (*A. oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida* и др.), три вида – центрированный (*Tragopogon orientalis*, *Lotus corniculatus*, *Gentiana cruciata* (ЦП 1)) и один вид – правосторонний спектр (*G. cruciata* (ЦП 2)) (Приложение 7). Левосторонний и центрированный спектры ЦП свидетельствуют об активном семенном возобновлении этих видов.

По классификации «дельта-омега», основанной на положении в системе координат  $\Delta$  и  $\omega$  (Животовский, 2001), 13 ЦП являются молодыми (*Allium oleraceum*, *Dactylorhiza cruenta*, *Libanotis sibirica* и др.), три – зреющими (*T. orientalis* (ЦП 1), *Lotus corniculatus*, *G. cruciata* (ЦП 1)), две – переходными (*G. cruciata* (ЦП 2), *Pulmonaria obscura* (ЦП 1)), одна – зрелой (*T. orientalis* (ЦП 2)) (Приложение 6). Классификация «дельта-омега» удобна тем, что позволяет пронаблюдать динамику возрастных спектров, в частности, переход от молодой ЦП к зреющей у *P. obscura* (ЦП 1), от зреющей к зрелой у *T. orientalis* (ЦП 1), от зрелой к стареющей у *G. cruciata* (ЦП 2).

Структура ЦП монокарпических и поликарпических растений отличается тем, что монокарпические травы (*L. sibirica* и *T. orientalis*) характеризуются отсутствием постгенеративной фракции. ЦП *L. sibirica* имеет высокое значение

индекса восстановления (62.3), высокую общую ( $17.53 \text{ экз/м}^2$ ) и низкую эффективную (2.32) плотность (Приложение 6). Эти показатели свидетельствуют о её способности к длительному самоподдержанию. Две луговых ЦП *T. orientalis* характеризуются небольшими значениями индексов восстановления (0.60 и 0.56), низкой физической плотностью (5.6 и  $5.1 \text{ экз/м}^2$ ) и близкой к ней по значению эффективной плотностью (3.98 и 3.7), что свидетельствует об их низкой способности к самоподдержанию. Причиной, по всей видимости, является низкая реализация семян *T. orientalis* во всходы в пределах их ЦП ввиду их анемохорного способа распространения.

ЦП поликарпических моноцентрических видов *G. cruciata* и *L. corniculatus* при небольшой площади имеют низкую плотность (от 3.6 до  $6.5 \text{ экз./м}^2$ ) (Приложение 6). Эффективная плотность у *G. cruciata* почти вдвое меньше физической (в ЦП 1 физическая плотность – 4.5, эффективная –  $2.71 \text{ экз./м}^2$ ; в ЦП 2 соответственно 6.5 и  $2.98 \text{ экз./м}^2$ ), что является свидетельством хорошей способности к самоподдержанию. У *L. corniculatus* значения физической и эффективной плотности отличаются незначительно ( $3.6$  и  $2.45 \text{ экз./м}^2$ ), что является показателем более низкой способности к самоподдержанию. Оба вида (*Gentiana cruciata* и *Lotus corniculatus*) в районе исследования характеризуются онтогенетическими спектрами с абсолютным максимумом на генеративной группе. Исключение составляет ЦП 2 *G. cruciata*, расположенная в зарастающем древесным подростом луговом фитоценозе, которая имеет онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на субсенильной группе. Преобладание постгенеративных растений в ЦП 2 *G. cruciata*, видимо, связано с наличием сильной конкуренции со стороны древесного подростка. Эта ЦП характеризуется более высоким значением индекса возрастности (0.54) и более низким значением индекса эффективности (0.46) по сравнению с ЦП 1 *G. cruciata*, расположенной в районе исследования в луговом сообществе со слабой антропогенной нагрузкой (выпас животных). Индекс возрастности ЦП 1 *G. cruciata* равен 0.32, а индекс эффективности – 0.60. На примере ЦП 2 *G. cruciata* мы можем наблюдать, что в условиях жесткой конкуренции у данного вида происходит более быстрое



завершение большой волны развития ЦП за счет сокращения продолжительности возрастных стадий, на что указывал А.А. Уранов (1975).

К поликарпическим неявнополицентрическим видам относятся короткокорневищно-стержнекорневое растение *Viola collina* и короткокорневищно-кистекокорневые растения *Anemonoides altaica*, *Pulmonaria obscura*, *Crepis sibirica*.

Исследование двух ЦП *V. collina* показало, что в каждой из них абсолютный максимум приходится на виргинильную стадию (Приложение 7). Преобладание виргинильных особей в возрастном спектре ЦП этого вида обусловлено его биологическими особенностями. Пополнение данной возрастной группы у *V. collina*, как у любого неявнополицентрического вида происходит и семенным, и вегетативным путём. Ещё одной причиной может быть медленное развитие особей на начальных этапах онтогенеза, характерное для представителей рода *Viola* (Смирнова, 1987). Индекс восстановления этих ЦП равен 4.5 и 9.6, что свидетельствует об их хорошей способности к самоподдержанию. Эти ЦП занимают большие площади (два и три га), при этом имеют физическую плотность 4.4 и 7.2 экз./м<sup>2</sup>. Их эффективная плотность –1.70 и 2.71 соответственно, что значительно меньше величин физической плотности. Более низкие по сравнению с физической значения эффективной плотности свидетельствуют о «молодости» ЦП (Животовский, 2001).

ЦП короткокорневищного вида *Anemonoides altaica* при площади 2.2 га имеет физическую плотность 161.3 экз./м<sup>2</sup>, при этом эффективная плотность в два раза ниже физической (72.6), вероятнее всего, это молодая ЦП. Она имеет левосторонний спектр с максимумом на виргинильных особях (вегетативных побегах) (Приложение 7). Границы особи у *A. altaica* очень сложно установить, поскольку для вида характерно вегетативное разрастание с образованием диффузных клонов (Смирнова, 1987). Так как у растений рода *Anemonoides* сложный онтогенез с двумя вариантами циклов воспроизведения: семенами и неглубокоомоложенными особями, то все нецветущие побеги у взрослых

генеративных растений при сборе материала принимались за виргинильные особи.

Две исследованных ЦП короткокорневищного растения *Pulmonaria obscura* площадью 2.8 и 2.0 га отличаются друг от друга индексом возрастности ( $\Delta$ ) (0.35 и 0.18). Это связано с разным участием в их спектре генеративной и постгенеративной фракций. Обе ЦП имеют левосторонний онтогенетический спектр и эффективную плотность в два раза ниже по величине, чем их физическая плотность (Приложение 6). Индекс восстановления ( $I_B$ ) той и другой ЦП незначительно больше единицы (2.2 и 1.5), что свидетельствует о невысокой способности к самоподдержанию.

ЦП *Crepis sibirica* имеет сходные с ЦП *Viola collina* и *P. obscura* показатели: левосторонний онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на виргинильной группе. Физическая плотность (9.12 экз./м<sup>2</sup>) в три раза больше эффективной (3.29 экз./м<sup>2</sup>), индекс восстановления высокий (8.5).

Таким образом, все короткокорневищно-кистекарневые виды (*Anemone alba*, *Pulmonaria obscura*, *Crepis sibirica*) и короткокорневищно-стержнекарневой вид *Viola collina* имеют левосторонние онтогенетические спектры с максимумом, в основном, на виргинильной группе (Приложение 7). Полученные нами результаты подтверждаются литературными данными (Онтогенез и структура..., 2001; Особенности онтогенеза..., 2001), согласно которым для кистекарневых короткокорневищных видов характерны преимущественно левосторонние спектры с господством прегенеративной фракции или молодых генеративных растений. ЦП этих видов в районе исследования, по всей видимости, способны к длительному самоподдержанию. Их возобновлению (и семенному, и вегетативному) во многом способствуют мезофильные условия в местах их произрастания.

ЦП корнеклубневого травянистого поликарпика *Dactylorhiza cruenta*, имеющая численность 75 экземпляров при площади 1.1 га, характеризуется преобладанием прегенеративной фракции (54.7%) (Приложение 7). Данная ЦП имеет невысокую способность к самоподдержанию, о чём свидетельствуют

индекс восстановления, который составляет 1.2, и индекс возрастности, равный 0.26.

Отличительной чертой ЦП луковичных растений *Allium oleraceum* и *Gagea granulosa* является то, что их самоподдержание осуществляется в основном вегетативным способом с помощью луковичек. Участие семенного размножения, по всей видимости, очень незначительное. ЦП занимают разную по величине площадь: ЦП *Allium oleraceum* имеет площадь 4.2 га при средней плотности 103.9 экз./м<sup>2</sup>, площадь ЦП *G. granulosa* 0.02 га при плотности 150.1 экз./м<sup>2</sup> (Приложение 6). В той и другой ЦП преобладают прегенеративные особи вегетативного происхождения. В ЦП *A. oleraceum* их доля – 57%, в ЦП *G. granulosa* – 65% (Приложение 7). Индексы восстановления той и другой ЦП немногим больше единицы (1.6 и 1.1 соответственно), что свидетельствует о небольшой способности этих ЦП к самоподдержанию.

**Виталитетная структура.** Нами изучена виталитетная структура десяти ЦП шести видов растений: моноцентрических – *Allium oleraceum*, *Gentiana cruciata*, *Corydalis solida*, *Tragopogon orientalis*, неявнополицентрического – *Anemonoides altaica* и явнополицентрического вида *Dianthus superbus*.

Виталитетные спектры показывают, что в ЦП неявнополицентрического вида *A. altaica* и явнополицентрического вида *D. superbus* преобладают особи низшего класса виталитета (67 и 77% соответственно) (Приложение 8). Миниатюризация растений у этих видов связана с тем, что особи в их ЦП пространственно сближены (образуют скопления (куртины)), и вследствие этого происходит перекрывание их фитогенных полей (плотность особей в ЦП *D. superbus* составляет 155, в ЦП *A. altaica* – 160 экземпляров на 1 м<sup>2</sup> (Приложение 6). У моноцентрических видов *A. oleraceum*, *G. cruciata*, *T. orientalis* особи пространственно удалены друг от друга (их фитогенные поля не перекрываются) и это отражается на виталитетном спектре их ЦП: в нём высока доля особей промежуточного класса виталитета (47, 36 и 34 % соответственно).

Расчет индекса виталитета Q (Злобин, 2009) для десяти ЦП показал, что все они относятся к депрессивным (Приложение 8). Частично это связано с

биоморфой растений, частично с тем, что виды, пребывая на границах своих ареалов, произрастают в нетипичных для них сообществах, и поэтому испытывают более сильную конкуренцию со стороны других видов, чем в сообществах в центре своего ареала. О том, что ценотический фактор оказывает мощное воздействие на виталитет ЦП, свидетельствует виталитетный состав ЦП 2 *G. cruciata*, расположенной в луговом сообществе, зарастающем древесным подростом. Эта ЦП на 100% состоит из особей низшего класса виталитета. Высокий процент (72-88%) особей низшего класса виталитета наблюдается во всех ЦП *C. solida*, что связано с их высокой плотностью (65-335 экз./м<sup>2</sup>) (Приложение 6).

Изменение виталитетного состава особей в ЦП в сторону увеличения числа растений низшего класса виталитета является их реакцией на воздействие неблагоприятного фактора. Снижение жизнеспособности позволяет им выживать в экстремальных для них условиях. Чем неблагоприятнее среда, тем больше появляется в ЦП особей низшего класса виталитета. Благодаря этому они способны неограниченно долго существовать в данных местообитаниях при изменении в них условий обитания (Кононова, 2014д). Если вид существует в среде, где все условия в границах пределов его синэкологического оптимума (например, *Allium oleraceum* в сообществе пойменного луга (Приложение 12)), его ЦП близки к равновесным (индекс Q незначительно отличается от доли особей низшего класса виталитета), в спектре высока доля особей промежуточного класса виталитета – 47% (Приложение 8).

Индексы виталитета ЦП (IVC), вычисленные по формуле А.Р. Ишбирдина, М.М. Ишмуратовой (2004), у изученных видов имеют значения от 0.69 до 1.3 (Приложение 8). Самый низкий индекс IVC имеет ЦП *Gentiana cruciata*, расположенная на зарастающем древесным подростом лугу, что свидетельствует о наличии в этом сообществе неблагоприятных условий для формирования признаков, выбранных для расчета (высота растений, число соцветий и цветков в них, число плодов). У всех остальных ЦП индексы значительно выше (от 0.92 до 1.31). Самый высокий индекс IVC (1.31) имеет ЦП *G. cruciata*, расположенная в

сообществе, где проводится выпас скота. Высокие значения индексов (1.15 и 1.16) имеют также ЦП *Corydalis solida* и *Tragopogon orientalis*, расположенные в сообществах, где проводится сенокошение.

Сравнительный анализ ценопопуляционных характеристик редких видов показал:

1) Большинство изученных ЦП являются «молодыми», о чём свидетельствуют значения эффективной плотности, более низкие по сравнению с физической плотностью;

2) Большинство видов характеризуется средней эффективностью размножения (индексы восстановления ( $I_B$ ) их ЦП от 1.1 до 9.6). Высокая эффективность размножения особей наблюдается только в ЦП двух видов: в ЦП *Libanotis sibirica* ( $I_B$  равен 62.3) и в ЦП 1 *Corydalis solida*, расположенной в сероольшанике ( $I_B$  равен 24.6). Низкая эффективность размножения особей в ЦП *Gentiana cruciata*, *Lotus corniculatus*, *Tragopogon orientalis* (значения индексов восстановления их возрастных спектров меньше единицы).

3) Для большинства ЦП свойственны замедленные процессы старения, о чём свидетельствуют низкие значения индексов старения (от 0.00 до 0.02). К быстростареющим относится только две ЦП (их индексы старения 0.2 и 0.32): ЦП 1 *Pulmonaria obscura* в районе геологического обнажения «Аристово», подверженная сильному антропогенному стрессу (сбор цветов и вытаптывание), и ЦП 2 *Gentiana cruciata*, расположенная в зарастающем древесным подростом луговом фитоценозе.

4) Анализ возрастной структуры ЦП редких видов с использованием классификации Л.А. Жуковой (1967), А.А. Уранова, О.В. Смирновой (1969) и классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) показал, что 14 ЦП являются молодыми по положению абсолютного максимума в онтогенетическом спектре и 13 ЦП являются молодыми по положению в системе координат «дельта-омега». Тип большинства ЦП по положению абсолютного максимума совпадает с их типом по положению в системе координат «дельта-омега», так как они характеризуются одновершинными спектрами.

5) Анализ виталитетной структуры ЦП редких видов с использованием метода определения критерия (Q) Ю. А. Злобина (2009) показал, что ЦП большинства изученных редких видов имеют виталитетные спектры с преобладанием особей низшего класса виталитета за исключением ЦП *Allium oleraceum*, в которой преобладают особи промежуточного класса виталитета. Анализ виталитетной структуры ЦП с использованием индекса виталитета ЦП (IVC), предложенного А. Р. Ишбирдиным и М. М. Ишмуратовой (2004), показал, что для поддержания благоприятных условий для произрастания таких видов, как *Gentiana cruciata*, *Corydalis solida*, *Tragopogon orientalis*, произрастающих в районе исследования (в подзоне средней тайги) в интразональных (луговых) сообществах, необходимы умеренные антропогенные нагрузки в виде сенокошения и выпаса скота. Они предотвращают зарастание лугов древесной растительностью и создают условия, благоприятные для возобновления этих видов (уменьшают накопление ветоши на почве, умеренный выпас ускоряет всхожесть семян, т. к. способствует попаданию их в почву).

Среди вычисленных показателей для ЦП редких видов, одним из важных является индекс восстановления ( $I_B$ ), предложенный Л.А Жуковой (1987б). Он показывает, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способна восстановить прегенеративная фракция и тем самым даёт возможность прогнозировать будущее развитие ЦП. Расчеты индексов восстановления ( $I_B$ ) свидетельствуют об относительно хорошей способности к самоподдержанию 15 ЦП из 20 (75%), т. к. значения  $I_B$  этих ЦП больше единицы (Приложение 6). Процессы возобновления затруднены и нестабильны в ЦП *Gentiana cruciata*, *Lotus corniculatus* и *Tragopogon orientalis* (значения  $I_B$  этих ЦП меньше единицы). Причиной служат острая межвидовая конкуренция (деятельность фитофагов, зарастание луговых фитоценозов), нестабильный режим увлажнения, затрудняющий процесс реализации семян во всходы в летне-осенний период, когда наблюдается прорастание семян у *L. corniculatus* (Писковацкова, Михайловская, 1983), *T. orientalis* и *G. cruciata* (данные автора, Приложение 13).

## 5.2. Семенная продуктивность некоторых редких видов растений

Нами исследованы средняя семенная продуктивность и урожай семян по методике Т.А. Работнова (1960) и потенциальная и фактическая семенная продуктивность с использованием методики И.В. Вайнагий (1974) в девяти ЦП пяти редких видов растений: *Anemonoides altaica*, *Allium oleraceum*, *Corydalis solida*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* (Таблица 8). Средняя семенная продуктивность была определена в расчете на одну особь, общая семенная продуктивность (урожай семян) вычислена в расчете на один м<sup>2</sup>.

Урожай семян *A. oleraceum* составляет 575 шт./м<sup>2</sup>, фактическая семенная продуктивность меньше потенциальной в 5 раз (Таблица 8), что вызвано в первую очередь эндогенным фактором – истощением особей вследствие образования в соцветиях вегетативных диаспор – луковичек. Частично на образование семян влияет то, что период цветения у данного растения приходится на 20 июля – 15 августа, когда активность насекомых-опылителей уже снижена. Низкий процент семенификации (20.4%) компенсируется образованием в соцветиях вегетативных диаспор (луковичек), которые образуются в количестве  $40.3 \pm 2.2$  штук на один побег (Кононова, 2014а). Участие семян в образовании проростков, видимо, очень незначительно, так как все обнаруженные всходы были вегетативного происхождения. Низкая реализация семян во всходы вызвана неблагоприятным воздействием абиотического окружения: ЦП *A. oleraceum* почти каждый год во время весеннего паводка замывается слоем аллювия, что приводит к гибели большого количества не только семенных, но и вегетативных диаспор. Приживаются только те луковички, которые окажутся в оптимальных для прорастания условиях.

В ЦП *A. altaica* потенциальная семенная продуктивность особей составляет 32 семезачатка, что значительно ниже ранее известных результатов (40-80 семязачатков) (Горышина, 1969). Фактическая семенная продуктивность незначительно отличается от потенциальной (Таблица 8). Известно, что этот показатель сильно варьирует в разных условиях произрастания (Рысина, 1968).



Таблица 8

Средняя семенная продуктивность и урожай семян некоторых редких видов растений

| № | Название вида,<br>№ ЦП/фитоценоз                                                        | Высота<br>растений,<br>см  | Средняя семенная продуктивность<br>одной особи, шт. |             | Урожай<br>семян,<br>шт./м <sup>2</sup> |
|---|-----------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|-----------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------|
|   |                                                                                         |                            | Потенциальная                                       | Фактическая |                                        |
| 1 | <i>Allium oleraceum</i> /<br>разнотравно-злаковый<br>пойменный луг                      | 54.8±1.1<br>38-65<br>11    | 77                                                  | 16          | 575                                    |
| 2 | <i>Anemonoides altaica</i> /<br>овражно-лощинный луг                                    | 15.8±0.6<br>13-27<br>18    | 32                                                  | 25          | 581                                    |
| 3 | <i>Gentiana cruciata</i> , ЦП 1 /<br>суходольный разнотравно-<br>злаковый луг           | 47.8±5.5<br>34-60<br>12    | 39850                                               | 33371       | 86764                                  |
| 4 | <i>Gentiana cruciata</i> , ЦП 2 /<br>зарастающий суходольн.<br>разнотравно-злаковый луг | 30.7±5.7<br>22-43<br>21    | 1841                                                | 903         | 2257                                   |
| 5 | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 1 /<br>сероольшаник<br>разнотравный                        | 13.4 ± 0.4<br>9-19<br>20   | 88.0                                                | 80.0        | 1048                                   |
| 6 | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 2 /<br>разнотравно-злаковый<br>пойменный луг               | 11.7± 0.4<br>9-15<br>18    | 145                                                 | 130         | 2496                                   |
| 7 | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 3 /<br>Ельник-осинник<br>разнотравный                      | 14.6 ± 0.4<br>12-18<br>15  | 90                                                  | 89          | 1682                                   |
| 8 | <i>Tragopogon orientalis</i> ,<br>ЦП 1 / суходольный<br>разнотравно-злаковый луг        | 84.7 ± 1.6<br>75-104<br>19 | 350                                                 | 315         | 872                                    |
| 9 | <i>Tragopogon orientalis</i> ,<br>ЦП 2 / пойменный<br>разнотравно-злаковый луг          | 93,2 ± 2,8<br>98-115<br>14 | 545                                                 | 440         | 466.0                                  |

Примечание. В таблице приведены среднее значение ± стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения высоты генеративных побегов, коэффициент вариации (%).

Продуцируемое количество семян у *Anemonoides altaica*, в среднем, составляет 581 шт./ м<sup>2</sup>, что является достаточным для самоподдержания данной ЦП, имеющей среднюю плотность 161.3 экз./м<sup>2</sup> (Приложение 6).

В исследуемых ЦП *Corydalis solida* потенциальная семенная продуктивность составляет 88-145 семезачатков на одну особь, фактическая – 80-130. Урожай семян 1048-2496 шт./м<sup>2</sup>, что в 1.4-3.3 раза больше результатов, полученных при исследовании ЦП *C. solida* в Белгородской области в дубняке снытевом (Смирнова, Черемушкина, 1975). Особенно высокая семенная продуктивность (2496 шт./м<sup>2</sup>) наблюдается в ЦП 2 *C. solida* в сообществе пойменного луга, видимо, это связано с хорошими условиями освещения и увлажнения (ЦП1 и ЦП3 расположены в верхней части приводораздельных склонов, где почва более сухая). По шкале влажности Г.Элленберга (Ellenberg et al., 1991) *C. solida* является индикатором хорошо увлажнённых (свежих) почв (5-я ступень). Данный вид также отличается высоким светолубием (Смирнова, Черемушкина, 1975). Более высокая семенная продуктивность *C. solida* в ЦП 2 может быть обусловлена также высоким содержанием подвижного фосфора в почве пойменного луга (Ягодин, 2002).

Растения *Tragopogon orientalis*, произрастающие в разных сообществах (на пойменном и суходольном лугу), незначительно отличаются потенциальной и фактической семенной продуктивностью (Таблица 8). Урожай *T. orientalis* в условиях пойменного и суходольного луга в районе исследования составил 466 и 872 шт./м<sup>2</sup> соответственно, что в 4-5 раз меньше, чем в сообществах Воронежской области (Ильичёва, 2009). Семенная продуктивность этого вида значительно снижена экзогенными факторами: от 20 до 68 % генеративных особей в его ЦП поражены головней (Кононова, 2014в). Однако, и в той, и в другой ЦП семенная продуктивность позволяет поддерживать плотность особей 5.1 – 5.6 экз. / м<sup>2</sup> (Приложение 6).

Растения *Gentiana cruciata* в разных сообществах имеют разную продуктивность семян. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность в ЦП 1 *G. cruciata*, расположенной на суходольном лугу со слабой антропогенной

нагрузкой (выпас скота), отличается незначительно (Таблица 8), это свидетельствует о том, что в ней на растения в период цветения и формирования плодов нет сильного стрессирующего абиотического и биотического воздействия. В ЦП 2 фактическая продуктивность семян вдвое меньше потенциальной. Особи *G. cruciata* в этой ЦП, расположенной на зарастающем суходольном лугу, в среднем, на 17 см ниже, чем особи в ЦП 1, расположенной на пастбищном лугу, а их средняя семенная продуктивность и урожай семян ниже в 37 и 38 раз соответственно (Таблица 8). Эти различия возникли на фоне возрастающей с каждым годом фитоценотической конкуренции, имеющей место в ЦП 2. Сравнение плотности ювенильных растений (на один м<sup>2</sup>) с урожаем семян показывает, что реализация семян во всходы ничтожно мала, значительная часть их в той и другой ЦП *G. cruciata* гибнет. В таблице 9 приведены данные по восьмилетней динамике семенной продуктивности и урожая семян в ЦП 2 *G. cruciata*, исследованной школьниками на занятиях экологического кружка (Кононова, 2014г). Из данных таблицы 9 следует, что на протяжении первых трёх лет наблюдений (2006–2008 годы) у всех особей увеличивалась средняя семенная продуктивность и, соответственно, возрастал урожай.

Таблица 9

Динамика семенной продуктивности в ценопопуляции *Gentiana cruciata* (ЦП 2)

| Годы | g <sub>1</sub> |      |      | g <sub>2</sub> |       |      | g <sub>3</sub> |      |      | Урожай<br>семян на<br>1 м <sup>2</sup> |
|------|----------------|------|------|----------------|-------|------|----------------|------|------|----------------------------------------|
|      | 1              | 2    | 3    | 1              | 2     | 3    | 1              | 2    | 3    |                                        |
| 2006 | 1.6            | 474  | 758  | 0.5            | 810   | 405  | 0.9            | 474  | 427  | 1590                                   |
| 2007 | 1.7            | 1264 | 2149 | 0.3            | 4050  | 1215 | 0.2            | 1264 | 253  | 3617                                   |
| 2008 | 1.7            | 1343 | 2283 | 0.5            | 16058 | 8029 | 0.4            | 5642 | 2257 | 12569                                  |
| 2009 | 0.6            | 0    | 0    | 0.1            | 0     | 0    | 1.8            | 0    | 0    | 0                                      |
| 2010 | 0.7            | 1458 | 1021 | 0.1            | 0     | 0    | 1.9            | 1323 | 2514 | 3534                                   |
| 2011 | 0.8            | 961  | 769  | 0.2            | 2268  | 454  | 1.7            | 929  | 1579 | 2802                                   |
| 2012 | —              | —    | —    | 1.0            | —     | —    | 1.6            | 902  | 1443 | 1443                                   |
| 2013 | 0.1            | 4200 | 420  | нецв.          | —     | —    | 3.0            | 3182 | 9546 | 9966                                   |

Обозначения: g<sub>1</sub> — молодая генеративная особь, g<sub>2</sub> — зрелая генеративная особь, g<sub>3</sub> — старая генеративная особь, 1 — плотность особей на 1 м<sup>2</sup>, 2 — реальная семенная продуктивность одной особи, 3 — урожай семян на 1 м<sup>2</sup>, нецв. — нецветущая особь.

В 2009 году семенная продуктивность упала до нуля, так как почти все цветки и незрелые плоды были повреждены фитофагами. В 2010 году семенная продуктивность и урожай снова повысились, но в течение последующих двух лет они стали резко снижаться, что было вызвано уменьшением количества цветков в соцветиях и перерывом в цветении большой группы генеративных особей, а также переходом некоторых из них в квазисенильное состояние. В 2013 году семенная продуктивность вновь возросла, так как зацвели растения, сделавшие однолетний перерыв в цветении, причём они образовали значительно большее количество цветков и плодов по сравнению с ежегодно цветущими особями. Самый высокий урожай семян в ЦП 2 *Gentiana cruciata* наблюдался в 2008 году, который способствовал увеличению плотности прегенеративных растений в течение двух последующих лет (в 2009 г и 2010 г) (Таблица 10). Последующее снижение семенной продуктивности в 2010-2012 гг. привело к снижению плотности прегенеративных растений в 2011-2012 гг. Полное отсутствие урожая семян, вызванное активностью фитофагов, в 2009 г не вызвало существенного снижения плотности прегенеративных растений в последующие годы, что объясняется наличием у этого растения надземного банка семян. По нашим наблюдениям, большая часть семян сохраняется не в почве, а внутри коробочек на сохранившихся с прошлого года сухих стеблях, не успевая высыпаться. Разновременное попадание семян в почву способствует появлению всходов даже в те годы, когда семян образуется очень мало. Эти сложившиеся в условиях данной ЦП механизмы регулирования численности и плотности успешно обеспечивают её самоподдержание.

В ходе мониторинговых наблюдений установлено, что создаваемый растением надземный банк семян способствует поддержанию плотности растений на одном уровне на протяжении нескольких последующих лет. При значительном снижении в эти годы семенной продуктивности особей (вплоть до нуля) количество всходов сохраняется приблизительно на одном уровне (Таблица 9).

Динамика плотности особей в ценопопуляции *Gentiana cruciata* (ЦП 2, зарастающий луг)

| Показатели                                            | Годы исследования     |                       |                       |                       |                       |                       |                       |                       |
|-------------------------------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
|                                                       | 2006                  | 2007                  | 2008                  | 2009                  | 2010                  | 2011                  | 2012                  | 2013                  |
| Общая плотность ЦП, экз./м <sup>2</sup>               | 4.4±1.3<br>1-9<br>95  | 5.4±1.2<br>1-11<br>69 | 6.0±1.5<br>1-13<br>77 | 6.6±1.5<br>1-14<br>74 | 7.6±1.6<br>2-17<br>68 | 6.7±1.5<br>1-15<br>69 | 6.5±1.5<br>1-14<br>74 | 6.7±1.5<br>1-14<br>72 |
| Плотность прегенеративных особей, экз./м <sup>2</sup> | 0.5±0.2<br>0-2<br>140 | 0.8±0.3<br>0-2<br>100 | 1.4±0.4<br>0-3<br>89  | 2.0±0.6<br>0-4<br>88  | 3.0±0.7<br>0-8<br>78  | 1.9±0.5<br>0-4<br>80  | 1.9±0.6<br>0-6<br>92  | 2.2±0.7<br>0-8<br>109 |
| Плотность генеративных особей, экз./м <sup>2</sup>    | 3.0±0.9<br>0-7<br>82  | 3.1±0.7<br>1-7<br>69  | 3.0±0.7<br>1-7<br>75  | 2.5±0.6<br>1-7<br>71  | 3.1±0.8<br>1-8<br>78  | 3.2±0.7<br>1-7<br>71  | 2.5±0.6<br>1-7<br>78  | 3.0±0.8<br>1-7<br>85  |

Примечание. В таблице приведены среднее значение ± стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения плотности на пробных площадках, коэффициент вариации (%).

### 5.3. Оценка состояния и рекомендации по охране изученных ценопопуляций

Оценка состояния ЦП редких видов проведена согласно методике А. Р. Ишбирдина, М. М. Ишмуратовой (2009).

Состояние десяти ЦП шести моноцентрических видов (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, *Lotus corniculatus*, *Libanotis sibirica*) и двух неявнополицентрических (*Pulmonaria obscura*, *Viola collina*) видов оценено на основе анализа трех ценопопуляционных характеристик (численности, плотности и возрастной структуры ЦП).

Численность всех десяти ЦП высокая, по шкале бальной оценки (Денисова и др., 1986) она составляет от 3 до 5 баллов (от 75 экземпляров до нескольких тысяч), при этом их площади сильно варьируют: минимальная (0.01 га) – у *C. denudatum* и *L. corniculatus*, максимальная (3.5 га) – у *L. sibirica*. Плотность ЦП большинства видов, за исключением *D. cruenta*, не ниже трёх особей на 1 м<sup>2</sup> (самая маленькая у *Lotus corniculatus* – 3.6 экз/м<sup>2</sup>, наибольшая – у *Libanotis sibirica* за счёт большого количества ювенильных растений – 17.5 экз/м<sup>2</sup>, при этом не происходит перекрывания фитогенных полей особей).

Все ЦП имеют левосторонние возрастные спектры, за исключением ЦП *L. corniculatus*, у которой наблюдается центрированный онтогенетический спектр. Оба спектра, левосторонний и центрированный, свойственны ценопопуляциям с интенсивным возобновлением. У семи из этих видов (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Pulmonaria obscura*, *Lotus corniculatus*, *Libanotis sibirica*, *Viola collina*) возобновление происходит преимущественно семенным способом, у *Gagea granulosa* – вегетативным (при помощи луковичек). ЦП растений с преимущественно семенным способом возобновления, имеющие левосторонний спектр, уязвимы в силу того, что в них небольшое число плодоносящих растений и любое снижение семенной продуктивности, вызванное экзогенными факторами (деятельностью фитофагов и др.), сопровождающееся уничтожением большого числа семенных диаспор, может поставить под угрозу их существование. Центрированный онтогенетический спектр свидетельствует об интенсивном семенном возобновлении, но слабой реализации семян во всходы, что делает эти ЦП уязвимыми.

Индекс восстановления ( $I_B$ ) большинства ЦП больше единицы, что свидетельствует о хорошей способности к возобновлению, самое высокое значение индекса у *Libanotis sibirica* (62.3) (Приложение 6). Низкий индекс восстановления (0.3) имеет только ЦП *Lotus corniculatus*, что свидетельствует о её низкой способности к возобновлению.

Таким образом, большинство ЦП (восемь из десяти) (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, ЦП 2 *Pulmonaria obscura*, *Libanotis sibirica*, две ЦП *Viola collina*) находятся в относительно стабильном состоянии, так как характеризуются достаточно высокой численностью, оптимальной плотностью, левосторонними возрастными спектрами и значениями индексов восстановления ( $I_B$ ) большими единицы. По классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) и классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) эти ЦП относятся к молодым. Не смотря на методические различия между этими классификациями,

ЦП относятся к одному типу, так как их возрастные спектры имеют одновершинные возрастные распределения.

В нестабильном состоянии пребывают ЦП *Lotus corniculatus* и ЦП 1 *Pulmonaria obscura*. ЦП *L. corniculatus* характеризуется центрированным возрастным спектром и низким значением индекса восстановления ( $I_B$ ) (ниже единицы), доля прегенеративных особей в ней – 23% (Приложение 7). Эта ЦП по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) относится к зреющей, по классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) – к зрелой. ЦП 1 *Pulmonaria obscura* по классификации на основе критерия абсолютного максимума относится к молодой, по классификации «дельта-омега» – относится к переходной от молодой к зрелой, виргинильные особи в ней составляют 48%, субсенильные – 15% (Приложение 7). Это быстростареющая ЦП, индекс старения, вычисленный по возрастному спектру, равен 0.2 (Приложение 7).

С целью сохранения ЦП таких видов, как *Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, *Pulmonaria obscura*, *Lotus corniculatus*, *Libanotis sibirica*, *Viola collina*, следует рекомендовать меры охраны, направленные в первую очередь на сохранение плодоносящих растений. Поскольку это моноцентрические и неявнополицентрические виды, самовозобновление их ЦП происходит преимущественно семенным путём, за исключением *Gagea granulosa*, размножающегося луковичками. К мерам их охраны следует отнести:

- запрет на сбор растений и их цветов (в первую очередь это относится к видам *Dactylorhiza cruenta*, *Pulmonaria obscura*, *Viola collina*);
- запрет на скашивание травы в местах нахождения ЦП *Cenolophium denudatum* и *Libanotis sibirica* в годы их массового цветения;
- проведение мероприятий, предотвращающих зарастание луговых сообществ (периодические скашивания) в местах нахождения ЦП перечисленных видов;



– поддержание сложившегося режима увлажнения в местах нахождения ЦП редких видов, что предполагает сохранение от вырубki лесов в местах их обитания и на сопредельных с ними территориях.

На основе комплексного анализа четырёх ценопопуляционных характеристик (численности, плотности, онтогенетической и виталитетной структуры) и семенной продуктивности особей дана **оценка состояния ценопопуляций *Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis*.**

ЦП *Allium oleraceum* и *Anemonoides altaica* имеют высокую численность (5 баллов по шкале бальной оценки (Денисова и др., 1986) )и занимают площади 4.2 и 2.2 га соответственно. Плотность высокая (103.9 и 161.3 экз./м<sup>2</sup> соответственно). Обе ЦП характеризуются левосторонним возрастным спектром и имеют высокие значения индекса восстановления (Приложение 6), что свидетельствует об их хорошей способности к возобновлению. По классификации «Дельта-омега» (Животовский, 2001) и классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) они относятся к молодым (Приложения 6, 7).

Исследование семенной продуктивности особей *Allium oleraceum* показало, что семена незначительно участвуют в самоподдержании ЦП, возобновление осуществляется в основном вегетативными диаспорами – луковичками. Их в соцветиях образуется в 2.5 раза больше, чем семян (40.3 и 15.8 штук на одну особь соответственно). Общее количество семенных и вегетативных диаспор на один м<sup>2</sup> составляет 2038.4 штук. Сравнение урожая диаспор предыдущего года (2013) с плотностью прегенеративных особей следующего (2014) показало, что их реализация во всходы составляет 2.9% (59.2 штук на один м<sup>2</sup>). Большинство диаспор гибнет во время весеннего паводка (Кононова, 2014а).

Исследование семенной продуктивности особей *Anemonoides altaica* позволяет сделать вывод, что в данной ЦП сравнительно небольшая потенциальная семенная продуктивность: 32.3 семезачатка на одну особь (Таблица 8). Это значительно ниже, чем в сообществах лесостепных дубрав, где

их количество от 40 до 80 на одну особь (Горышина, 1969). В исследуемой ЦП фактическая семенная продуктивность (25.4) близка к потенциальной (32.3) (Таблица 8). Урожай семян составляет 581.0 на один м<sup>2</sup> при плотности прегенеративных растений 47.3 экз./м<sup>2</sup> (Приложения 6, 7). Поскольку исследование урожая семян и плотности проведено в один и тот же год (2014), не провести сравнение этих показателей. Если предположить, что семенная продуктивность в предыдущий год имела приблизительно то же значение (580 шт./м<sup>2</sup>), при этом не брать во внимание наличие почвенного банка семян, то реализация семян во всходы очень низкая, приблизительно равна восьми процентам. ЦП *Anemonoides altaica* имеет левосторонний спектр с максимумом на виргинильных особях (Приложение 7). Так как для *A. altaica* свойственно размножение вегетативными диаспорами «корневищного» типа, большинство виргинильных особей представляют собой вегетативные побеги взрослых генеративных растений. Если при исследовании возрастной структуры ЦП за счётную единицу принять не побег, а особь, доля виргинильных растений в возрастном спектре, будет значительно меньше. Вероятнее всего, онтогенетический спектр будет не левосторонним, а центрированным, в этом случае индекс восстановления будет иметь значение меньше единицы, и ЦП будет характеризоваться низкой способностью к самоподдержанию. К сожалению, установить границы особи у растений рода *Anemonoides*, не раскапывая корневую систему, практически невозможно, поскольку для вида характерно вегетативное разрастание с образованием диффузных клонов (Смирнова, 1987).

Состояние ЦП *Allium oleraceum* и *Anemonoides altaica* следует считать относительно стабильным. ЦП *A. oleraceum* на данный момент характеризуется хорошей способностью к возобновлению (индекс восстановления больше единицы), но так как очень небольшой процент диаспор (2.9%) реализуется во всходы, любые изменения факторов среды обитания, которые будут приводить к гибели вегетативных диаспор, могут поставить под угрозу её существование (Кононова, 2014а). ЦП *A. altaica* по значению индекса восстановления на момент

исследования также имеет высокую способность к возобновлению (Приложение 6). Её самоподдержание осуществляется двумя способами (семенами и неглубокоомоложенными особями), в качестве господствующего выступает последний способ, о чем свидетельствует возрастной спектр с максимумом на виргинильной группе (Приложение 7). Доля виргинильных (взрослых вегетативных) особей в нём примерно в два раза больше, чем ювенильных и имматурных растений (56.5% и 29.3% соответственно).

Согласно классификации функциональных типов редких видов растений (Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992) результаты исследования позволяют отнести виды *Allium oleraceum* и *Anemonoides altaica* к ценотическим пациентам с чертами эксплерентов. Это виды с узким диапазоном экологических потенций. Даже небольшие сдвиги в условиях существования и связанное с этим изменение фитоценотической ситуации могут поставить их под угрозу исчезновения. Основной способ сохранения видов этой группы – охрана конкретных ценопопуляций и их местообитаний (Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992). Для поддержания ЦП *A. oleraceum* и *A. altaica* в стабильном состоянии следует рекомендовать меры охраны, направленные на обеспечение успешного семенного и вегетативного размножения их особей. Для поддержания высокой семенной продуктивности растений необходимо исключить воздействие факторов, снижающих численность генеративных особей. В исследуемой ЦП *A. oleraceum* антропогенным фактором, препятствующим семенному размножению, является сенокошение, которое проводится в начале цветения особей (в июле), и потому лишает растения возможности образовать семена. Однако, периодические сенокошения (один раз в два года) в пределах ЦП *A. oleraceum* необходимы для поддержания фитоценотических условий. На вегетативный способ размножения луковичками сенокошение, напротив, оказывает положительное влияние, так как способствует их распространению. На успешность семенного размножения *A. altaica* также положительно влияет сенокошение в местах нахождения ЦП, которое проводится после завершения периода вегетации этого растения (в конце

июня) и умеренный выпас домашнего скота (животные вдавливают семена в почву, способствуя их прорастанию).

Хорошие показатели состояния ЦП и высокую семенную продуктивность особей имеет *Corydalis solida*. Все три ЦП характеризуются высокой численностью (5 баллов по шкале бальной оценки (Раменский, 1937)) при площади около 0.5 га. Плотность двух ЦП *C. solida* (ЦП 2 и ЦП 3) можно считать оптимальной (133.3 и 64.5 экз./м<sup>2</sup>), плотность ЦП 1 *C. solida* (335 экз./м<sup>2</sup>) выше оптимальной по причине большого числа проростков и ювенильных растений. При такой высокой плотности происходит перекрывание фитогенных полей особей и обостряется внутривидовая конкуренция. Все ЦП *C. solida* имеют левосторонний онтогенетический спектр и высокие значения индекса восстановления (больше единицы), что свидетельствует об их хорошей способности к возобновлению. По классификации «Дельта-омега» (Животовский, 2001) и классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) все три ЦП *C. solida* относятся к молодым.

В исследуемых ЦП *C. solida* фактическая семенная продуктивность незначительно отличается от потенциальной (Таблица 8). Урожай семян высокий (1000-2500 шт./ м<sup>2</sup>), что в 1.4-3.3 раза больше результатов, полученных при исследовании семенной продуктивности этого вида в Белгородской области в дубняке снытевом (Смирнова, Черемушкина, 1975). Особенно высокая семенная продуктивность в ЦП 2 (2496 шт./м<sup>2</sup>), расположенной в сообществе пойменного луга, где по сравнению с двумя другими ЦП лучше условия увлажнения и освещения, на что указывает доминирование в ней *Anthriscus sylvestris* (седьмая ступень по шкале освещенности, пятая ступень по шкале влажности Г. Эленберга (1996)), являющегося индикатором средневлажных (свежих) почв, растущим, как правило, при полном освещении. Только в ЦП 1, где самая низкая семенная продуктивность (в 1.5-2.5 раза ниже, чем в ЦП 2 и ЦП 3), наблюдается высокая реализация семян во всходы – 28% (прорастает каждое четвертое семя, образовавшееся в предыдущий год, если не брать во внимание почвенный банк семян), в остальных ЦП – она низкая – 2-4% (прорастает одно из 26-56 семян)

(Расчеты произведены на основе данных таблицы 8 и приложений 6, 7). В действительности весной следующего года прорастают семена, образовавшиеся не только в предыдущий год, но и значительно раньше, так как у *Corydalis solida* создаётся почвенный банк семян (Рысина, 1973). В сообществах, где расположены ЦП 2 и ЦП 3, основной причиной, препятствующей прорастанию семян, является накопление на почве толстого слоя ветоши из стеблей и листьев травянистых растений.

Из результатов исследования следует, что *C. solida* относится к видам, которые сочетают в себе свойства эксплерентов и ценотических пациентов (Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992). Он обладает низкой сопротивляемостью ценотической конкуренции и реагирует на её возрастание увеличением семенной продуктивности. Максимальную продуктивность семян (2496 шт./м<sup>2</sup>) *C. solida* имеет в луговом сообществе, где наиболее высокая конкуренция со стороны других травянистых растений. Для сохранения ЦП *C. solida* в удовлетворительном состоянии следует рекомендовать меры охраны, направленные на поддержание сложившихся экотопических условий, которые будут включать регуляторные воздействия, способствующие созданию условий, благоприятных для семенного возобновления (предотвращающие накопление ветоши на почве), и меры, направленные на сохранение цветущих растений. Это очень важно для данного вида, так как, чтобы поддерживать на оптимальном уровне плотность ЦП (64-133 экз./м<sup>2</sup>), ему необходима семенная продуктивность не менее 1000-2500 шт./м<sup>2</sup>.

Среди двух исследованных ЦП *Gentiana cruciata* только одна из них (ЦП 1) характеризуется высокой численностью (более 500 экземпляров) при площади 0.1 га (Приложение 6). Плотность ЦП 1 *G. cruciata* составляет 4.5 экз./м<sup>2</sup>, для данного вида она является оптимальной, так как не происходит перекрытия фитогенных полей особей. ЦП 1 имеет централизованный онтогенетический спектр, свидетельствующий о высокой численности генеративных особей и их низкой семенной продуктивности или же слабой реализации семян во всходы. О низкой способности этой ЦП к возобновлению говорит также значение индекса

восстановления, меньшее единицы и низкое значение индекса старения (0.1) (Приложение 6). По классификации «Дельта-омега» (Животовский, 2001) ЦП 1 *Gentiana cruciata* является зреющей. По классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) эта ЦП является зрелой. Названия типов ЦП по двум приведенным классификациям не совпадают, так как возрастные распределения имеют несколько вершин (Приложение 7).

В ЦП 1 *G. cruciata*, фактическая семенная продуктивность незначительно отличается от потенциальной (в 1.2 раза) (Таблица 8), что свидетельствует об отсутствии в ЦП факторов, вызывающих гибель семязачатков. Сравнение плотности ювенильных растений на один м<sup>2</sup> с урожаем семян на той же площади показывает, что реализация семян во всходы очень низкая (Таблица 8, Приложения 6, 7), т.е. огромное количество семян гибнет. Самоподдержание ЦП обеспечивается высокой семенной продуктивностью особей: 86 тысяч шт./ м<sup>2</sup>. Если в ЦП *G. cruciata* снизится семенная продуктивность особей, их существование окажется под угрозой. Мы можем наблюдать это на примере ЦП 2 *G. cruciata*, которая существует в условиях жёсткой ценотической конкуренции на зарастающем древесным подростом суходольном лугу. Фактическая семенная продуктивность в этой ЦП в два раза ниже потенциальной (Таблица 8). Она имеет низкую по сравнению с ЦП 1 численность (около 200 особей) и занимает небольшую площадь (0.02 га) при оптимальной плотности (6.5 экз./м<sup>2</sup>). ЦП 2 *G. cruciata* характеризуется правосторонним возрастным спектром, имеет низкое значение индекса восстановления (0.8) и самый высокий среди всех изученных ЦП индекс старения (0.32) (Приложение 6), который свидетельствует о её быстром старении. По классификации «Дельта-омега» (Животовский, 2001) ЦП 2 *G. cruciata* является переходной. По классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) – старой (Приложение 6). По значениям показателей состояния ЦП 2 *G. cruciata* находится в удовлетворительном состоянии и является жизнеспособной, так как в ней высокая плотность генеративных особей, обеспечивающих семенное размножение (Приложение 7). Однако оценка семенной продуктивности особей даёт основание

считать, что состояние этой ЦП нестабильно. Семенная продуктивность особей в ней в 37 раз ниже, чем в ЦП 1 (Таблица 8). Сравнение характеристик двух ЦП *Gentiana cruciata*, находящихся в условиях разной антропогенной нагрузки, показывает, что ЦП 2, расположенная в луговом сообществе, где не проводится сенокошение и выпас домашних животных уже более 20 лет, пребывает в нестабильном состоянии. Этот факт убеждает в том, что для благополучного существования данного вида не требуется введения режима абсолютной заповедности (термин по Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992).

*G. cruciata* по классификации функциональных типов редких видов растений (Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992) следует относить к видам, которые сочетают в себе свойства виолентов и ценотических пациентов (III тип функционирования). Основная причина редкости этих видов – недостаточная сохранность их экотопов. Вероятно, в устойчивом фитоценозе плотность ЦП *G. cruciata* была бы значительно выше, однако, луговые сообщества, являясь интрозональными в зоне тайги, не могут быть устойчивыми. Их существование поддерживается антропогенными процессами (сенокошением и выпасом), которые препятствуют сукцессионным изменениям и возвращают экосистему в исходное состояние. При отсутствии антропогенных вмешательств, структура ЦП *G. cruciata* нарушается – в онтогенетическом спектре вследствие ускоренного прохождения стадий жизненного цикла начинают преобладать особи постгенеративной фракции. Генеративные растения, попадая в угнетённые условия, переходят в квазисенильное состояние: морфологически они похожи на субсенильные, но сохраняют способность к омоложению, поэтому через некоторый период времени, как правило, через год-два, снова цветут и плодоносят. В связи с квазисенильностью в определённые годы наблюдается временное повышение семенной продуктивности особей, которое не следует принимать за показатель благополучного состояния ЦП. Это явление возникает на фоне усиления ценотической конкуренции: вид, повышая таким образом семенную продуктивность, стремится к самоподдержанию своей ЦП. Однако



усиливающаяся фрагментация лугового сообщества, вызванная зарастанием деревьями и кустарниками, не позволяет восстановить оборот поколений.

Для сохранения ЦП *Gentiana cruciata* необходимы меры охраны, включающие слабые регуляторные воздействия, такие как сенокошение и умеренный выпас, которые предотвращают закустаривание (залесение) лугов и связанное с ним изменение экологических условий. Выпас также оказывает положительное влияние на семенное возобновление вида, так как способствует увеличению всхожести семян (животные вдавливают семена в почву, отчего они попадают в лучшие для прорастания условия). Для сохранения ЦП *G. cruciata* в стабильном состоянии также необходимы меры охраны, направленные на поддержание семенной продуктивности этих растений, которые предполагают устранение воздействия факторов, приводящих к уничтожению генеративных побегов, имеющих поздний период цветения и плодоношения (август-сентябрь). Поскольку *G. cruciata* – лекарственное растение (сырьём являются корни и корневища), следует установить биологически обоснованные нормы и способы сбора лекарственного сырья этого растения. К основным правилам сбора корней и корневищ *G. cruciata* следует отнести:

- проводить сбор лекарственного сырья с оптимальной для каждой ЦП нагрузкой (выкапывать не более 25% взрослых растений в самых многочисленных ЦП (с плотностью десять и более особей на один м<sup>2</sup>, сохраняя прегенеративные особи), оставлять в них для семенного возобновления маточные растения, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии;
- соблюдать сроки и очередность заготовок (проводить их после созревания семян (в конце сентября), заготавливать сырьё в одной и той же ЦП с очередностью в пять-восемь лет (Редкие и охраняемые растения Вологодской области, 1991).

Состояние ЦП *Tragopogon orientalis* следует считать нестабильным, так как в них затруднены процессы семенного самоподдержания, о чём свидетельствуют центрированные возрастные спектры и низкие значения индексов восстановления (Приложения 6,7). Обе ЦП занимают большие площади и имеют оптимальную

плотность (пять-шесть экз./м<sup>2</sup> при плотности генеративных особей три-четыре экз./м<sup>2</sup>). По классификации «Дельта-омега» (Животовский, 2001) ЦП 1 является зреющей, ЦП 2 – зрелой. По классификации на основе критерия абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) обе ЦП являются зрелыми (Приложение 7). Потенциальная семенная продуктивность в ЦП 1 *Tragopogon orientalis* незначительно отличается от фактической, в ЦП 2 потенциальная и фактическая продуктивность отличаются более, чем на 100 семян. Урожайность семян в ЦП 2 при той же плотности генеративных особей (Таблица 8, Приложение 6) в два раза ниже, чем в ЦП 1 вследствие высокой зараженности растений головней. Поскольку общая плотность и той, и другой ЦП приблизительно равна пяти особям на 1м<sup>2</sup>, несмотря на высокую урожайность семян, реализация их во всходы очень низкая, особенно в ЦП 1. Сравнение плотности прегенеративных растений и урожайности семян на один м<sup>2</sup> показывает, что приживаемость семян в ЦП 1 на суходольном лугу составляет не более одного семени из 157 образовавшихся, а в ЦП 2 на пойменном лугу – не более одного семени из 93.

Согласно результатам исследования, *T. orientalis* относится к эксплерентам с узким диапазоном экологических потенций, которые являются ассектаторами, формирующими популяции с низкой плотностью. Отрицательные последствия для них будут иметь все факторы, так или иначе снижающие семенную продуктивность и приживаемость всходов. Главными факторами, регулирующими их положение, являются условия экотопа. Основной способ охраны таких видов – сохранение в неизменном состоянии их местообитаний (Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992).

Состояние ЦП явнополицентрического вида *Dianthus superbus* также следует считать нестабильным. ЦП *D. superbus* имеет левосторонний спектр с абсолютным максимумом на виргинильной группе, пополнение которой происходит в основном вегетативным путём – вегетативными диаспорами корневищного типа. Несмотря на большое число генеративных побегов (26-27%), в ЦП *D. superbus* не выявлены особи семенного происхождения. Возможно,

семена не успевают образоваться из-за сенокосения, которое проводится в месте нахождения ЦП в начале июля в период массового цветения вида.

Основываясь на результатах проведенных исследований для видов *Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* следует рекомендовать следующие меры охраны их ЦП:

- введение регламентированных сенокосооборотов (соблюдение периодичности сенокосений в ЦП *Allium oleraceum*, *Gentiana cruciata*), проведение сенокосений после окончания периода плодоношения в ЦП *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus*, *Tragopogon orientalis*, *Gentiana cruciata*;
- запрет на сбор цветущих растений (*Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*);
- создание условий, благоприятных для семенного возобновления видов (умеренный выпас скота в местах нахождения ЦП *Gentiana cruciata* и *Anemonoides altaica*, ограничение посещений ЦП *Corydalis solida* в период вегетации проростков и ювенильных растений, длящийся до середины июня);
- составление памяток для сборщиков лекарственного сырья *Gentiana cruciata*.

Общие меры охраны для всех 14 изученных видов: введение ограничений на сбор этих растений и сохранение в неизменном состоянии их местообитаний. Эти меры предполагают проведение сенокосений в луговых сообществах в местах нахождения ЦП редких видов с целью предотвращения зарастания их древесной растительностью и создания условий для прорастания семян. Также необходимо поддерживать существующий гидрологический режим, изменению которого в сторону более сухого способствует рубка леса в сопредельных лесных сообществах.

Все ЦП, для которых проведено исследование виталитетного состава по критерию Q (Злобин, 2009), относятся к депрессивным (Приложение 8). В них преобладают особи низшего класса виталитета, однако состояние этих ЦП далеко неравнозначно. Состояние ЦП 1 *Gentiana cruciata* и ЦП *Allium oleraceum* близко к равновесному, на что указывает их индекс виталитета Q, который всего в 1.3 раза меньше доли особей низшего класса виталитета. В этих ЦП данные виды не

испытывают сильной конкуренции со стороны других травянистых растений. Самой неблагополучной по виталитетному составу является ЦП 2 *G. cruciata*, которая полностью состоит из особей низшего класса виталитета. Причиной служит мощная конкуренция со стороны древесного подроста. Индексы виталитета ценопопуляций IVC (Приложение 8) имеют небольшие значения, что свидетельствует о неблагоприятности условий их местообитаний для формирования тех морфометрических признаков, на основе которых они вычислены (высота растений, число побегов и цветков (или соцветий) на них). Оценки виталитетного состава данных ЦП, проведенные по двум разным критериям (индексам Q и IVC), свидетельствуют о неблагополучии в них ценоотических условий.

Результат виталитетного анализа этих ЦП не совпал с результатом анализа их онтогенетической структуры и семенной продуктивности особей, который показал на относительную стабильность происходящих в них процессов самоподдержания. Данные анализы основаны на разных подходах к оценке ЦП. Виталитетный анализ оценивает ЦП в момент исследования и выявляет первичные изменения в их состоянии, которые предшествуют изменениям численного и возрастного состава, а анализ онтогенетической структуры и семенной продуктивности особей отражает прошедшие воздействия на ЦП. Изменения виталитетного состава ЦП отражают первичную реакцию растений на воздействие неблагоприятного фактора. Например, в ЦП 2 *Gentiana cruciata* таким фактором выступает уменьшение интенсивности освещения, вызванное развитием высокого древесного подроста. Поскольку большинство растений затенены, в них снижен процесс фотосинтеза, и это служит причиной их низкой жизненности. Растения в ЦП 2 *Gentiana cruciata* в среднем на 17 см ниже, чем в ЦП 1 (Таблица 8). Существенным недостатком виталитетного анализа по значению индекса Q является то, что он предъявляет слишком жесткие требования к параметрам «процветающей ЦП» (Миркин, Наумова, 2012). На примере изученных ЦП мы можем наблюдать, что их благополучие в большинстве случаев не сопровождается превалированием в них крупных и

средних особей. Исследование показателей состояния трёх ЦП *Corydalis solida* (Приложение 6) показало стабильность происходящих в них процессов возобновления, несмотря на то, что особи низшего класса виталитета в них составляют 72-88% (Приложение 8). Снижение жизненности растений является реакцией на воздействие неблагоприятных факторов среды обитания, которое позволяет им выживать в экстремальных для них условиях. В ЦП *Corydalis solida* таким фактором является конкуренция со стороны особей своего вида ввиду их высокой плотности (65-334 экз./м<sup>2</sup>), вследствие чего наблюдается их минюатизация. Чем неблагоприятнее среда, тем больше появляется в ЦП особей низшего класса виталитета (Кононова, 2014д). О существовании у видов размерной поливариантности, как проявлении их адаптивных свойств к различным условиям произрастания свидетельствуют исследования других авторов (Тетерюк, Дымова, Головки, 2001).

Исследование виталитетной структуры ценопопуляции без рассмотрения других ее характеристик не позволяет дать объективную оценку ее состояния, для получения которой необходимы комплексные исследования, включающие анализ численности, плотности, возрастной структуры и семенной продуктивности особей. Исследование видов с преимущественно семенным способом возобновления желательно проводить в течение нескольких лет подряд, чтобы пронаблюдать реализацию семян во всходы.

По результатам исследований большинство ЦП (15 из 20) находятся в стабильном или относительно стабильном состоянии (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, *Pulmonaria obscura*, *Libanotis sibirica*, *Viola collina*, *Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*). Их благополучие поддерживается высокой продуктивностью семенных (*Corydalis solida*, *Gentiana cruciata*) или вегетативных диаспор (*Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Gagea granulosa*).

К уязвимым относятся ЦП *Gentiana cruciata* (ЦП 1), *Tragopogon orientalis* и *Dianthus superbus*, так как в них затруднены процессы семенного самоподдержания экзогенными факторами.

Близко к критическому состоянию ЦП *Lotus corniculatus* на бечевнике реки и ЦП 2 *Gentiana cruciata*, расположенной в зарастающем древесным подростом луговом сообществе.

Среди пяти рассмотренных характеристик (семенная продуктивность особей, численность, плотность, онтогенетическая и виталитетная структура ЦП) наиболее важными для оценки состояния ЦП растений являются: численность, плотность, их онтогенетическая структура и семенная продуктивность особей. Эти показатели позволяют определить типа функционирования вида (термин по Заугольнова, Никитина, Денисова, 1992) и, тем самым, служат основой для организации режима охраны. Довольно значимым для ЦП редких видов является индекс восстановления ( $I_B$ ), вычисляемый по онтогенетическому спектру, позволяющий прогнозировать будущее развитие ЦП.

## **ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-БОТАНИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ, ПЛАНИРУЕМОЙ К СОЗДАНИЮ В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА**

Вопрос о необходимости расширения границ особо охраняемых природных территорий в Великоустюгском районе рассматривается администрацией района на протяжении уже нескольких лет. Общая площадь охраняемых земель в районе занимает сравнительно небольшую часть: 15296.89 га, что соответствует 2.0% от общей площади района (Паспорт района..., 2015). Для устойчивого развития региона Европейской экономической комиссией ООН рекомендован показатель доли площади ООПТ в общей площади субъекта Российской Федерации не менее 10-15%. В связи, с чем схемой территориального планирования до 2027 года предусмотрено расширение сети ООПТ (Постановление..., 2012). В целях поддержания экологического равновесия и сохранения исторических и геологических памятников природы в 2008 году администрацией Великоустюгского района Вологодской области принято постановление о резервировании ценных природных участков (Постановление..., 2008), в число которых вошла территория поймы верхнего течения р. Северная Двина.

Наиболее подходящим для создания охраняемой территории участком является бассейн правого берега р. Северная Двина. Место, где две реки Сухона и Юг, сливаясь вместе, дают начало Северной Двине – уникальный живописный объект природы Великоустюгского района. В окрестностях этой территории уже организовано две особо охраняемых природных территории: геологический памятник природы «Обнажение «Аристово»» (создан 05.08.1985 г. с целью охраны ископаемой фауны пермских рептилий) и зоологический заказник «Шемогодский» (создан в 1967 г. для реакклиматизации бобров и реорганизован 09.06.1992 г. в охотничий с целью охраны промысловых видов птиц). Эти две охраняемых природных территории на данном участке не могут в полном объеме выполнить требуемые ресурсоохранные функции.



В 2011 году кафедрой географии Вологодского государственного педагогического университета были разработаны предложения о расширении охраняемых природных территорий в бассейне р. Северная Двина и об установлении их новых границ. Проект создания новой особо охраняемой природной территории был приостановлен из-за отсутствия финансирования, однако, существуют основания для его возобновления: верхнее течение реки имеет принципиальное значение для внесения его в природоохранные границы, так как имеет особое значение для воспроизводства водных ресурсов. По мнению известного российского ученого-лесоведа А.В. Побединского, леса, расположенные в верхней части водосборного бассейна и в верховьях притоков реки существенно влияют на гидрологический режим на всем ее протяжении (Побединский, 2013). Кроме этой важной причины, есть ещё одна существенная причина организации особо охраняемой природной территории в данном районе. Проведённые здесь в 2010-2014 гг. ботанические исследования свидетельствуют о произрастании на данной территории 60 редких видов сосудистых растений, занесённых в Красную книгу Вологодской области (Постановление..., 2015): 30 охраняемых и 30 видов, требующих биоконтроля (Приложения 2, 3). Их доля в общем числе видов сосудистых растений, занесённых в Красную книгу области составляет 17 %. Выявлены места их локализации и наибольшей концентрации, изучена эколого-ценотическая приуроченность, таксономическая и географическая структура данных видов, исследованы ценопопуляционные характеристики некоторых из них. Всего на описываемой территории выявлено 95 местонахождений 60 редких охраняемых видов растений и видов, требующих биологического контроля. Составленный список редких растений нельзя считать исчерпывающим, он может быть расширен при проведении дальнейших флористических исследований в этом районе. В районе исследования произрастает значительное число видов, имеющих высокий статус редкости (Приложение 2):

– три вида (*Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Gagea granulosa*) являются исчезающими (1/EN и 2/EN);

- пять видов (*Dactylorhiza cruenta*, *Gentiana cruciata*, *Iris sibirica*, *Nymphaea tetragona* и *Lithospermum officinale*) – уязвимыми (2/VU);
- девять видов (*Cenolophium denudatum*, *Cacalia hastata*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.) потенциально уязвимыми (3/NT);
- 11 видов (*Abies sibirica*, *Anthyllis vulneraria*, *Botrychium lunaria* и др.) требуют внимания (3/LC).

На исследуемой территории обнаружено десять редких видов, ранее не указывавшихся для Великоустюгского района (*Allium oleraceum*, *Gagea lutea*, *Dactylorhiza cruenta*, *Nymphaea tetragona*, *Malus sylvestris*, *Saponaria officinalis*, *Tragopogon orientalis*, *Epilobium tetragonum*, *Lathyrus tuberosus*).

Возможность обитания на данной территории большого числа редких видов растений обусловлена уникальным сочетанием характеристик рельефа, почв и водного режима, способствовавших формированию разнообразных ландшафтов.

В виду того, что многие редкие растения на данной территории имеют высокий природоохранный статус (*Anemonoides altaica*, *Cypripedium calceolus*, *Nymphaea tetragona*, *Iris sibirica*, *Ulmus glabra* и др.), есть уникальные находки редких видов (*Gagea granulosa*), новой ООПТ необходимо установить охранный статус с категорией «Государственный природный заказник».

Эта территория слабо заселена, поэтому испытывает относительно небольшую рекреационную нагрузку. В предложенных границах насчитывается 13 населенных пунктов, среди которых только два крупных (д. Аристово и пгт Кузино), численностью более 500 человек. В остальных деревнях проживает от одного до десяти человек. Большая часть этой территории на настоящий момент сохраняется в естественном или близком к естественному состоянию. Достаточно большие площади заняты хвойными и смешанными лесами. К сожалению, они существенно сокращаются из-за сплошных рубок, проводимых на территории государственного зоологического заказника «Шемогодский». Темпы лесовосстановления сильно отстают от темпов их сведения. Продолжение уничтожения леса на указанной территории может привести к изменению на ней режима увлажнения в сторону ксероморфности, что, повлечёт вымирание многих

выявленных редких растений, так как большинство из них (73% видов), по результатам исследований, чувствительны к смене режима увлажнения в местах их обитания.

В ходе полевых исследований, проведенных на данной территории, были выявлены неблагоприятные факторы, угрожающие благополучию произрастающих здесь редких видов растений:

- сведение хвойных лесов, в результате которого уже уничтожен ряд местообитаний редких видов растений (*Huperzia selago*, *Platanthera bifolia*) и сохраняется угроза дальнейшего их уничтожения;
- замусоривание территории порубочными отходами;
- устройство стихийных туристических стоянок, приводящих к беспорядочному образованию кострищ, вытаптыванию и замусориванию территории;
- пожары антропогенного происхождения на лугах и в лесах, угрожающие местообитаниям редких видов растений;
- поражение редких растений вредителями.

Оптимизация охраны и рационального использования данной территории предполагает установление дифференцированного режима, то есть выделение участков, имеющих разный режим охраны в соответствии с выполняемой функцией. Такая дифференциация режима согласно Федеральному закону РФ «Об особо охраняемых природных территориях» производится в национальных парках в форме функционального зонирования. Возможность проведения функционального зонирования для заказников в законе не оговаривается, но согласно ст. 24 «задачи и особенности режима особой охраны конкретного государственного природного заказника регионального значения определяются органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации...». В данном случае выделение функциональных зон в планируемом заказнике можно рассматривать как форму организации режима охраны.

При проведении зонирования необходимо выделить категории земель, выполняющих определенные функции с учётом природоохранной, экологической и хозяйственной ценности расположенных здесь объектов.

На территории планируемого заказника можно рекомендовать выделить следующие функциональные зоны: а) заповедную, б) особо охраняемую, в) рекреационную, г) хозяйственного использования. Примерная схема функционального зонирования территории предлагаемого природного заказника представлена на рисунке 51.

*Заповедная зона* предназначается для сохранения и восстановления менее нарушенных природных комплексов (Зиновьев и др., 2007). На рассматриваемой территории она должна быть представлена участками в районе геологического обнажения «Аристово» (площадью приблизительно 100 га), Шемогодского луга (площадью 70 га), бывших населённых пунктов Веретенниково (площадью 390 га) и Едново (площадью 120 га), д. Большие Слободы (площадью 90 и 60 га) (Рисунок 51). На данных участках (общей площадью приблизительно 830 га) должна быть исключена любая деятельность, которая может нанести ущерб охраняемым ботаническим объектам.

*Особо охраняемая зона* должна иметь наибольшую площадь (приблизительно 6.5 тыс. га) и должна включать водоохранные территории, к которым относятся сохранившиеся и восстанавливающиеся лесные массивы по ложбинам стока талых вод (Рисунок 50). Функции этой зоны: природоохранная, эколого-просветительская, научная, ресурсоохранная. Для эффективного выполнения природоохранной функции уровень облесенности в данной зоне должен быть не менее 80%. Необходимо прекращение всех видов сплошных рубок и восстановление лесных массивов. В данной зоне допускается проведение экскурсий по оборудованным экологическим тропам (Зиновьев и др., 2007). Общая площадь заповедной и особо охраняемой зон приблизительно составляет 7.2 тыс. га, что соответствует размерам резервной территории, выделенной в пойме р. Северная Двина согласно постановлению главы Великоустюгского района за №731 от 05.08.2008.

*Рекреационная зона* предназначается для обеспечения регламентации туризма, размещения соответствующей инфраструктуры и оборудования (Зиновьев и др., 2007). Функции: рекреационная и эколого-просветительская. На

данной территории необходима инфраструктура, соответствующая ограниченному рекреационному использованию территории: туристические стоянки, оборудованные столами, скамейками, туалетами, мусорными баками, обустроенными кострищами. Данная зона должна обслуживаться специальным персоналом. Рекомендуется организовать участки этой зоны (общей площадью приблизительно 50 га) на берегу р. Северная Двина в окрестностях д. Аристово и на территории Шемогодского луга.



Рисунок 51. Примерная схема функционального зонирования территории предлагаемого природного заказника (Фото..., 2016).

*Зона хозяйственного использования* должна быть создана главным образом в границах существующих сельхозугодий с целью поддержания рационального характера природопользования (площадью приблизительно 3.8 тыс. га). Её функции: ресурсно-эксплуатационная, ресурсоохранная, буферная.

К видам деятельности, подлежащим запрещению или ограничению на территории заказника, должны быть отнесены все формы хозяйственной деятельности рекреационного и другого природопользования, препятствующие сохранению, восстановлению и воспроизводству природных комплексов и их компонентов в соответствии с природоохранной ценностью каждой из выделенных функциональных зон.

Образование нового государственного природного заказника в бассейне правого берега р. Северная Двина будет способствовать сохранению уже существующих в данном районе ООПТ (геологического памятника природы «Обнажение «Аристово» и зоологического заказника «Шемогодский»).

Настоящее обоснование имеет предварительный характер и подлежит дальнейшей корректировке после исследования данной территории на предмет нахождения на ней подлежащих охране водных природных источников, охраняемых видов животных, мохообразных, лишайников и грибов.

По результатам данных исследований подготовлены следующие рекомендации по разработке проекта положения по созданию новой ООПТ в верхнем течении р. Северная Двина:

1. При выделении границ новой охраняемой территории, следует придерживаться бассейнового принципа (т.е. относить к охраняемой территории весь водосборный бассейн верхнего течения реки или большую его часть), при этом, необходимо учитывать структуру административно-территориального деления (т.е. брать во внимание существующие демаркационные линии – дороги, квартальные просеки, границы пахотных угодий).
2. Главным видом мероприятий, который следует организовать на охраняемой территории, должны стать научные исследования по изучению наиболее уязвимых (*Anemonoides altaica*, *Gentiana cruciata*), а также слабо изученных и

нуждающихся в биологическом контроле редких растений (*Allium oleraceum*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, *Origanum vulgare* и др.)

3. Важным видом природопользования должны быть экологические тропы (учебные и познавательные) маршрутами разной протяженности, с должным за ними уходом и функциональной организацией. Создание сети экологических троп на охраняемой территории является важным звеном просветительской природоохранной деятельности, способствующей экологическому образованию и воспитанию как подрастающего, так и взрослого населения, формированию у всех категорий посетителей экологической культуры. При разработке специальных маршрутов экологических троп, необходимо учитывать предельно допустимые нагрузки на природные сообщества с целью сохранения в них экологического равновесия.

4. В положении следует разработать правила для проведения учебно-познавательных экскурсий и других мероприятий, правила поведения в местах отдыха.



## ВЫВОДЫ

1. В ходе инвентаризации в бассейне верхнего течения р. Северная Двина в пределах Великоустюгского района Вологодской области выявлен 71 редкий вид сосудистых растений. Встречаемость ценопопуляций редких видов выше на коренных склонах правого берега р. Северная Двина в районе геологического памятника природы «Обнажение «Аристово» и бывшего населенного пункта Веретенниково ввиду уникальности представленных на этих территориях ландшафтов. Большинство редких видов (89 %) относятся к цветковым растениям. Наиболее многочисленны представители семейств Orchidaceae, Aриaceae, Asteraceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Violaceae (по четыре-шесть видов). Среди редких растений преобладают виды бореальной и бореально-неморальной широтных групп, составляющие в совокупности 62 %. По долготному распространению преобладают евроазиатские виды (69%). Среди них 21 % находится на северной границе и 11 % на западной границе ареалов своего распространения. Современная эколого-фитоценотическая обстановка в районе исследования наиболее благоприятна для произрастания лесных (66 %) и луговых (16 %) видов.

2. Изученные редкие растения принадлежат к 21 жизненной форме. Среди них преобладают травянистые растения (54 вида, из которых 44 вида – поликарпические травы), к древесным относится 15 видов, к полудревесным – два вида. Среди редких растений преобладают криптофиты (42 %) и гемикриптофиты (25 %). Большинство изученных растений (58 % видов) имеют моноцентрический тип биоморфы и являются вегетативно неподвижными, 14 % видов имеют неявнополицентрический тип биоморфы и относятся к вегетативно малоподвижным. У растений данных биоморф преимущественно семенной способ возобновления, который во многом определяет устойчивость их ценопопуляций. Явнополицентрическую биоморфу имеют 28 % редких видов, это вегетативно подвижные растения, для которых основным способом самоподдержания ценопопуляций является вегетативный.

3. Описана внутривидовая морфологическая поливариантность видов *Cenolophium denudatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Campanula trachelium*, *Libanotis sibirica*, *Tilia cordata*, *Saponaria officinalis*, *Nymphaea tetragona*, размерная поливариантность *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* и *Corydalis solida*, ритмологическая и временная поливариантность *Tragopogon orientalis*. Данные виды поливариантности возникли под влиянием совокупности ценотических, абиотических и антропогенных факторов.

4. На основе анализа ценопопуляционных характеристик большинство изученных ценопопуляций (75%) являются стабильными или относительно стабильными. К уязвимым относятся ценопопуляции *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* и *Dianthus superbus*, в которых затруднены процессы семенного самоподдержания. Близким к критическому следует считать состояние ценопопуляций *Lotus corniculatus* на бечевнике реки, и состояние ценопопуляции *G. cruciata*, расположенной в зарастающем древесной растительностью луговом сообществе.

5. Для сохранения ценопопуляций редких видов растений в благополучном состоянии, необходимо поддерживать стабильность экологических условий в местах их нахождения, что предполагает проведение мероприятий, способствующих созданию условий, благоприятных для возобновления этих видов (сенокошение, умеренный выпас и рекреация). Целесообразно создание экспозиций ряда редких видов в целях сохранения генофонда местной флоры и экологического просвещения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алехин, В. В. География растений с основами ботаники / В. В. Алехин, Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. — М.: Учпедгиз, 1961. — 532 с.
2. Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. — М., 1969. — 104 с.
3. Амалицкий, В. П. Дневник наблюдений по Малой Северной Двине / Амалицкий В. П. — Л., Изд. АН СССР, 1931. — С.16–22.
4. Антипов, Н. П. Климат / Н. П. Антипов; под ред. Ю. Д. Дмитриевского, В. М. Малкова // Природа Вологодской области. Сборник статей. — Вологда: Областная книжная редакция, 1957. — С.111–135.
5. Атлас Вологодской области / гл. ред. Е. А.Скупинова. — Вологда: ГОУ ВПО «ВГПУ», «Порт-Апрель», 2007. — 108 с.
6. Афанасьева, Н. Б. Введение в экологию растений: учебное пособие / Н. Б. Афанасьева, Н. А. Березина. — М.: Изд-во Московского гос. ун-та, 2011. — 800 с.
7. Бакин, О. В. Сосудистые растения Татарстана / О. В. Бакин, Т. В. Рогова, А. П. Ситников. — Казань: КГУ, 2000. 496 с.
8. Барыкина, Р. П. Онтогенез княжика красивого, или сибирского (*Atragene speciosa* Weinm.) / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. — Йошкар-Ола: МарГУ, — 2004. — Том IV. — С. 49–53.
9. Блинова И. В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: автореф. дис. ... докт. биол. наук / И. В. Блинова. — М., 2009. — 44 с.
10. Борисова, М. А., Маракаев О. А. Редкие виды растений: практика исследований в природе: учебно-методическое пособие / М. А. Борисова, О. А. Маракаев. — Ярославль: Изд-во Яросл. гос. ун-та, 2015. — 64 с.
11. Борисова, А. Г. Пахучка – *Clinopodium* L. / А. Г. Борисова; ред. Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Т. 21. — С. 437–438.

12. Борисова, А. Г. Душица – *Origanum* L. / А. Г. Борисова; ред. Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Т. 21. — С. 464–465.
13. Брежнев, Д. Д. Дикie сородичи культурных растений флоры СССР / Д. Д. Брежнев, О. Н. Коровина. — Л.: Колос, 1981. — С. 92, 207–208.
14. Булохов, А. Д. Выделение эколого-ценотических групп на основе флористической классификации растительности / А. Д. Булохов // Тр. междунаро. конф. по фитоценологии и систематике растений, посвященной 100-летию со дня рождения А. А. Уранова. — М.: Изд-во МГПУ, 2000. — С. 32–34.
15. Былова, А. М. Жабрица порезниковая / А. М. Былова, В. Н. Тихомиров // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, — 1978. — Вып. 4. — С.152–166.
16. Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Бот. журн. — 1974. — Т. 59. — № 6. — С. 826–831.
17. Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Вальтер; пер. с нем. и предисл. А. Г. Еленевского. — М.: Мир, 1982. — 264 с.
18. Варлыгина, Т. И. Род Тайник / Т. И. Варлыгина; под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, Изд-во «Аргус», — 1995. — Вып. 10. — С. 52–63.
19. Варлыгина, Т. И. Охрана Орхидных России на государственном и региональном уровнях / Т. И. Варлыгина // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Межд. научн. конф. — М.: КМК, 2011. — С. 76–80.
20. Василевская, Н. В. Поливариантность развития растений разных жизненных форм в условиях Севера: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05, 03.00.16 / Василевская Наталья Владимировна. — Петрозаводск, 2006. — 38 с.
21. Вахрамеева, М. Г. Калина обыкновенная / М. Г. Вахрамеева; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, — 1978. — Вып. 4. — С. 191–197.
22. Вахрамеева, М. Г. Охрана растительного мира / М. Г. Вахрамеева. — М.: Изд-во МГУ, 1988. — 96 с.

23. Вахрамеева, М. Г. Род Пальчатокоренник / М. Г. Вахрамеева; под ред. В.Н.Павлова // Биологическая флора Московской области. — М.: Гриф и К°, — 2000. — Вып. 14. — С. 55–86.
24. Вахрамеева, М. Г. Дремлик широколистный / М. Г. Вахрамеева, Т. И. Варлыгина, А. Е. Баталов // Биологическая флора Московской области. — М.: Полиэкс, 1997. — Вып. 13. — С. 62–73.
25. Вахрамеева, М. Г. Волчье лыко обыкновенное / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, — 1974. — Вып. 1. — С. 124–130.
26. Ведерникова, О. П. Мыльнянка лекарственная / О. П. Ведерникова; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, — 2002. — Т. III. — С. 165–169.
27. Викторов, В. П. Род Колокольчик / В. П. Викторов; под ред. В. Н. Павлова // Биологическая флора Московской области. — М.: Гриф и К°, — 2000. — Вып. 14. — С. 181–211.
28. Воробьев, Г. А. Гидрографическая сеть и водные ресурсы / Г. А. Воробьев; гл. ред. Г. А. Воробьев // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», — 2007. — С. 114–121.
29. Воронов, А. Г. Геоботаника, 2-е изд., испр. и доп. / А. Г. Воронов. — М.: Высш. шк., — 1973. — 384 с.
30. Воронов, А. Г. Биogeография с основами экологии / А. Г. Воронов, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволуцкий, Е. Г. Мяло. — М.: Изд-во МГУ, 1999. — 392 с.
31. Воронцова, Л. И. Мультивариантность развития особи в течение онтогенеза и её значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биол. — 1978. — № 4. — С. 555–562.
32. Глотов, Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь растений в гетерогенной среде. — Йошкар-Ола: Педагогика Марий Эл, 1998. — Ч.1. — С. 146–149.
33. Горчаковский, П. Л. Пастбищная толерантность суходольных лугов / П. Л. Горчаковский, А. В. Абрамчук // Экология. — 1996. — № 5. — С. 335–340.

34. Горчаковский, П. Л. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова. — М., 1982. — 208 с.
35. Горышина, Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав / Т. К. Горышина. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. — 231 с.
36. Горышина, Т. К. Экология растений: учебное пособие / Т. К. Горышина. — М.: Высшая школа, 1979. — 368 с.
37. Грант, В. Видообразование у растений / В. Грант. — М.: Мир, 1984. — 528 с.
38. Гроздов, Б. В. Сокровища леса / Б. В. Гроздов. — М., Л.: Гослесбуиздат, 1960. — 160 с.
39. Губанов, И. А. Определитель высших растений средней полосы Европейской части СССР: пособие для учителей / И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. — М.: Просвещение, 1981. — 287 с.
40. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1: Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные) / И. А. Губанов, К. В. Киселёва, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. — М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2002. — С. 75, 165.
41. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные) / И. А. Губанов, К. В. Киселёва, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. — М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2003. — 665 с.
42. Денисова, Л. В. Род Башмачок (Венерин башмачок) / Л. В. Денисова, М. Г. Вахрамеева; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, — 1978. — Вып. 4. — С. 62–70.
43. Денисова, Л. В. Программа и методика наблюдения за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Заугольнова. — М.: ВАСХНИЛ, 1986. — 34 с.
44. Дёгтева, С. В. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в ландшафтах бассейна Печоры в верхнем и среднем течении / С. В. Дёгтева, А. Б.

- Новаковский // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. — 2008. — Вып. № 4. — С. 21–29.
45. Деревья и кустарники СССР (в 6 т) / Гл. ред. С. Я. Соколов — М., Л.: Изд-во АН СССР, — 1962. — Т. IV. — С. 722–726.
46. Дидух, Я. П. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал увлажнения почвы) / Я. П. Дидух, П. Г. Плюта // Экология. — 1993. — № 5. — С. 32–40.
47. Дидух, Я. П. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморезима и эдафических) / Я. П. Дидух, П. Г. Плюта // Экология. — 1994. — № 2. — С. 34–43.
48. Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, Л. Е. Гатцук; отв. ред. Т. И. Серебрякова. — М.: Изд-во МГПУ, 1985. — 208 с.
49. Дорошенко, Е. В. Онтогенез хохлатки плотной (*Corydalis solida* (L.) Clairv.) / Е. В. Дорошенко; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. — Йошкар-Ола: МарГУ, — 2007. — Том V. — С. 279–282.
50. Европейская стратегия сохранения растений. Совет Европы и «Планта Европа» / отв. ред. А. Щербаков. — М.: Изд-во Представительства Всемирного Союза Охраны Природы (IUCN) для стран СНГ, — 2003. — 39 с.
51. Ефремов, А.Н. Экобиоморфа телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в Западно-Сибирской части ареала / А. Н. Ефремов, Б. Ф. Свириденко // Биол. внутр. вод. — 2008. — № 3. — С. 29–34.
52. Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. — 2001. — № 1. — С. 3–7.
53. Жмылев, П. Ю. Водокрас лягушачий / П. Ю. Жмылев, И. С. Кривохарченко, Г. А. Белякова; под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во МГУ, — 1995. — Вып. 11. — С. 56–71.
54. Жмылев, П. Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин. — М.: 2005. — 256 с.



55. Жмылев, П. Ю. Определение условий среды по растительности (экологические шкалы и эколого-ценотические группы). Учебно-методическое пособие для студентов-экологов / П. Ю. Жмылев, А. П. Жмылева, Е. А. Карпухина, Е. В. Карпухина, Ю. В. Уланская. — М.: ИД «Энергия», 2013. — 49 с.
56. Жукова, Л. А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Жукова Людмила Алексеевна. — М., 1967. — 19 с.
57. Жукова, Л. А. Возрастной состав популяций луговика дернистого на пойменных пастбищах Северной Двины и Оки / Л. А. Жукова // Биол. науки. — 1973. — № 7. — С. 67–72.
58. Жукова, Л. А. Введение / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. — М.: Наука, 1976. — С. 5–12.
59. Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Жукова Людмила Алексеевна. — Новосибирск, 1987а. — 38 с.
60. Жукова, Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / Л. А. Жукова. — Киев: Наукова думка, 1987б. — С.9–19.
61. Жукова, Л. А. Элементы популяций и их дифференциация / Л. А. Жукова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. — М.: Наука, 1988. — С.13–33.
62. Жукова, Л. А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, В. Г. Мичурин и др. // Биол. науки. — 1989. — №12. — С. 65–75.
63. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: Ланар, 1995. — 224 с.
64. Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1995. — Т. 100. — Вып. 3. — С. 95–101.

65. Жукова, Л. А. Онтогенез княженики арктической (*Rubus arcticus* L.) / Л. А. Жукова, С. А. Белова // Онтогенетический атлас лекарственных растений — Йошкар-Ола: МарГУ, — 1997. — Том I. — С. 60–64.
66. Жукова, Л. А. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. / Л. А. Жукова, Г. О. Османова // Бот. журн. — 1999. — Т. 84. — № 12. — С. 80–86.
67. Жукова, Л. А. Популяционно-онтогенетическое направление в России / Л. А. Жукова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 2001. — Т. 106. — Вып. 5. — С. 17–24.
68. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. — 2001. — № 3. — С. 169–176.
69. Жукова, Л. А. Особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций короткокорневищных растений / Л. А. Жукова, О. П. Ведерникова, Е. С. Закамская и др. // Онтогенез и популяция: Сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара (Йошкар-Ола, МарГУ, 7-11 февр. 2000 г.). — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2001. — С.92–94.
70. Жукова, Л. А. Онтогенез и структура ценопопуляций кистекорневых травянистых растений / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова, Н. В. Илюшечкина и др. // Онтогенез и популяция: Сб. материалов III Всероссийского популяционного семинара (Йошкар-Ола, МарГУ, 7-11 февр. 2000 г.). — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2001. — С.95–97.
71. Жукова, Л. А. Экологический анализ основных эколого-ценотических групп видов травяного покрова / Л. А. Жукова, отв. ред. О.В. Смирнова // Восточно-европейские леса. — М.: Наука, 2003. — С. 150–157.
72. Жукова, Л. А. Экологическая характеристика некоторых видов растений / Л. А. Жукова, Н. В. Турмухаметова, Е. В. Акшенцев // Онтогенетический атлас растений: научное издание. — Йошкар-Ола: МарГУ, — 2007. — Том V. — С. 318–331.
73. Зайцев, Г. Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г. Н. Зайцев Г. Н. — М.: Наука, 1973. — 256 с.

74. Заугольнова, Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. — М.: Наука, 1976. — С. 81–92.
75. Заугольнова, Л. Б. Самоподдержание популяций у растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. — М.: Наука, 1988. — С. 33–64.
76. Заугольнова, Л. Б. Возрастная структура / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк // Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. — М.: Наука, 1988. — С. 64–71.
77. Заугольнова, Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ...докт. биол. наук: 03.00.05 / Заугольнова Людмила Борисовна. — Санкт-Петербург, 1994. — 70 с.
78. Заугольнова, Л. Б. Типы функционирования популяций редких видов растений / Л. Б. Заугольнова, С. В. Никитина, Л. В. Денисова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1992. — Т. 97. — Вып. 3. — С. 80–91.
79. Заугольнова, Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1993. — Т. 98. — Вып. 5. — С. 100–107.
80. Зимин, В. М. Библиотечка лекарственных растений: собрание народной и научной медицины / В. М. Зимин. Т.1. — Спб.: АО «Дорваль», 1992. — 266 с.
81. Зиновьев, А. В. О проекте создания государственного природного заказника «Ордино» в Старицком районе Тверской области / А. В. Зиновьев, А. А. Нотов, А. С. Сорокин, А. В. Тюсов // Вестн. ТвГУ. Серия: Биология и экология. — 2007. — Вып. 6. — № 22(50). — С. 219–229.
82. Злобин, Ю. А. Ценопопуляционная диагностика экотопа / Ю. А. Злобин // Экология. — 1980. — № 2. — С. 22–30.
83. Злобин, Ю. А. Об уровнях жизнеспособности растений / Ю. А. Злобин // Журн. общ. биологии. — 1981. — Т. 42. — № 4. — С. 492–505.
84. Злобин, Ю. А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии / Ю. А. Злобин. — Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. — 59 с.

85. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений / Ю. А. Злобин. — Казань: Изд-во КГУ, 1989. — 146 с.
86. Злобин, Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю. А. Злобин // Бот. журн. — 1989. — Т. 74. — № 6. — С. 769–781.
87. Злобин, Ю. А. Структура фитопопуляций / Ю. А. Злобин // Успехи современной биологии. — М.: Наука, 1996. — Т. 116. — Вып. 2. — С. 134–143.
88. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. — Сумы: Университетская книга, 2009. — 263 с.
89. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко. — Сумы: Университетская книга, 2013. — 439 с.
90. Зозулин, Г. М. Исторические свиты растительности / Г. М. Зозулин // Бот. журн. — 1970. — Т. 55. — № 1. — С. 23–33.
91. Зозулин, Г. М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР / Г. М. Зозулин // Бот. журн. — 1973. — Т. 58. — № 8. — С. 1081–1092.
92. Зоны и типы поясной растительности России и сопредельных территорий: Пояснительный текст и легенда к карте М. 1: 8 000 000 / И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская, И. М. Микляева и др. — М.; 1999. — 64 с.
93. Игошина, К. Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой / К. Н. Игошина // Труды Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском государственном университете. — 1927. — Т. 1. — С. 46–57.
94. Заугольнова, Л. Б. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ: Препринт / Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина, О. В. Смирнова и др. — Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1995. — 51 с.
95. Ильичёва, О. В. Онторморфогенез и популяционный анализ стержнекорневых травянистых видов семейства Asteraceae урбазкосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 (на примере г. Воронежа) / Ильичёва Ольга Владимировна. — Воронеж, 2009. — 23 с.

96. Ипатов, В. С. Фитоценология / В. С. Ипатов, В. А. Кирикова. — СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. — 316 с.
97. Ишбирдин, А. Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всеросс. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Ч. 2. Сыктывкар, 2004. — С. 113–120.
98. Ишбирдин, А. Р. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры республики Башкортостан / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. — 2009. — Вып. 1. — С. 59–72.
99. Исаченко, Т. И. Ботанико-географическое районирование / Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко // Растительность Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1980. — С. 10–20.
100. Кичигин, А. Н. Рельеф / А. Н. Кичигин; гл. ред. Г. А. Воробьёв // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», 2007. — С. 37–70.
101. Комаров, А. С. О компьютерной реализации наиболее трудоёмких методов обработки геоботанических описаний / А. С. Комаров, Л. Г. Ханина, Е. В. Зубкова и др. // Биол. науки. — 1991. — №8. — С. 45–51.
102. Комиссаров, В. В. Почвы Вологодской области. Их рациональное использование и охрана. Учебное пособие / В. В. Комиссаров. — Вологда, Изд-во ВГПИ, 1987. — 76 с.
103. Комиссаров, В. В. Определитель почв Вологодской области: учебное пособие ВГПУ / В. В. Комиссаров; ред. Т. И. Ковалева, Л. И. Безнина; отв. за выпуск А. В. Паланов. — Вологда: Русь. 2001. — 33 с.
104. Кононова, О. А. Популяционный мониторинг редких растений / О. А. Кононова // Экологическая культура и образование: инновационный опыт Вологодской области. — Вологда: Изд. Центр ВИРО, 2006. — С. 98–101.
105. Кононова, О. А. Опыт проведения популяционных исследований редких видов растений учащимися сельской школы / О. А. Кононова // Ботаническое

образование в России: прошлое, настоящее, будущее: материалы I Всероссийской научно-практической конференции (Новосибирск 13–15 мая 2013 г.). — Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2013а. — С. 184–185.

106. Кононова, О. А. Состояние природных ценопопуляций *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) в Вологодской области / О. А. Кононова; под общ. ред. В. П. Викторова // Труды Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 85-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского). — М.: МГПУ, 2013б. — С. 113–115.

107. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляции *Seseli libanotis* (L.) Koch в Вологодской области / О. А. Кононова; отв. ред. А. А. Сукиасян // Наука третьего тысячелетия: сборник статей Международной научно-практической конференции. 14–15 ноября 2013 г., г. Уфа: в 2 ч. Ч.1. — Уфа: РИЦ БашГУ, 2013в. — С.10–14.

108. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляции *Allium oleraceum* L. в Вологодской области / О. А. Кононова // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы V Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 85-летию естественно-географического факультета. 15 января 2014 г. — Самара: ПГСГА, 2014а. — С. 13–17.

109. Кононова, О. А. Результаты школьных экспедиций по оценке состояния ценопопуляций *Gagea granulosa* Turcz. (Liliaceae) в Вологодской области / О. А. Кононова // Интеграция науки и образования: сборник статей Международной научно-практической конференции (13–14 июня 2014 г., г. Уфа). — Уфа: РИО ОМЕГА САЙНС, 2014б. — С. 9–11.

110. Кононова, О. А. Оценка состояния природных ценопопуляций *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) в условиях Вологодской области / О. А. Кононова // Вестник Башкирского университета. Серия: Биология. — 2014в. — Т. 19. — № 2. — С. 464–469.

111. Кононова, О. А. Опыт проведения популяционных исследований редких видов растений обучающимися сельской школы / О. А. Кононова // Вестник педагогических инноваций. Серия: Образование. Педагогика. Методика преподавания учебных предметов. — 2014г. — № 1. — С. 34–40.

112. Кононова, О. А. Оценка виталитетной структуры природных ценопопуляций *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова // Перспективы науки. — 2014д. — Т. 63. — №12. — С.7–12.
113. Кононова, О. А. Популяционный мониторинг редких видов растений в школе / О. А. Кононова; под общ. ред. В. П. Викторова. // труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). — М.: МГПУ, 2014е. — Т. 1. — С. 250–252.
114. Кононова, О. А. Ритмологическая и временная поливариантность *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) О. А. Кононова // Вестник Тверского университета. Серия: Биология и экология. — 2017. — № 1. — С. 168–174.
115. Кононова, О. А. Новые местонахождения редких видов сосудистых растений для флоры Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: матер. Всеросс. конф. с межд. участием. — Екатеринбург, 2012. — С. 67–68.
116. Кононова, О. А. Мониторинг ценопопуляции *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Вестник Сыктывкарского университета. — 2012. — № 2.— С. 131–138.
117. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляций *Corydalis solida* (L.) SWARTS в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы IV Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения первого заведующего кафедрой географии ПГСГА, профессора К.В. Полякова (15 января 2013 г.) — Самара: ПГСГА, 2013. — С. 273–278.
118. Кононова, О. А. Характеристика возрастного состава природных ценопопуляций и семенная продуктивность особей *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Вестник Сыктывкарского университета. — 2013 — № 3. — С. 133–140.



119. Кононова, О. А. Оценка состояния популяций *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Материалы X Международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды. — Тольятти: Волжский университет им. В.Н. Татищева, 2013. — С. 84–92.
120. Конвенция о биологическом разнообразии [Электронный ресурс] — Рио-де-Жанейро, 1992. — Режим доступа: <http://www.isu.ru/inst/botcad/cbd/cbdrus.htm>, свободный. Язык рус. (дата обращения: 24.08.2014).
121. Корчагин, А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. III. — С. 39–131.
122. Красная книга Архангельской области / Отв. ред. А. С. Сорокин. — Архангельск: Комитет по экологии Архангельской обл., 2008. — 351 с.
123. Красная книга Вологодской области. Т. 2: Растения и грибы / Отв. ред. Г. Ю. Конечная, Т. А. Сулова. — Вологда: ВГПУ, «Русь», 2004. — 360 с.
124. Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. — Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. — 288 с.
125. Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / Под ред. А. И. Таскаева. — Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2009. — 791 с.
126. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. редактор: Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. — М: Т-во научных изданий КМК, 2008. — 855 с.
127. Красная книга Тверской области / Ред. А. С. Сорокин. — Тверь: ОО «Вече Твери», ООО «Издательство АНТЭК», 2002. — 256 с.
128. Кошечев, А. К. Дикорастущие съедобные растения / А. К. Кошечев, А. А. Кошечев. — М.: Колос, 1994. — С. 108.
129. Лакин, Г. Ф. Биометрия: учебное пособие для биол. спец. вузов / Г. Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 293 с.

130. Любарский, Е. Л. К изучению ценоотических популяций / Е. Л. Любарский // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. — М., 1982. — С. 41–44.
131. Любарский, Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. — Казань: Изд-во КГУ, 1967. — 181 с.
132. Мазуренко, М. Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера / М. Т. Мазуренко. — М: Наука, 1986. — 209 с.
133. МаксUTOва, Н. К. Ландшафты / Н. К. МаксUTOва, Г. А. Воробьев; гл. ред. Г.А. Воробьев // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», 2007. С. 299–328.
134. Марков, М. В. Род Недотрога / М. В. Марков, Н. Г. Уланова, Н. В. Чубатова // Биологическая флора Московской области. — М.: Полиэкс, 1997. — Вып. 13. — С. 128–168.
135. Марков, М. В. Редкие и нуждающиеся в охране сосудистые растения Тверской области: Материалы к Красной книге Тверской области: Учеб. пособие / М. В. Марков. — Тверь: ТИЭП, 2001. — 49 с.
136. Марков, М. В. Онтогенез недотроги обыкновенной (*Impatiens noli-tangere* L.) / М. В. Марков; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, — 2002. — Т. III. — С. 79–82.
137. Махлаюк, В. П. Лекарственные растения в народной медицине / В. П. Махлаюк. — М.: Нива России, 1992. — 477 с.
138. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокагама, авг.-сент. 1993 г.: Пер. с англ. — СПб.: БИН РАН: Мир и семья-95, 1996. — 191с.
139. Миркин, Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа: Гилем, 1998. — 413 с.
140. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: Учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. — М.: Логос, 2001. — 264 с.

141. Миркин, Б. М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. — С. 75–106.
142. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. — М.: Мир, 1992. — 184 с.
143. Национальная стратегия по сохранению биоразнообразия России. — М.: РАН, МПР РФ, 2001. — 76 с.
144. Ниценко, А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Ботан. журн. — 1969. — Т. 54. — №7. — С. 1002–1014.
145. Нешатаев, Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов / Ю. Н. Нешатаев. — Л., 1987. — 192 с.
146. Нухимовский, Е. Л. О соотношении понятия «партикуляция» и «вегетативное размножение» / Е. Л. Нухимовский // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1973. — Т. 78. — Вып. 5. — С. 107–120.
147. Нухимовский, Е. Л. Морфология *Origanum vulgare* L. в естественных местообитаниях и при выращивании в Московской области / Е. Л. Нухимовский, О. А. Черкасов // Растительные ресурсы, 1987. — Т. 23. — Вып. 3. — С. 345 – 356.
148. Об особо охраняемых природных территориях (с изменениями на 12 марта 2014 года). Российская Федерация. Федеральный закон [Электронный фонд правовой и информационно-технической документации]. — Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/9010833>, свободный. Язык рус. (дата обращения: 18.08.2014).
149. Одум, Ю. Основы экологии. Перевод с англ. / Ю. Одум. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
150. Омельчак, Н. В. Онтогенез кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.) / Н. В. Омельчак, Т. Ю. Дьячкова // Онтогенетический атлас растений: научное издание. — Йошкар-Ола: МарГУ, — 2002. — Том III. — С. 233–236.
151. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. — Т. I. — 204 с.

152. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2000. — Т. II. — 268 с.
153. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. — Т. III. — 280 с.
154. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. — Т. IV. — 240 с.
155. Онтогенетический атлас растений: научное издание / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. — Т. V. — 372 с.
156. Орлова, Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения / Н. И. Орлова // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. — 1993. — Т. 77. — Вып. 3. — 264 с.
157. Орлова, Н. И. Определитель высших растений Вологодской области / Н. И. Орлова. — Вологда, 1997. — 264 с.
158. Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. / отв. ред. Г. А. Воробьёв. — Вологда: ВГПИ, комитет экологии и природных ресурсов Вологодской области, 1993. — 256 с.
159. Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л.Б. Заугольной. — М., 2000. — 196 с.
160. Паспорт Великоустюгского района по состоянию на 31.12.2015 [Электронный фонд правовой и информативно-технической документации]. — Режим доступа: [www.vumr.ru](http://www.vumr.ru) свободный. Язык рус. (дата обращения: 17.05.2016).
161. Петрова, С. Е. Онторморфогенез некоторых Восточноевропейских представителей семейства Umbelliferae Moris. (Apiaceae Lindl.): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Петрова Светлана Евгеньевна. — Москва, 2008. — 22 с.
162. Петровский, В. В. Синузии как форма совместного существования растений / В. В. Петровский // Бот. журн. — 1961. — Т. 46. — № 11. — С. 1615–1626.
163. Писковацкова, Н. И. Лядвенец рогатый / Н. И. Писковацкова, И. С. Михайловская; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — Вып. 7. — С. 111–127.

164. Пичугина, Е. В. Особенности онтогенеза *Jurinea cyaniodes* (L.) Reichenb. на северной границе ареала / Е. В. Пичугина, Н. П. Савиных // Раст. ресурсы. — 2006. — Вып. 3. — С. 10–25.
165. Побединский, А. В. Водоохранная и почвозащитная роль лесов: изд. 2-е / А. В. Побединский. — Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. — 208 с.
166. Подгаевская, Е. Н. Онтогенез душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.) / Е. Н. Подгаевская; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, — 2002. — Т. III. — С. 202–205.
167. Полевой экологический практикум. Ч. I. / отв. ред. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2000. — 112 с.
168. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научное издание. / отв. ред. О. Л. Воскресенская. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. — 326 с.
169. Попов, А. П. Лесные целебные растения / А. П. Попов. — М.: Экология, 1992. — 160 с.
170. Постановление правительства Вологодской области № 125 от 24.02.2015 «Об учреждении Красной книги Вологодской области». Приложение 1: Перечень (список) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области и подлежащих охране на территории региона. Приложение 2: Перечень (список) редких видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области и нуждающихся в биологическом контроле (надзоре) их состояния на территории региона [Электронный фонд правовой и информационно-технической документации]. — Режим доступа: [http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony\\_i\\_postanovleniya/postanovleniya\\_pravitelstva/393552](http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony_i_postanovleniya/postanovleniya_pravitelstva/393552), свободный. Язык рус. (дата обращения: 03.04.2015).
171. Постановление Правительства Вологодской области № 1228 от 22.10.2012 «Об утверждении государственной программы Вологодской области «Охрана окружающей среды, воспроизводство и рациональное использование природных

ресурсов на 2013-2020 годы» [Электронный фонд правовой и информационно-технической документации]. — Режим доступа: [http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony\\_i\\_postanovleniya/postanovleniya\\_pravitelstva/393552](http://vologda-oblast.ru/dokumenty/zakony_i_postanovleniya/postanovleniya_pravitelstva/393552), свободный. Язык рус. (дата обращения: 03.04.2015).

172. Постановление Главы Великоустюгского муниципального района от 05.08.2008 № 731 «О согласовании резервирования ценных природных участков на территории Великоустюгского муниципального района» [Электронный фонд правовой и информационно-технической документации]. — Режим доступа: <http://www.vumr.ru/regulatory/pravovye-akty-administratsii/postanovleniya>, свободный. Язык рус. (дата обращения: 03.04.2015).

173. Почвоведение / И. С. Кауричев, Н. П. Панов, Н. Н. Розов и др. 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1989. — 719 с.

174. Почвоведение с основами геоботаники / Л. П. Груздева, А. А. Яскин, В. В. Тимофеев и др. — М.: Агропромиздат, 1991. — 448 с.

175. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа: ГОСТ 17.4.4.02. — 84. Переизд. Март 1986. Введ. 19.12.84. — М.: Изд-во стандартов, 1986. — 11 с.

176. Пронькина, Г. А. К флоре Средней Сибири / Г. А. Пронькина, С. С. Щербина // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1994. — Т. 99. — Вып. 1. — С. 104–112.

177. Работнов, Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. — М.; Л.; 1950а. — Вып. 1. — С. 465–483.

178. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950б. — Вып. 6. — С. 77–204.

179. Работнов, Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. II. — С. 20–40.

180. Работнов, Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. II. — С.289–262.
181. Работнов, Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. III. — С.132–145.
182. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1969. — Т. 74. — Вып. 1. — С. 141–149.
183. Работнов, Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1975. — Т. 80. — Вып. 2. — С. 5–17.
184. Работнов, Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. — М., Наука, 1978. — 350 с.
185. Работнов, Т. А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений / Т. А. Работнов // Журн. общ. биол. — 1979. — Т. 40. — С. 35–42.
186. Раменский, Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). 2-е изд.. / Л. Г. Раменский. — М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. — 100 с.
187. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Раменский, Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипов. — М.: Сельхозгиз. 1956. — 472 с.
188. Раменский, Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избранные работы / Л. Г. Раменский. — Л.: Наука, 1971. — 334 с.
189. Растительность европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. — Л.: «Наука», 1980. — 429 с.
190. Редкие и охраняемые растения Вологодской области / под. ред. Т. А. Сусловой, В. И. Антоновой. — Вологда: ВГПИ, 1991. — 48 с.
191. Россия, Вологодская область, Великоустюгский район [Электронный ресурс]. — Режим доступа: <https://yandex.ru/maps>, свободный. Язык рус. (дата обращения: 03.09.2014).

192. Рысин, Л. П. Липа сердцевидная /Л. П. Рысин; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — Вып. 7. — С. 128–152.
193. Рысина, Г. П. К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений / Г. П. Рысина // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосквья. — М.: Наука, 1968. — С. 145–153.
194. Рысина, Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосквья / Г. П. Рысина. — М.: Наука. 1973. — 216 с.
195. Самойлов, Ю. И. Экологические шкалы Л. Г. Раменского и аспекты их применения / Ю. И. Самойлов // Ботан. журн. — 1986. — Т.71. — №2. — С. 137–147.
196. Семенов, Д. Ф. Геологическое строение /Д. Ю. Семенов; гл. ред. Г. А. Воробьёв // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», 2007. — С. 8–27.
197. Семенова, Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири / Г. П. Семенова. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007. — 408 с.
198. Сердитов, С. Н. Внутренние воды / С. Н. Сердитов; под ред. Ю. Д. Дмитриевского, В. М. Малкова // Природа Вологодской области. Сборник статей. — Вологда: Областная книжная редакция, 1957. — С.136–180.
199. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений / И. Г. Серебряков. — М.: Высш. шк., 1962. — 378 с.
200. Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. III. — С.146–205.
201. Серебрякова, Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т. И. Серебрякова // Итоги науки и техники. Сер. Ботан. — М.: ВИНТИ, 1972. — Т. 1. — С.84–169.
202. Смирнова, Е. С. Морфология побеговых систем орхидных / Е. С. Смирнова. — М.: Наука, 1990. — 208 с.



203. Смирнова, О. В. Медуница неясная / О. В. Смирнова; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — Вып. 4. — С. 179–190.
204. Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. — М.: Наука, 1987. — 207 с.
205. Смирнова, О. В. Род Хохлатка – *Coridalis Medic.* / О. В. Смирнова, В. А. Черемушкина // Биологическая флора Московской области. / Под ред. Т.А. Работнова. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. — Вып. 2. — С. 48–72.
206. Смирнова, О. В. Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений / О. В. Смирнова, В. Н. Егорова, Н. А. Торопова // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. — М.: Наука, 1976. — С. 146–165.
207. Смирнова, О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова, Л. Д. Фаликов // Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. — М.: Наука, 1976. — С. 14–43.
208. Смирнова, О. В. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы / О. В. Смирнова, Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. — М., 2004. — С. 165–175.
209. Смирнов, В. Э. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. — 2006. — Том 111. — Вып. 2. — С. 36–47.
210. Соколов, Н. Н. Рельеф и четвертичные отложения / Н. Н. Соколов; под ред. Ю. Д. Дмитриевского, В. М. Малкова // Природа Вологодской области. Сборник статей. — Вологда: Областная книжная редакция, 1957. — С.58–93.
211. Сорокин, А. С. Научное обоснование особо охраняемой природной территории в районе истока Волги / А. С. Сорокин, А. В. Тюсов // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. — 2007. — Вып. 6. — С. 240–246.

212. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. / Отв. ред. С. С. Харкевич. — Л.: Наука, 1987. — 445 с.
213. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. / Отв. ред. С. С. Харкевич. — Л.: Наука, 1991. — 388 с.
214. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. / Отв. ред. С. С. Харкевич. — СПб.: Наука, 1992. — 427 с.
215. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 7. / Отв. ред. Харкевич С. С. — СПб.: Наука, 1995. — 393 с.
216. Сохранение биологического разнообразия // Материалы Междунар. конф. «Изучение и сохранение разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии» (Москва, 21-23 апреля 1999 г.). — М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова: Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия», 1999. — 72 с.
217. Старостенкова, М. М. Род Ветреница / М. М. Старостенкова; под ред. Т. А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. — Вып. 3. — С. 119–138.
218. Сулова, Т. А. Растительность Вологодской области. Флора и растительность лесов / Т. А. Сулова, Е. В. Кармазина, А. Б. Чхобадзе; гл. ред. Г. А. Воробьёв // Природа Вологодской области — Вологда: «Вологжанин», 2007. — С. 186–203.
219. Сулова, Т. А. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов / Т. А. Сулова, А. Б. Чхобадзе, Д. А. Филиппов, О. С. Ширяева, А. Н. Левашов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2013. — VII:3. — С.93–104.
220. Татаренко, И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны / И. В. Татаренко. — М.: Аргус, 1996. — 207 с.
221. Тахтаджян, А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.
222. Тахтаджян, А. Л. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / А. Л. Тахтаджян. — М.: Наука, 1981. — 264 с.

223. Тетерюк, Л. В. Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала / Л. В. Тетерюк, О. В. Дымова, Т. К. Головки // Экология. — 2001. — № 3. — С. 209–215.
224. Тетерюк, Л. В. Опыт применения фитоиндикационных экологических шкал для выявления неблагоприятных факторов на границе распространения вида / Л. В. Тетерюк // Экология. — 2000. — № 4. — С. 276–281.
225. Тетерюк, Л. В. Популяционная биология *Ajuga reptans* L. и *Asarum europaeum* L. на северной границе ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Тетерюк Людмила Владимировна. — Сыктывкар, 1998. — 22 с.
226. Тихонов, А. В. Красная книга России. Животные и растения / А. В. Тихонов; науч. конс. В. Е. Флинт; науч. ред. Л. В. Денисова, К. В. Макаров. — М.: РОСМЭН - ПРЕСС, 2002. — 414 с.
227. Толмачев, А. И. Изучение флоры при геоботанических исследованиях / А. И. Толмачев // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — Т. I. — С. 369–383.
228. Толмачев, А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара / А. И. Толмачев // Вестн. ЛГУ. — 1970. — №15. — С. 62–74.
229. Толмачев, А. И. Введение в географию / А. И. Толмачев. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. — 244 с.
230. Топографические карты Вологодской области. Большая подробная карта Великоустюгского района Вологодской области. 1см: 2км. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://vologda-obl.ru/1408148.html>, свободный. Язык рус. (дата обращения: 10.07.2014).
231. Труфанов, А. И. Подземные воды / А. И. Труфанов; гл. ред. Г. А. Воробьев // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», 2007. — С. 87–108.
232. Уранов, А. А. Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники. — М.; Л.: Наука, 1965. — Т. II. — С. 251–254.
233. Уранов, А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / А. А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав цветковых растений. — М.: Наука, 1967. — С. 3–8.

234. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7–34.
235. Уранов, А. А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А. А. Уранов, О. В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1969. — Т. 74. — Вып. 1. — С. 119–134.
236. Фардеева, М. Б. Онтогенез башмачка настоящего, или Венерина башмачка (*Cypripedium calceolus* L.) / М. Б. Фардеева; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. — Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, — 2002. — Т. III. — С. 114–119.
237. Фардеева, М. Б. Онтогенез тайника яйцевидного (*Listera ovata* (L.) R. Br.) / М. Б. Фардеева, Г. Р. Исламова; отв. ред. Л. А. Жукова // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Научное издание. — Йошкар-Ола: МарГУ, — 2004. — Том IV. — С. 121–125.
238. Физико-географический атлас мира. — М.: АН СССР и главное управление геодезии и картографии ГГК СССР, 1964. — 298 с.
239. Филиппов, Е. Г. Экологическая изменчивость некоторых видов рода *Dactylorhiza* / Е. Г. Филиппов // Успехи экологической морфологии растений и её влияние на смежные науки. Межвуз. сборник научных трудов. — М., 1994. — С. 111.
240. Флора европейской части СССР, Т. IV. / Коллектив авторов, отв. ред. А. А. Федоров, ред. тома Ю. Д. Гусев. — Л., 1979. — С. 269.
241. Флора Северо-востока Европейской части СССР: в 4 т. / Под ред. А. И. Толмачева. — Л.: Наука, 1974. — Т. I. — 275 с.; 1976. — Т. II. — 316 с.; 1976. — Т. III. — 293 с.; 1977. — Т. IV. — 312 с.
242. Флора Сибири. Т. X. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1984. — с. 285.
243. Флора Сибири. Т. XIII. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1987. — с. 248.
244. Флора Сибири. Т. XV. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1989. — с. 586–587.
245. Флора Сибири. Т. I. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae / под ред. И. М. Красноборова. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1988. — 200 с.

246. Флора Сибири. Т. IV. Araceae – Orchidaceae / под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1987. — 250 с.
247. Флора Сибири. Т. VI. Portulacaceae – Ranunculaceae / под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1993. — 310 с.
248. Флора Сибири. Т. IX. Fabaceae (Leguminosae) / под ред. В. А. Положий, С. Н. Выдрин, О. Д. Никифорова. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1994. — 280 с.
249. Флора Сибири. Т. X. Geraniaceae – Cornaceae. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1996. — 254 с.
250. Флора Сибири. Т. XI. Ruyolaceae – Lamiaceae (Labiatae) / под ред. Л. И. Малышева. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1997. — 296 с.
251. Флора Сибири. Т. XII. Solanaceae – Lobeliaceae / под ред. В. А. Положий, Г. А. Пешковой. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1996. — 208 с.
252. Флора Сибири. Т. XIII. Asteraceae (Compositae) / под ред. И. М. Красноборова. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1997. — 472 с.
253. Флора СССР. В 30 т / под ред. В. Л. Комарова, Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1964.
254. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1935. — Т. 4. — С. 78–79.
255. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — Т. 13. — 588 с.
256. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 15. — 587 с.
257. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 16. — С. 583.
258. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — Т. 19. — С. 362.
259. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Т. 21. — С. 437–438.
260. Флора СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — Т. 26. — С. 715.
261. Фризен, Н. В. Луковые Сибири / Н. В. Фризен. — Новосибирск. Наука. 1988. — 184 с.
262. Ханина, Л. Г. База данных «Флора сосудистых растений Центральной России» [электронный ресурс] / Л. Г. Ханина, Е. М. Глухова, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, М. М. Шовкун // Институт математических проблем биологии РАН.

- 2001-2015. — Режим доступа: <http://www.jcbi.ru>, свободный. Язык русский, английский (дата обращения 13.05. 2015).
263. Царевская, Н. Г. Любка двулистная / Н. Г. Царевская; под ред. Т.А. Работнова // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во Моск. унта, 1975. — Вып. 2. — С. 11–17.
264. Цвелев, Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Н. Н. Цвелев. — СПб.: Издательство СПХФА, 2000. — 781 с.
265. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / Л. А. Жукова, О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова и др.; отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. — М.: Наука, 1976. — 216 с.
266. Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения / А. А. Уранов, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, Л. А. Жукова и др.; отв. ред. Т. И. Серебрякова. — М.: Наука, 1977. — 134 с.
267. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова и др.; отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. — М.: Наука, 1988. — 184 с.
268. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. И. Цыганов. — М.: Наука, 1983. — 198 с.
269. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. / С. К. Черепанов. — СПб. Мир и семья, 1995. — 992 с.
270. Черепнин, В. Л. Пищевые растения Сибири / В. Л. Черепнин. — Новосибирск: Наука, 1987. — 192 с.
271. Чистякова, А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А. А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1978. — Т.83. — Вып. 2. — С. 3–12.
272. Чистякова, А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А. А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1979. — Т.84. — Вып.1. — С. 9–24.

273. Чистякова, А. А. Жизненные формы деревьев и их эколого-ценотическая обусловленность / А. А. Чистякова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. — М., 1986. — С. 70–75.
274. Шишкин, Б. К. Пустореберник – *Cenolophium* Koch / Б. К. Шишкин; ред. Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 16. — С. 583.
275. Шишкин, Б. К. Крестовник – *Senecio* L. / Б. К. Шишкин; ред. Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров. // Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — Т. 26. — С. 715.
276. Шевелев, Н. Н. Климат / Н. Н. Шевелев, В. С. Полякова; гл. ред. Г. А. Воробьёв. // Природа Вологодской области. — Вологда: «Вологжанин», 2007. — С. 71–86.
277. Шенников, А. П. Луговедение / А. П. Шенников. — Л.: Советская наука, 1941. — 216 с.
278. Шенников, А. П. Экология растений / А. П. Шенников. — М.: Советская наука, 1950. — 374 с.
279. Юрцев, Б. А. Флора как природная система / Б. А. Юрцев // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1982. — Т. 87. — Вып. 4. — С. 3–12.
280. Юрцев, Б. А. Основные понятия и термины флористики / Б. А. Юрцев, Р. В. Камелин. — Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. — 80 с.
281. Ягодин, Б. А. Агрохимия / Б. А. Ягодин; под ред. Б. А. Ягодина. — М.: Колос, 2002. — 584 с.
282. Abrahamson, W. G. Demography and vegetative reproduction / W. G. Abrahamson // Demography and evolution in plant populations. — Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1980. — P. 89–106.
283. Cook, C. D. K. A revision of the genus *Stratiotes* (Hydrocharitaceae) / C. D. K. Cook, K. Urmi-Kuning // Aq. Bot., 1983. — Vol. 16. — P. 213–249.
284. Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. — Gottingen: Goltze. — 1974. — 97 s.

285. Ellenberg, H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. / H. Ellenberg. — Ulmer: Stuttgart. — 1996. — 1096 s.
286. Ellenberg, H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa / H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, D. Paulissen // Scripta Geobot. — 1991. — Bd. 18. — 248 s.
287. Falencka, M. The effect of the size of cotyledons on the development of individuals in *Impatiens noli-tangere* L. population / M. Falencka // Ekologia Polska. — 1983. — Vol. 18. — №1 — P. 123–143.
288. Gardenfors, U. The application of IUCN Red list criteria at regional levels / U. Gardenfors et al. // Conservation Biology. — 2001. — Vol. 15. — № 5. — P. 1206–1212.
289. Grime, J. P. Plant strategies and vegetation processes / J. P. Grime. — Chichester: Wiley and Sons, 1979. — 222 p.
290. Greig-Smith, P. The use of random and contiguous quadrat in the study of the structure of plants communities / P. Greig-Smith. — Lond., N. S.: Ann. Bot., 1952. — № 16 — P. 293–316.
291. Greig-Smith, P. Quantitative plant ecology / P. Greig-Smith. — London, 1964. — P. 5–348.
292. Global Strategy for Plant Conservation. Montreal (Canada); Richmond (U. K.), 2003. — 15 p.
293. Harper, J. L. The population biology of plants / J. L. Harper (Ed.) // Population control. Harmondsworth, 1970. — P. 32–44.
294. Harper, J. L. Population biology of plants / J. L. Harper. — London: Acad. press, 1977. — 892 p.
295. Harper, J. L. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. / J. L. Harper, J. Ogden // J. ecol. — 1970. — Vol. 58. — №3. — P. 681–698.
296. Harper, J. L. Ecology: Individuals, populations and communities / J. L. Harper, C. R. Townsend — Oxford ect: Blackwell sci. publ., 1986. — Vol. XII. — 876 p.



297. Hulten, E. Atlas of North European vascular plants, North of the Tropic of cancer: In 3 vol. / E. Hulten, M. Fries. — Königstein, 1986. — 1172 p.
298. International code of botanical nomenclature (Tokyo code), adopted by the Fifteenth International Botanical Congress (Yokohama, August-September 1993) / Ed. W. Greuter. Germany, Königstein: Koeltz Scientific Books, Regnum Vegetabile, 1994. — Vol. 131. — 389 p.
299. Kornatowski, J. Morphological forms of the water soldier (*Stratiotes aloides* L.) / J. Kornatowski // Acta Hydrobiol. — 1983–1984. — Vol. 25–26. — Iss. 6 — P. 145–156.
300. Landolt, E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt. — Veroff: Geobot. Inst. ETH. Zurich, 1977. — H. 64. — S. 1–208.
301. Masuda, M. Reproductive ecology of a cleistogamous annual *Impatiens noli-tangere* L. occurring under different environmental conditions / M. Masuda, T. Yahara // Ecological Research, 1994. — Vol. 9. — № 1. — P. 67–75.
302. Meusel, H. Vergleichende chorologie der zentraleuropaischen Flora / H. Meusel, E. Jager, E. Weinert. — Jena, 1964. — Bd. 1. — 583 s.
303. Raunkiaer, C. The life form of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. — Oxford, Clarendon, 1934. — 632 p.
304. Ripple, W. J. Expert systems and spatial data models for efficient geographic data handling / W. J. Ripple, V. S. Ulshoefer // Photogramm. Eng. And Remote Sens., 1987. — Vol. 53. — № 10. — P. 1431–1433.
305. Ryberg, M. A morphological study of *Corydalis nobilis*, *C. cava*, *C. solida* and some allied species with special reference to their underground organs / M. Ryberg. // Acta Horti Berg., 1959. — Vol. 19. — №3. — P. 146–156.
306. Scamoni, A. Einführung in die praktische Vegetationskunde. 2. Aufl. / A. Scamoni. — Jena, 1963. — 236 s.
307. Schaffers, A. P. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements / A. P. Schaffers, K. V. Sykora // Journal of Vegetation Science, 2000. — V. 11. — P. 225–244.

308. Silva, J. F. Shoot demography in New England populations of *Majanthemum canadense* Desf. / J. F. Silva, T. M. Kana, C. T. Solbring // *Oecologia* (Berlin), 1982. — Bd. 52. — S. 181–186.
309. Toma, C. Distribution and comparison of two morphological forms of water soldier (*Stratiotes aloides* L.): a case study on Lake Siosineckie Wielkie (Northwest Poland) / C. Toma // *Biodiv. Res. Conserv.*, 2006. — Vol. 3–4. — P. 251–257.
310. Van der Maarel, E. Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values / E. Van der Maarel // *Phytocoenologia*, 1993. — V. 23. — P. 343–362.

## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

**Приложение 1. Характеристика почв в местах обитания редких видов растений в бассейне  
верхнего течения р. Северная Двина**

| Почвенный разрез № 1 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |          |            |
|----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|------------|
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | ГОСТ     | значения   |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26213-91 | 4.03± 0.6  |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 26423-85 | 6.7 ± 0.1  |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 26483-85 | 5.8 ± 0.1  |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 26207-91 | 20.2 ±2.0  |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 26207-91 | 22.9±3.7   |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26212-91 | 1.98 ± 0.2 |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 27821-88 | 8.2 ±1.2   |
| Описание разреза     | <p><u>Привязка:</u> Вологодская обл., Великоустюгский р-н, д. Погорелово 0.3 км к юго-западу от устья р. Павложье.</p> <p><u>Рельеф:</u> покатый склон водораздела.</p> <p><u>Растительность:</u> <i>Alnus incana</i> (L.) Moench, <i>Rosa majalis</i> Herm., <i>Rubus idaeus</i> L., <i>Urtica dioica</i> L.</p> <p>A<sub>0</sub> – 0-3 см – рыхлая дернина.</p> <p>A<sub>1</sub> – 3-17 см - темновато-серый, суглинистый, комковато-зернистой структуры, свежий, уплотнён, корни растений, не вскипает, переход резкий.</p> <p>B – 17-110 см - желтовато-бурый, супесчаный, комковато-ореховой структуры, свежий, уплотнён, корни растений, галька, не вскипает, переход постепенный.</p> <p>C – буровато-серый, суглинистый, призматической структуры, свежий, плотный, корни растений, не вскипает.</p> <p><u>Название почвы:</u> дерновая маломощная среднесуглинистая на бескарбонатной морене.</p> |          |            |
|                      | Почвенный разрез № 2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |          |            |
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | ГОСТ     | значения   |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26213-91 | 4.23±0.6   |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 26423-85 | 6.8 ±0.1   |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 26483-85 | 5.9 ±0.1   |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 26207-91 | 9.2 ±1.4   |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 26207-91 | 1.1±0.2    |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26212-91 | 1.82 ±0.2  |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 27821-88 | 36.4 ±5.5  |

| Почвенный разрез № 2 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |          |          |
|----------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|----------|
| Описание разреза     | <p><u>Привязка:</u> Вологодская обл., Великоустюгский р-н, д. Кузнецово, 0.1 км к северу.</p> <p><u>Рельеф:</u> приводораздельный склон большой крутизны, экспозиция северная.</p> <p><u>Растительность:</u> <i>Trollius europaeus</i> L., <i>Agrostis canina</i> L., <i>Galium mollugo</i> L., <i>Trifolium medium</i> L.</p> <p>A<sub>0</sub> – 0-2 см – рыхлая дернина.</p> <p>A<sub>1</sub> – 2-50 см – тёмный, суглинистый, комковато-ореховатой структуры, свежий, уплотнён, корни растений, не вскипает, переход постепенный.</p> <p>B – 50-118 см – красновато-коричневый, супесчаный, комковатой структуры, свежий, уплотнён, корни растений, не вскипает, переход постепенный.</p> <p>C – сероватый, тяжелосуглинистый, свежий, очень плотный, не вскипает от соляной кислоты.</p> <p><u>Название почвы:</u> дерновая мощная суглинистая на бескарбонатной морене.</p> |          |          |
|                      | Почвенный разрез № 3                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |          |          |
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | ГОСТ     | значения |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 26213-91 | 0.61±0.1 |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 26423-85 | 6.9±0.1  |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 26483-85 | 6.0±0.1  |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 26207-91 | 3.6±0.54 |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26207-91 | 14.3±2.2 |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 26212-91 | 1.4±0.2  |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 27821-88 | 15.0±2.3 |
| Описание разреза     | <p><u>Привязка:</u> Шемогодский луг, 3 км к западу от д. Павшино Великоустюгского района Вологодской области.</p> <p><u>Рельеф:</u> равнинный, пойменный луг.</p> <p><u>Растительность:</u> <i>Rosa majalis</i> Herrm., <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Galium boreale</i> L.</p> <p>A<sub>0</sub> – 0-1 см – луговой войлок.</p> <p>A<sub>1</sub>/B – 1-15 см – почти чёрный, среднесуглинистый, комковато-ореховатой структуры, уплотнён, корни растений, переход постепенный.</p> <p>C – слоистый, светло-коричневый, легкосуглинистый, призматической структуры, свежий, очень плотный, корни растений, железистые и марганцевые примазки.</p> <p><u>Название почвы:</u> дерновая маломощная среднесуглинистая на аллювиальных отложениях.</p>                                                                                                                               |          |          |
|                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |          |          |

| Почвенный разрез № 4 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |          |            |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|------------|
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | ГОСТ     | значения   |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 26213-91 | 1.5±0.3    |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 26423-85 | 5.7±0.1    |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 26483-85 | 4.0±0.1    |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 26207-91 | 4.3±0.7    |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 26207-91 | 0.2±0.4    |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 26212-91 | 5.8±0.1    |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 27821-88 | 13.2±2.0   |
| Описание разреза     | <u>Привязка:</u> Вологодская обл., Великоустюгский район, д. Слободы, 1.5 км к востоку.<br><u>Рельеф:</u> равнинный суходольный луг.<br><u>Растительность:</u> подрост <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Picea abies</i> (L.) Karst., <i>Taraxacum officinale</i> Web. ex Wigg., <i>Trifolium pratense</i> L.<br>A <sub>0</sub> – 0-1 см – луговой войлок.<br>A <sub>п</sub> – 1-40 см – сетовато-коричневый, тяжелосуглинистый, бесструктурный, свежий, очень плотный, корни растений, галька, железистые и марганцевые примазки, не вскипает, переход постепенный.<br>С – красновато-бурый, глинистый, призматической структуры, свежий, очень плотный, корни растений, галька, железистые и марганцевые примазки, не вскипает.<br><u>Название почвы:</u> пахотная тяжелосуглинистая на бескарбонатной морене. |          |            |
|                      | Почвенный разрез № 5                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |          |            |
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | ГОСТ     | значения   |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 26213-91 | 2.2 ± 0.4  |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 26423-85 | 5.1 ± 0.1  |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 26483-85 | 4.1 ± 0.1  |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 26207-91 | 16.0 ± 1.6 |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 26207-91 | 4.0 ± 0.6  |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 26212-91 | 4.7 ± 0.7  |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 27821-88 | 20.2±3.0   |

| Почвенный разрез № 5 |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |          |          |
|----------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|----------|
| Описание разреза     | <p><u>Привязка:</u> Окрестности бывшего населенного пункта Веретенниково Великоустюгского р-на Вологодской обл., 1 км к северо-востоку от устья р. Шемоксы.</p> <p><u>Рельеф:</u> равнинный. <u>Растительность:</u> подрост <i>Populus tremula</i> L., <i>Alnus incana</i> (L.) Moench, <i>Pulmonaria obscura</i> Dum., <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Trifolium medium</i> L.</p> <p>A<sub>0</sub> – 0-2 см – подстилка.</p> <p>A<sub>1</sub> – 2-45 см – тёмный, среднесуглинистый, комковато-зернистой структуры, свежий, уплотнённый, корни, марганцевые примазки, не вскипает, переход постепенный.</p> <p>B<sub>g</sub> – 45-80 см – рыжевато-бурый, суглинистый, комковато-ореховой структуры, влажный, плотный, корни, железистые и марганцевые примазки, переход постепенный.</p> <p>C<sub>g</sub> – красновато-бурый с сизоватыми пятнами, тяжелосуглинистый, призматической структуры, влажный, плотный, корни растений, железистые и марганцевые примазки.</p> <p><u>Название почвы:</u> дерновая глееватая мощная среднесуглинистая на бескарбонатной морене.</p> |          |          |
|                      | Почвенный разрез № 6                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |          |          |
| Результаты испытаний | Показатели, единицы измерений                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | ГОСТ     | значения |
|                      | Органическое вещество, %                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 26213-91 | 3.1±0.5  |
|                      | pH водной вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 26423-85 | 7.2± 0.1 |
|                      | pH солевой вытяжки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 26483-85 | 6.5±0.1  |
|                      | Массовая доля подвижн. калия, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 26207-91 | 15.3±1.5 |
|                      | Массовая доля подвижн. фосфора, мг/100 г почвы                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 26207-91 | 6.2±0.9  |
|                      | Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 26212-91 | 0.8±0.1  |
|                      | Сумма поглощённых оснований, ммоль/100 г                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 27821-88 | 19.0±1.5 |
| Описание разреза     | <p><u>Привязка:</u> Правый берег р. Сев. Двина, 3 км севернее места слияния рек Сухона и Юг.</p> <p><u>Рельеф:</u> равнинный, суходольный луг. <u>Растительность:</u> подрост <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Picea abies</i> (L.) Karst., <i>Rosa majalis</i> Herrm., <i>Galium boreale</i> L., злаки, мхи.</p> <p>A<sub>0</sub> – 0-1 см – подстилка.</p> <p>A<sub>1</sub>/B – 1-20 см – темновато-коричневатый, тяжелосуглинистый, комковато-ореховой структуры, свежий, плотный, корни растений, марганцевые примазки, переход резкий.</p> <p>C – красновато-бурый, глинистый, призматической структуры, влажный, очень плотный, корни растений, галька, железистые и марганцевые примазки.</p> <p><u>Название почвы:</u> дерновая маломощная тяжелосуглинистая на бескарбонатной морене.</p>                                                                                                                                                                                                                                                                                    |          |          |
|                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |          |          |

**Приложение 2. Перечень (список) редких охраняемых видов сосудистых растений  
бассейна верхнего течения р. Северная Двина**

| №<br>п/п                                        | Латинское название вида                                                        | Русское название вида                           | Статус* |
|-------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|---------|
| <b>VASCULAR PLANTS / СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ</b>    |                                                                                |                                                 |         |
| <b>Отдел Lycopodiophyta – Плауновидные**</b>    |                                                                                |                                                 |         |
| Семейство Huperziaceae – Баранцовые             |                                                                                |                                                 |         |
| 1                                               | <i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank<br>et Mart. s.str.               | Баранец обыкновенный                            | 3/LC    |
| <b>Отдел Polypodiophyta – Папоротниковидные</b> |                                                                                |                                                 |         |
| Семейство Ophioglossaceae – Ужовниковые         |                                                                                |                                                 |         |
| 2                                               | <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.                                             | Гроздовник полулунный                           | 3/LC    |
| <b>Отдел Pinophyta – Голосеменные</b>           |                                                                                |                                                 |         |
| Семейство Pinaceae – Сосновые                   |                                                                                |                                                 |         |
| 3                                               | <i>Abies sibirica</i> Ledeb.                                                   | Пихта сибирская                                 | 3/LC    |
| 4                                               | <i>Larix sibirica</i> Ledeb.                                                   | Лиственница сибирская                           | 3/LC    |
| <b>Отдел Magnoliophyta – Цветковые</b>          |                                                                                |                                                 |         |
| Семейство Alliaceae – Луковые                   |                                                                                |                                                 |         |
| 5                                               | <i>Allium oleraceum</i> L.                                                     | Лук огородный                                   | 1/EN    |
| Семейство Apiaceae – Сельдереевые (Зонтичные)   |                                                                                |                                                 |         |
| 6                                               | <i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.)<br>Tutin                                | Пустореберник оголённый                         | 3/NT    |
| 7                                               | <i>Libanotis sibirica</i> (L.) C.A.Mey. (= <i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.) | Порезник сибирский (жабрица порезниковая)       | 3/LC    |
| 8                                               | <i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.                                           | Реброплодник уральский                          | 3/NT    |
| Семейство Asteraceae – Астровые (Сложноцветные) |                                                                                |                                                 |         |
| 9                                               | <i>Cacalia hastata</i> L.                                                      | Недоспелка копьевидная<br>(какалия копьевидная) | 3/NT    |
| 10                                              | <i>Lactuca sibirica</i> (L.) Maxim.                                            | Латук сибирский                                 | 3/LC    |
| 11                                              | <i>Senecio fluviatilis</i> Wallr.                                              | Крестовник приречный                            | 3/NT    |
| Семейство Boraginaceae – Бурачниковые           |                                                                                |                                                 |         |
| 12                                              | <i>Lithospermum officinale</i> L.                                              | Воробейник лекарственный                        | 2/VU    |
| Семейство Campanulaceae – Колокольчиковые       |                                                                                |                                                 |         |
| 13                                              | <i>Campanula cervicaria</i> L.                                                 | Колокольчик<br>жёстковолосистый                 | 4/DD    |
| Семейство Fabaceae – Бобовые                    |                                                                                |                                                 |         |
| 14                                              | <i>Anthyllis vulneraria</i> L. s.l.                                            | Язвенник ранозаживляющий                        | 3/LC    |
| 15                                              | <i>Lathyrus pisiiformis</i> L.                                                 | Чина гороховидная                               | 3/NT    |
| Семейство Gentianaceae – Горечавковые           |                                                                                |                                                 |         |
| 16                                              | <i>Gentiana cruciata</i> L.                                                    | Горечавка крестовидная                          | 2/VU    |
| Семейство Iridaceae – Касатиковые (Ирисовые)    |                                                                                |                                                 |         |
| 17                                              | <i>Iris sibirica</i> L.                                                        | Касатик сибирский (ирис сибирский)              | 2/VU    |
| Семейство Liliaceae – Лилиевые                  |                                                                                |                                                 |         |
| 18                                              | <i>Gagea granulosa</i> Turcz.                                                  | Гусиный лук зернистый                           | 1/EN    |
| 19                                              | <i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.                                              | Гусиный лук жёлтый                              | 3/LC    |



## Продолжение приложения 2

| №<br>п/п                                         | Латинское название вида                                                                       | Русское название вида                                                      | Статус* |
|--------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|---------|
| Семейство Nymphaeaceae – Кувшинковые (Нимфейные) |                                                                                               |                                                                            |         |
| 20                                               | <i>Nymphaea tetragona</i> Georgi                                                              | Кувшинка четырёхгранная                                                    | 2/VU    |
| Семейство Orchidaceae – Ятрышниковые (Орхидные)  |                                                                                               |                                                                            |         |
| 21                                               | <i>Cypripedium calceolus</i> L.                                                               | Башмачок обыкновенный<br>(башмачок настоящий)                              | 3/LC    |
| 22                                               | <i>Dactylorhiza cruenta</i> (O.F.Mull.) Soo                                                   | Пальчатокоренник кровавый<br>(пальцекорник кровавый)                       | 2/VU    |
| Семейство Pediculariaceae – Мытниковые           |                                                                                               |                                                                            |         |
| 23                                               | <i>Melampyrum cristatum</i> L.                                                                | Марьянник гребенчатый                                                      | 3/NT    |
| Семейство Ranunculaceae – Лютиковые              |                                                                                               |                                                                            |         |
| 24                                               | <i>Anemonoides altaica</i> (C.A.Mey.) Holub<br>(= <i>Anemone altaica</i> Fisch. ex C.A. Mey.) | Ветреницевидка алтайская<br>(ветреничка алтайская,<br>ветреница алтайская) | 2/EN    |
| 25                                               | <i>Delphinium elatum</i> L. s.l.                                                              | Живокость высокая                                                          | 3/LC    |
| Семейство Rosaceae – Шиповниковые (Розоцветные)  |                                                                                               |                                                                            |         |
| 26                                               | <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Lodd.                                                         | Кизильник черноплодный                                                     | 3/NT    |
| 27                                               | <i>Rubus caesius</i> L.                                                                       | Ежевика сизая                                                              | 4/DD    |
| Семейство Ulmaceae – Вязовые                     |                                                                                               |                                                                            |         |
| 28                                               | <i>Ulmus glabra</i> Huds.                                                                     | Вяз шершавый                                                               | 3/LC    |
| Семейство Violaceae – Фиалковые                  |                                                                                               |                                                                            |         |
| 29                                               | <i>Viola collina</i> Bess.                                                                    | Фиалка холмовая                                                            | 3/NT    |
| 30                                               | <i>Viola hirta</i> L.                                                                         | Фиалка коротковолосистая                                                   | 3/NT    |

**Примечание:** \* – статус редкости вида (Постановление правительства..., 2015), \*\* – виды в отделах расположены в алфавитном порядке семейств и родов.

**Приложение 3. Перечень (список) редких видов сосудистых растений бассейна верхнего течения р. Северная Двина, нуждающихся в биологическом контроле**

| №<br>п/п                                        | Латинское название вида                               | Русское название вида                             | Примечание |
|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|------------|
| <b>VASCULAR PLANTS / СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ</b>    |                                                       |                                                   |            |
| <b>Отдел Lycopodiophyta – Плауновидные*</b>     |                                                       |                                                   |            |
| Семейство Lycopodiaceae – Плауновые             |                                                       |                                                   |            |
| 1                                               | <i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub           | Двурядник сплюснутый<br>(дифазиаструм сплюснутый) | 0, 3, 4    |
| 2                                               | <i>Lycopodium clavatum</i> L.                         | Плаун булавовидный                                | 0, 4, 5    |
| <b>Отдел Polypodiophyta – Папоротниковидные</b> |                                                       |                                                   |            |
| Семейство Onocleaceae – Оноклеевые              |                                                       |                                                   |            |
| 3                                               | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro          | Страусник обыкновенный                            | 2, 3, 5    |
| <b>Отдел Magnoliophyta – Цветковые</b>          |                                                       |                                                   |            |
| Семейство Alliaceae – Луковые                   |                                                       |                                                   |            |
| 4                                               | <i>Allium angulosum</i> L.                            | Лук угловатый                                     | 2, 3, 4    |
| 5                                               | <i>Allium schoenoprasum</i> L.                        | Лук скорода                                       | 2, 3, 4    |
| Семейство Apiaceae – Сельдереевые (Зонтичные)   |                                                       |                                                   |            |
| 6                                               | <i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.                   | Омежник водный                                    | 2, 3       |
| Семейство Asteraceae – Астровые (Сложноцветные) |                                                       |                                                   |            |
| 7                                               | <i>Crepis sibirica</i> L.                             | Скерда сибирская                                  | 2, 3, 5    |
| 8                                               | <i>Tragopogon orientalis</i> L.                       | Козлобородник восточный                           | 1, 2, 3    |
| Семейство Campanulaceae – Колокольчиковые       |                                                       |                                                   |            |
| 9                                               | <i>Campanula trachelium</i> L.                        | Колокольчик крапиволистный                        | 1, 2, 5    |
| Семейство Caryophyllaceae – Гвоздиковые         |                                                       |                                                   |            |
| 10                                              | <i>Dianthus superbus</i> L.                           | Гвоздика пышная                                   | 2, 3, 4, 5 |
| 11                                              | <i>Saponaria officinalis</i> L.                       | Мыльнянка лекарственная                           | 1, 2, 4, 6 |
| Семейство Cornaceae – Кизилые                   |                                                       |                                                   |            |
| 12                                              | <i>Swida alba</i> (L.) Opiz (= <i>Cornus alba</i> L.) | Свидина белая (свида белая,<br>дёрен белый)       | 1, 3, 5, 6 |
| Семейство Ericaceae – Вересковые (Эриковые)     |                                                       |                                                   |            |
| 13                                              | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.           | Толокнянка обыкновенная                           | 3, 4, 5    |
| Семейство Fabaceae – Бобовые                    |                                                       |                                                   |            |
| 14                                              | <i>Lotus corniculatus</i> L. s.l.                     | Лядвенец рогатый                                  | 2, 3, 5    |
| Семейство Fumariaceae – Дымянковые              |                                                       |                                                   |            |
| 15                                              | <i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.                  | Хохлатка плотная                                  | 2, 3, 4, 5 |
| Семейство Hydrocharitaceae – Водокрасовые       |                                                       |                                                   |            |
| 16                                              | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.                    | Водокрас обыкновенный                             | 5          |
| 17                                              | <i>Stratiotes aloides</i> L.                          | Телорез обыкновенный                              | 2, 3, 5    |
| Семейство Lamiaceae – Яснотковые (Губоцветные)  |                                                       |                                                   |            |
| 18                                              | <i>Origanum vulgare</i> L.                            | Душица обыкновенная                               | 4, 5       |
| Семейство Liliaceae – Лилиевые                  |                                                       |                                                   |            |
| 19                                              | <i>Gagea minima</i> (L.) Ker-Gawl.                    | Гусиный лук малый                                 | 2, 5       |
| Семейство Orchidaceae – Ятрышниковые (Орхидные) |                                                       |                                                   |            |
| 20                                              | <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo               | Пальчатокоренник Фукса<br>(пальцекорник Фукса)    | 0, 4       |

| №<br>п/п                                        | Латинское название вида                                         | Русское название вида              | Примечание |
|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|------------------------------------|------------|
| Семейство Orchidaceae – Ятрышниковые (Орхидные) |                                                                 |                                    |            |
| 21                                              | <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.                           | Кокушник рогатый                   | 0, 3, 4    |
| 22                                              | <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.                           | Любка двулистная                   | 0, 4       |
| Семейство Ranunculaceae – Лютиковые             |                                                                 |                                    |            |
| 23                                              | <i>Actaea erythrocarpa</i> (Fish.) Kom.                         | Воронец красноплодный              | 2, 5       |
| 24                                              | <i>Atragene speciosa</i> Weinm. (= <i>Atragene sibirica</i> L.) | Княжик красивый (княжик сибирский) | 1, 3, 5    |
| Семейство Rosaceae – Шиповниковые (Розоцветные) |                                                                 |                                    |            |
| 25                                              | <i>Malus sylvestris</i> Mill.                                   | Яблоня лесная                      | 1, 2, 5    |
| 26                                              | <i>Rubus arcticus</i> L.                                        | Княженика арктическая              | 2, 3, 4, 5 |
| Семейство Rubiaceae – Мареновые                 |                                                                 |                                    |            |
| 27                                              | <i>Galium verum</i> L.                                          | Подмаренник настоящий              | 1, 2, 4, 5 |
| Семейство Salicaceae – Ивовые                   |                                                                 |                                    |            |
| 28                                              | <i>Salix acutifolia</i> Willd.                                  | Ива остролистная                   | 2, 5       |
| Семейство Thymelaeaceae – Тимелеевые            |                                                                 |                                    |            |
| 29                                              | <i>Daphne mezereum</i> L.                                       | Волчегонник обыкновенный           | 5          |
| Семейство Tiliaceae – Липовые                   |                                                                 |                                    |            |
| 30                                              | <i>Tilia cordata</i> Mill.                                      | Липа сердцевидная                  | 1, 6       |

**Примечание:** \* виды в отделах расположены в алфавитном порядке семейств и родов.

**Условные обозначения:**

0 – Вид, входящий в списки СИТЕС и/или Бернской конвенции.

1 – Вид, произрастающий в пределах области на границе ареала.

2 – Вид с неясным характером распространения в пределах области.

3 – Вид, приуроченный к местообитаниям, быстро сокращающим свои площади на территории области.

4 – Вид с хозяйственно-ценными свойствами, эксплуатировавшийся как в прошлом так и в настоящее время.

5 – Вид, имеющий малую численность ценопопуляций, но достаточно широко распространённый на территории области.

6 – Вид, возможно имеющий заносный характер происхождения в области или возможно являющийся выходцем из культуры.

**Приложение 4. Перечень (список) редких видов сосудистых растений бассейна верхнего течения р. Северная Двина, потенциальных для включения в Красную книгу Вологодской области**

| № п/п                                           | Латинское название вида                                                                      | Русское название вида         | Обоснование редкости вида |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| <b>VASCULAR PLANTS / СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ</b>    |                                                                                              |                               |                           |
| <b>Отдел Pinophyta – Голосеменные*</b>          |                                                                                              |                               |                           |
| Семейство Pinaceae – Сосновые                   |                                                                                              |                               |                           |
| 1                                               | <i>Pinus sibirica</i> Du Tour                                                                | Сосна сибирская               | ЗГ, КК                    |
| <b>Отдел Magnoliophyta – Цветковые</b>          |                                                                                              |                               |                           |
| Семейство Apiaceae – Сельдереевые (Зонтичные)   |                                                                                              |                               |                           |
| 2                                               | <i>Cicuta virosa</i> L.                                                                      | Вех ядовитый                  | Р, КК                     |
| Семейство Balsaminaceae – Бальзаминовые         |                                                                                              |                               |                           |
| 3                                               | <i>Impatiens noli-tangere</i> L.                                                             | Недотрога обыкновенная        | Р, КК, СГ                 |
| Семейство Boraginaceae – Бурачниковые           |                                                                                              |                               |                           |
| 4                                               | <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.                                                            | Медуница неясная              | КК, СГ                    |
| Семейство Caprifoliaceae – Жимолостные          |                                                                                              |                               |                           |
| 5                                               | <i>Viburnum opulus</i> L.                                                                    | Калина обыкновенная (красная) | Р, СГ                     |
| Семейство Fabaceae – Бобовые                    |                                                                                              |                               |                           |
| 6                                               | <i>Lathyrus tuberosus</i> L.                                                                 | Чина клубненосная             | Р, СГ                     |
| Семейство Lamiaceae – Яснотковые (Губоцветные)  |                                                                                              |                               |                           |
| 7                                               | <i>Clinopodium vulgare</i> L.                                                                | Пахучка обыкновенная          | Р, СГ                     |
| Семейство Onagraceae – Кипрейные                |                                                                                              |                               |                           |
| 8                                               | <i>Epilobium tetragonum</i> L.                                                               | Кипрей четырёхгранный         | Р, СГ                     |
| Семейство Orchidaceae – Ятрышниковые (Орхидные) |                                                                                              |                               |                           |
| 9                                               | <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.                                                             | Тайник яйцевидный             | КК                        |
| Семейство Violaceae – Фиалковые                 |                                                                                              |                               |                           |
| 10                                              | <i>Viola mirabilis</i> L.                                                                    | Фиалка удивительная           | Р, СГ                     |
| 11                                              | <i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt C. Serg. (Subsp. <i>V. glabberima</i> (Murb. C. Serg.)) | Фиалка скальная               | СГ                        |

**Примечание:** \* виды в отделах расположены в алфавитном порядке семейств и родов.

**Условные обозначения:** ЗГ – по территории Вологодской области проходит западная граница ареала (Орлова, 1993), Р – редко встречаются на территории Вологодской области (Орлова, 1993, данные гербарного фонда кафедры ботаники ВоГУ), СГ – по территории Вологодской области проходит северная граница ареала (Атлас ареалов и ресурсов..., 1983; Флора северо-востока европейской части СССР, 1974-1977; Флора Восточной Европы, 1996; Meusel, Jager, Rauschert, 1964), КК – вид внесён в Красные книги сопредельных регионов (Красная книга Ярославской области, 2004; Постановление администрации Костромской области..., 2008; Красная книга Республики Коми, 2009; Красная книга г. Москвы, 2011; Красная книга Ростовской области, 2014).

**Приложение 5. Координаты местонахождений, площадь и численность ценопопуляций  
редких видов растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина**

| №                                                                                                                                     | Название вида, номер ЦП                               | Координаты<br>местонахождения ЦП | Площадь<br>ЦП, га | Численность<br>по глазомер.<br>оценке, балл* |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------------------|
| Редкие виды растений, включенные в Красную книгу Вологодской области и подлежащие<br>охране на ее территории (Постановление..., 2015) |                                                       |                                  |                   |                                              |
| 1                                                                                                                                     | <i>Anemonoides altaica</i>                            | 60°46' с. ш., 46 °23' в. д.      | 2.20              | 5                                            |
| 2                                                                                                                                     | <i>Abies sibirica</i> ЦП 1                            | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | 3.00              | 3                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Abies sibirica</i> ЦП 2                            | 60°46' с. ш., 46 °28' в. д.      | 5.50              | 3                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Abies sibirica</i> ЦП 3                            | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 3.00              | 3                                            |
| 3                                                                                                                                     | <i>Allium oleraceum</i>                               | 60°49' с. ш., 46 °27' в. д.      | 4.20              | 5                                            |
| 4                                                                                                                                     | <i>Anthyllis vulneraria</i>                           | 60°47' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.01              | 3                                            |
| 5                                                                                                                                     | <i>Botrychium lunaria</i>                             | 60°46' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 6                                                                                                                                     | <i>Campanula cervicaria</i>                           | 60°45' с. ш., 46 °29' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 7                                                                                                                                     | <i>Cypripedium calceolus</i>                          | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 8                                                                                                                                     | <i>Cenolophium denudatum</i> ЦП 1                     | 60°46' с. ш., 46 °24' в. д.      | 0.01              | 3                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Cenolophium denudatum</i> ЦП 2                     | 60°48' с. ш., 46 °27' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
| 9                                                                                                                                     | <i>Cacalia hastata</i> ЦП 1                           | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Cacalia hastata</i> ЦП 2                           | 60°46' с. ш., 46 °32' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 10                                                                                                                                    | <i>Cotoneaster melanocarpus</i>                       | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 11                                                                                                                                    | <i>Dactylorhiza cruenta</i>                           | 60°46' с. ш., 46 °23' в. д.      | 1.10              | 3                                            |
| 12                                                                                                                                    | <i>Delphinium elatum</i>                              | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 13                                                                                                                                    | <i>Gagea granulosa</i>                                | 60°47' с. ш., 46 °31' в. д.      | 0.01              | 4                                            |
| 14                                                                                                                                    | <i>Gagea lutea</i>                                    | 60°46' с. ш., 46 °23' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
| 15                                                                                                                                    | <i>Gentiana cruciata</i> ЦП 1                         | 60°49' с. ш., 46 °23' в. д.      | 0.10              | 5                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Gentiana cruciata</i> ЦП 2                         | 60°39' с. ш., 45 °53' в. д.      | 0.02              | 4                                            |
| 16                                                                                                                                    | <i>Huperzia selago</i>                                | 60°50' с. ш., 46 °32' в. д.      | 0.01              | 1                                            |
| 17                                                                                                                                    | <i>Iris sibirica</i>                                  | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 18                                                                                                                                    | <i>Lactuca sibirica</i>                               | 60°46' с. ш., 46 °24' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 19                                                                                                                                    | <i>Lathyrus pisiformis</i>                            | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 20                                                                                                                                    | <i>Larix sibirica</i> 1                               | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                       | <i>Larix sibirica</i> 2                               | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 21                                                                                                                                    | <i>Libanotis sibirica</i> ( <i>Seseli libanotis</i> ) | 60°48' с. ш., 46 °27' в. д.      | 3.50              | 5                                            |

| №                                                                                                                                                                            | Название вида, номер ЦП          | Координаты<br>местонахождения ЦП | Площадь<br>ЦП, га | Численность<br>по глазомер.<br>оценке, балл* |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------------------|
| 22                                                                                                                                                                           | <i>Lithospermum officinale</i>   | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
| 23                                                                                                                                                                           | <i>Melampyrum cristatum</i> ЦП 1 | 60°44' с. ш., 46 °21' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Melampyrum cristatum</i> ЦП 2 | 60°50' с. ш., 46 °32' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 24                                                                                                                                                                           | <i>Nymphaea tetragona</i>        | 60°44' с. ш., 46 °23' в. д.      | 2.00              | 2                                            |
| 25                                                                                                                                                                           | <i>Senecio fluviatilis</i>       | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 26                                                                                                                                                                           | <i>Rubus caesius</i> ЦП 1        | 60°46' с. ш., 46 ° 24' в. д.     | 3.00              | 2                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Rubus caesius</i> ЦП 2        | 60°52' с. ш., 46 ° 30' в. д.     | 1,00              | 2                                            |
| 27                                                                                                                                                                           | <i>Pleurospermum uralense</i>    | 60°46' с. ш., 46 °28' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 28                                                                                                                                                                           | <i>Ulmus glabra</i>              | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 14.00             | 4                                            |
| 29                                                                                                                                                                           | <i>Viola collina</i> ЦП 1        | 60°45' с. ш., 46 °22' в. д.      | 3.00              | 4                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Viola collina</i> ЦП 2        | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 2.00              | 4                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Viola collina</i> ЦП 3        | 60°46' с. ш., 46 °28' в. д.      | 1.00              | 4                                            |
| 30                                                                                                                                                                           | <i>Viola hirta</i>               | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | 0.01              | 4                                            |
| Редкие виды растений, включенные в Красную книгу Вологодской области и нуждающиеся в биологическом контроле (надзоре) их состояния на ее территории (Постановление..., 2015) |                                  |                                  |                   |                                              |
| 31                                                                                                                                                                           | <i>Allium angulosum</i> ЦП 1     | 60°48' с. ш., 46 °27' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Allium angulosum</i> ЦП 2     | 60°49' с. ш., 46 °27' в. д.      | 0.02              | 3                                            |
| 32                                                                                                                                                                           | <i>Actaea erythrocarpa</i> ЦП 1  | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Actaea erythrocarpa</i> ЦП 2  | 60°46' с. ш., 46 °28' в. д.      | 0.01              | 1                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Actaea erythrocarpa</i> ЦП 3  | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 33                                                                                                                                                                           | <i>Allium schoenoprasum</i>      | 60°49' с. ш., 46 °27' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
| 34                                                                                                                                                                           | <i>Atragene speciosa</i> ЦП 1    | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Atragene speciosa</i> ЦП 2    | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Atragene speciosa</i> ЦП 3    | 60°46' с. ш., 46 °28' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 35                                                                                                                                                                           | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>   | 60°47' с. ш., 46 °31' в. д.      | 0.02              | 2                                            |
| 36                                                                                                                                                                           | <i>Corydalis solida</i> ЦП 1     | 60°47' с. ш., 46 °31' в. д.      | 0.50              | 5                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Corydalis solida</i> ЦП 2     | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | 0.50              | 5                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Corydalis solida</i> ЦП 3     | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.60              | 5                                            |
| 37                                                                                                                                                                           | <i>Crepis sibirica</i> ЦП 1      | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | 0.01              | 3                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Crepis sibirica</i> ЦП 2      | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.02              | 4                                            |
|                                                                                                                                                                              | <i>Crepis sibirica</i> ЦП 3      | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | 0.01              | 3                                            |
| 38                                                                                                                                                                           | <i>Campanula trachelium</i>      | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.01              | 3                                            |

| №  | Название вида, номер ЦП               | Координаты<br>местонахождения ЦП | Площадь<br>ЦП, га | Численность<br>по глазомер.<br>оценке, балл* |
|----|---------------------------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------------------|
| 39 | <i>Dactylorhiza fuchsii</i>           | 60°52' с. ш., 46°31' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 40 | <i>Diphasiastrum complanatum</i> ЦП 1 | 60°45' с. ш., 46°29' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
|    | <i>Diphasiastrum complanatum</i> ЦП 2 | 60°47' с. ш., 46°30' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
| 41 | <i>Daphne mezereum</i> ЦП 1           | 60°45' с. ш., 46°30' в. д.       | единично          | 1                                            |
|    | <i>Daphne mezereum</i> ЦП 2           | 60°52' с. ш., 46°30' в. д.       | единично          | 1                                            |
|    | <i>Daphne mezereum</i> ЦП 3           | 60°50' с. ш., 46°35' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 42 | <i>Dianthus superbus</i> ЦП 1         | 60°46' с. ш., 46°23' в. д.       | 0.02              | 5                                            |
|    | <i>Dianthus superbus</i> ЦП 2         | 60°49' с. ш., 46°27' в. д.       | 0.02              | 5                                            |
|    | <i>Dianthus superbus</i> ЦП 3         | 60°47' с. ш., 46°30' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
|    | <i>Dianthus superbus</i> ЦП 4         | 60°52' с. ш., 46°32' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
| 43 | <i>Gagea minima</i> ЦП 1              | 60°47' с. ш., 46°31' в. д.       | 0.01              | 5                                            |
|    | <i>Gagea minima</i> ЦП 2              | 60°52' с. ш., 46°30' в. д.       | 0.01              | 5                                            |
| 44 | <i>Gymnadenia conopsea</i> ЦП 1       | 60°47' с. ш., 46°30' в. д.       | единично          | 1                                            |
|    | <i>Gymnadenia conopsea</i> ЦП 2       | 60°52' с. ш., 46°30' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 45 | <i>Galium verum</i> ЦП 1              | 60°48' с. ш., 46°27' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
|    | <i>Galium verum</i> ЦП 2              | 60°47' с. ш., 46°31' в. д.       | единично          | 2                                            |
| 46 | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>       | 60°48' с. ш., 46°28' в. д.       | 2.00              | 5                                            |
| 47 | <i>Lotus corniculatus</i> ЦП 1        | 60°48' с. ш., 46°26' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
|    | <i>Lotus corniculatus</i> ЦП 2        | 60°49' с. ш., 46°23' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
|    | <i>Lotus corniculatus</i> ЦП 3        | 60°47' с. ш., 46°30' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
| 48 | <i>Lycopodium clavatum</i> ЦП 1       | 60°48' с. ш., 46°31' в. д.       | 0,01              | 1                                            |
|    | <i>Lycopodium clavatum</i> ЦП 2       | 60°50' с. ш., 46°32' в. д.       | 0,01              | 1                                            |
| 49 | <i>Matteuccia struthiopteris</i>      | 60°52' с. ш., 46°32' в. д.       | 0.01              | 2                                            |
| 50 | <i>Malus sylvestris</i>               | 60°46' с. ш., 46°24' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 51 | <i>Oenanthe aquatica</i>              | 60°48' с. ш., 46°27' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 52 | <i>Origanum vulgare</i> ЦП 1          | 60°45' с. ш., 46°23' в. д.       | 0.10              | 5                                            |
|    | <i>Origanum vulgare</i> ЦП 2          | 60°52' с. ш., 46°30' в. д.       | 0.10              | 5                                            |
| 53 | <i>Platanthera bifolia</i>            | 60°45' с. ш., 46°29' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 54 | <i>Rubus arcticus</i> ЦП 1            | 60°50' с. ш., 46°35' в. д.       | единично          | 1                                            |
|    | <i>Rubus arcticus</i> ЦП 2            | 60°47' с. ш., 46°32' в. д.       | единично          | 1                                            |
| 55 | <i>Salix acutifolia</i>               | 60°46' с. ш., 46°25' в. д.       | 120.0             | 2                                            |

## Продолжение приложения 5

| №                                                                                     | Название вида, номер ЦП            | Координаты<br>местонахождения ЦП | Площадь<br>ЦП, га | Численность<br>по глазомер.<br>оценке, балл* |
|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|-------------------|----------------------------------------------|
| 56                                                                                    | <i>Stratiotes aloides</i>          | 60°48' с. ш., 46 °28' в. д.      | 3.00              | 4                                            |
| 57                                                                                    | <i>Saponaria officinalis</i>       | 60°44' с. ш., 46 °20' в. д.      | 0.02              | 3                                            |
| 58                                                                                    | <i>Swida alba</i> ЦП 1             | 60°46' с. ш., 46 °24' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                       | <i>Swida alba</i> ЦП 2             | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 59                                                                                    | <i>Tilia cordata</i> ЦП 1          | 60°46' с. ш., 46 °24' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                       | <i>Tilia cordata</i> ЦП 2          | 60°45' с. ш., 46 °29' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 60                                                                                    | <i>Tragopogon orientalis</i> ЦП 1  | 60°49' с. ш., 46 °27' в. д.      | 10.00             | 5                                            |
|                                                                                       | <i>Tragopogon orientalis</i> ЦП 2  | 60°45' с. ш., 46 °28' в. д.      | 10.00             | 5                                            |
| Редкие виды растений, потенциальные для включения в Красную книгу Вологодской области |                                    |                                  |                   |                                              |
| 61                                                                                    | <i>Cicuta virosa</i>               | 60°49' с. ш., 46 °27' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 62                                                                                    | <i>Clinopodium vulgare</i>         | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.03              | 3                                            |
| 63                                                                                    | <i>Epilobium tetragonum</i>        | 60°48' с. ш., 46 °27' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 64                                                                                    | <i>Impatiens noli-tangere</i> ЦП 1 | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | 0.01              | 3                                            |
|                                                                                       | <i>Impatiens noli-tangere</i> ЦП 2 | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.01              |                                              |
| 65                                                                                    | <i>Lathyrus tuberosus</i>          | 60°48' с. ш., 46 °27' в. д.      | 0.02              | 4                                            |
| 66                                                                                    | <i>Listera ovata</i>               | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 67                                                                                    | <i>Pinus sibirica</i>              | 60°47' с. ш., 46 °32' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 68                                                                                    | <i>Pulmonaria obscura</i> ЦП 1     | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | 2.80              | 5                                            |
|                                                                                       | <i>Pulmonaria obscura</i> ЦП 2     | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 3.00              | 5                                            |
| 69                                                                                    | <i>Viburnum opulus</i> ЦП 1        | 60°45' с. ш., 46 °23' в. д.      | единично          | 1                                            |
|                                                                                       | <i>Viburnum opulus</i> ЦП 2        | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | единично          | 1                                            |
| 70                                                                                    | <i>Viola mirabilis</i>             | 60°52' с. ш., 46 °30' в. д.      | 0.01              | 2                                            |
| 71                                                                                    | <i>Viola rupestris</i>             | 60°46' с. ш., 46 °24' в. д.      | 0.01              | 5                                            |

**Примечание:** \* Глазомерная оценка численности проведена по шкале бальной оценки (Раменский, 1937): 1 балл – 1 – 10 экземпляров; 2 балла – 10 – 50 экземпляров; 3 балла – 50 – 100 экземпляров; 4 балла – 100 – 500 экземпляров; 5 баллов – до 1000 экземпляров.



**Приложение 6. Характеристика структуры ценопопуляций редких видов растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина**

| № | Название вида, номер ЦП / название фитоценоза                       | Площадь ЦП, га | Общая численность, балл /экз. | Средняя плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М) | Плотность генеративных особей, экз./ м <sup>2</sup> | Эффективная плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М <sub>е</sub> ) | Индекс возрастной (Δ) | Индекс эффективности (ω) | Индекс восстановления (I <sub>в</sub> ) | Индекс старения (I <sub>с</sub> ) | Тип ЦП по критерию «Дельта-омега» |
|---|---------------------------------------------------------------------|----------------|-------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| 1 | <i>Anemonoides altaica</i> / овражно-лощинный луг                   | 2.20           | > 5 (≈3,5 млн.)               | 161.3                                       | 22.9                                                | 72.6                                                          | 0.16                  | 0.45                     | 6.00                                    | —                                 | молодая                           |
| 2 | <i>Allium oleraceum</i> / разнотравно-злаковый пойменный луг        | 4.20           | > 5 (≈4.4 млн.)               | 103.9                                       | 36.4                                                | 45.7                                                          | 0.20                  | 0.44                     | 1.90                                    | —                                 | молодая                           |
| 3 | <i>Cenolophium denudatum</i> / бечевник                             | 0.01           | > 5 (≈1.2 тыс.)               | 12.0                                        | 1.2                                                 | 3.6                                                           | 0.09                  | 0.30                     | 9.00                                    | —                                 | молодая                           |
| 4 | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 1 / сероольшаник разнотравный          | 0.50           | > 5 (≈1.7 млн.)               | 334.9                                       | 13.1                                                | 40.2                                                          | 0.04                  | 0.12                     | 24.60                                   | —                                 | молодая                           |
|   | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 2 / разнотравно-злаковый пойменный луг | 0.48           | > 5 (≈640 тыс.)               | 133.3                                       | 19.2                                                | 27.6                                                          | 0.08                  | 0.21                     | 5.9                                     | —                                 | молодая                           |
|   | <i>Corydalis solida</i> , ЦП 3 / ельник-осинник разнотравный        | 0.60           | > 5 (≈387 тыс.)               | 64.5                                        | 18.9                                                | 23.2                                                          | 0.14                  | 0.36                     | 2.4                                     | —                                 | молодая                           |
| 5 | <i>Crepis sibirica</i> / ельник-осинник разнотравный                | 0.05           | > 5 (≈4.5 тыс.)               | 9.1                                         | 1.0                                                 | 3.3                                                           | 0.11                  | 0.36                     | 8.50                                    | —                                 | молодая                           |
| 6 | <i>Dactylorhiza cruenta</i> / овражно-лощинный луг                  | 1.10           | 3 (75)                        | —                                           | —                                                   | —                                                             | 0.26                  | 0.55                     | 1.20                                    | —                                 | молодая                           |

## Продолжение приложения 6

| №  | Название вида,<br>номер ЦП /<br>название<br>фитоценоза                                          | Площадь ЦП, га | Общая численность,<br>балл /экз. | Средняя<br>плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М) | Плотность генеративных<br>особей, экз./ м <sup>2</sup> | Эффективная<br>плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М <sub>е</sub> ) | Индекс возрастной (Δ) | Индекс эффективности (ω) | Индекс восстановления (I <sub>в</sub> ) | Индекс старения (I <sub>с</sub> ) | Тип ЦП по критерию<br>«Дельта-омега» |
|----|-------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| 7  | <i>Dianthus superbus</i><br>/ суходольный<br>разнотравно-<br>злаковый луг                       | 0.12           | > 5<br>(≈240<br>тыс.)            | 199.7                                          | 51.2                                                   | –                                                                | –                     | –                        | 2.90                                    | –                                 | –                                    |
| 8  | <i>Gentiana cruciata</i> , ЦП 1 /<br>суходольный<br>разнотравно-<br>злаковый луг                | 0.10           | > 5<br>(≈4.5<br>тыс.)            | 4.5                                            | 2.6                                                    | 2.7                                                              | 0.32                  | 0.60                     | 0.70                                    | 0.02                              | зреющая                              |
|    | <i>Gentiana cruciata</i> , ЦП 2 /<br>зарастающий<br>суходольный<br>разнотравно-<br>злаковый луг | 0.02           | > 5<br>(≈1.3<br>тыс.)            | 6.5                                            | 2.5                                                    | 3.0                                                              | 0.54                  | 0.46                     | 0.80                                    | 0.32                              | переходная                           |
| 9  | <i>Gagea granulosa</i><br>/ суходольный<br>разнотравно-<br>злаковый луг                         | 0.02           | > 5<br>(≈30<br>тыс.)             | 150.1                                          | 50.1                                                   | 69.1                                                             | 0.20                  | 0.46                     | 1.10                                    | –                                 | молодая                              |
| 10 | <i>Lotus corniculatus</i><br>/ бечевник                                                         | 0.01           | 4<br>(≈0.4<br>тыс.)              | 3.6                                            | 2.8                                                    | 2.5                                                              | 0.22                  | 0.68                     | 0.31                                    | –                                 | Зреющая                              |
| 11 | <i>Libanotis sibirica</i><br>/ пойменный<br>разнотравно-<br>злаковый луг                        | 3.50           | > 5<br>(≈613<br>тыс.)            | 17.5                                           | 0.3                                                    | 2.3                                                              | 0.04                  | 0.13                     | 62.3<br>0                               | –                                 | молодая                              |
| 12 | <i>Pulmonaria obscura</i> , ЦП 1 /<br>ельник-<br>сероольшаник<br>разнотравный                   | 2.80           | > 5<br>(≈450<br>тыс.)            | 16.1                                           | 4.2                                                    | 8.4                                                              | 0.35                  | 0.52                     | 2.23                                    | 0.20                              | переходная                           |
|    | <i>Pulmonaria obscura</i> , ЦП 2 /<br>ельник-осинник<br>разнотравный                            | 2.00           | > 5<br>(≈434<br>тыс.)            | 21.7                                           | 8.7                                                    | 10.0                                                             | 0.18                  | 0.46                     | 1.50                                    | –                                 | молодая                              |

## Продолжение приложения 6

| №  | Название вида,<br>номер ЦП /<br>название<br>фитоценоза                              | Площадь ЦП, га | Общая численность,<br>балл /экз. | Средняя<br>плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М) | Плотность генеративных<br>особей, экз./ м <sup>2</sup> | Эффективная<br>плотность, экз./ м <sup>2</sup> (М <sub>е</sub> ) | Индекс возрастной (Δ) | Индекс эффективности (ω) | Индекс восстановления (I <sub>В</sub> ) | Индекс старения (I <sub>С</sub> ) | Тип ЦП по критерию<br>«Дельта-омега» |
|----|-------------------------------------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| 13 | <i>Tragopogon orientalis</i> , ЦП 1/<br>суходольный<br>разнотравно-<br>злаковый луг | 10.00          | > 5<br>(≈560<br>тыс.)            | 5.6                                            | 3.5                                                    | 4.0                                                              | 0.34                  | 0.71                     | 0.60                                    | —                                 | зреющая                              |
|    | <i>Tragopogon orientalis</i> , ЦП 2/<br>пойменный<br>разнотравно-<br>злаковый луг   | 10.00          | > 5<br>(≈510<br>тыс.)            | 5.1                                            | 3.3                                                    | 3.7                                                              | 0.35                  | 0.73                     | 0.56                                    | —                                 | зрелая                               |
| 14 | <i>Viola collina</i> ,<br>ЦП 1 / ельник-<br>сероольшаник<br>разнотравный            | 3.00           | > 5<br>(≈216<br>тыс.)            | 7.2                                            | 0.7                                                    | 2.7                                                              | 0.11                  | 0.38                     | 9.60                                    | —                                 | молодая                              |
|    | <i>Viola collina</i> ,<br>ЦП 2 / Ельник-<br>осинник<br>разнотравный                 | 2.00           | > 5<br>(≈88<br>тыс.)             | 4.4                                            | 0.8                                                    | 1.7                                                              | 0.12                  | 0.39                     | 4.50                                    | —                                 | молодая                              |

**Приложение 7. Онтогенетические спектры ценопопуляций редких видов растений в  
бассейне верхнего течения р. Северная Двина**

| Название вида,<br>№ ЦП         | Участие онтогенетических групп в спектре, % |       |      |             |                |                |                |    | Возрастной<br>спектр | Тип ЦП* |
|--------------------------------|---------------------------------------------|-------|------|-------------|----------------|----------------|----------------|----|----------------------|---------|
|                                | p                                           | j     | im   | v           | g <sub>1</sub> | g <sub>2</sub> | g <sub>3</sub> | ss |                      |         |
| <i>Anemonoides altaica</i>     | —                                           | 29.33 |      | 56.45<br>** | 14.21          |                |                | —  | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Allium oleraceum</i>        | 57.00                                       |       |      | 8.09        | 34.92          |                |                | —  | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Cenolophium denudatum</i>   | 1.30                                        | 56.10 |      | 32.60       | 10.00          |                |                | —  | лев.<br>(июнь)       | мол.    |
| <i>Corydalis solida</i> , ЦП 1 | 4.62                                        | 82.77 | 6.21 | 2.51        | 1.71           | 2.19           | —              | —  | лев.<br>(май)        | мол.    |

| Название вида,<br>№ ЦП                     | Участие онтогенетических групп в спектре, % |       |       |       |                |                |                |           | Возрастной<br>спектр | Тип ЦП* |
|--------------------------------------------|---------------------------------------------|-------|-------|-------|----------------|----------------|----------------|-----------|----------------------|---------|
|                                            | p                                           | j     | im    | v     | g <sub>1</sub> | g <sub>2</sub> | g <sub>3</sub> | ss        |                      |         |
| <i>Corydalis<br/>solida</i> , ЦП 2         | 17.49                                       | 54.10 | 9.30  | 4.59  | 6.21           | 8.19           | –              | 0.09      | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Corydalis<br/>solida</i> , ЦП 3         | 23.97                                       | 22.52 | 17.56 | 6.61  | 11.78          | 17.56          | –              |           | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Crepis sibirica</i>                     | 5.26                                        | 31.57 |       | 52.63 | 10.53          |                |                | –         | лев.<br>(июнь)       | мол.    |
| <i>Dactylorhiza<br/>cruenta</i>            | –                                           | 54.67 |       |       | 45.33          |                |                | –         | лев.<br>(июнь)       | мол.    |
| <i>Gagea<br/>granulosa</i>                 | 65.42                                       |       |       | 1.20  | 33.38          |                |                | –         | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Gentiana<br/>cruciata</i> , ЦП 1        | –                                           | 6.67  | 31.85 | 2.22  | 12.59          | 34.07          | 10.3<br>7      | 2.22      | центр.<br>(июль)     | зрел.   |
| <i>Gentiana<br/>cruciata</i> ,<br>ЦП 2**** | –                                           | 3.08  | 26.15 | –     | 10.77          | 3.08           | 24.6<br>2      | 32.3<br>1 | прав.<br>(июль)      | стар.   |
| <i>Lotus<br/>corniculatus</i>              | 8.30                                        | –     | 6.90  | 8.30  | 76.40          | –              | –              | –         | центр.<br>(июнь)     | зрел.   |
| <i>Libanotis<br/>sibirica</i>              | 3.80                                        | 73.95 | 9.70  | 11.03 | 1.52           |                |                | –         | лев.<br>(июнь)       | мол.    |
| <i>Pulmonaria<br/>obscura</i> , ЦП 1       | 0.74                                        | 4.22  | 5.71  | 47.90 | 0.74           | 14.89          | 10.6<br>7      | 14.8<br>9 | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Pulmonaria<br/>obscura</i> , ЦП 2       | 27.07                                       | 9.20  | 6.08  | 17.86 | 18.42          | 21.55          | –              | –         | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Tragopogon<br/>orientalis</i> , ЦП 1    | –                                           | 37.50 |       |       | 62.50          |                |                | –         | центр.<br>(июнь)     | зрел.   |
| <i>Tragopogon<br/>orientalis</i> , ЦП 2    | –                                           | 35.30 |       |       | 64.7           |                |                | –         | центр.<br>(июнь)     | зрел.   |
| <i>Viola<br/>collina</i> , ЦП 1            | –                                           | 30.00 |       | 60.56 | 9.44           |                |                | –         | лев.<br>(май)        | мол.    |
| <i>Viola<br/>collina</i> , ЦП 2            | –                                           | 38.19 |       | 43.64 | 14.55          | 3.64           | –              | –         | лев.<br>(май)        | мол.    |

**Примечание:** прочерк (–) означает отсутствие возрастной группы на момент исследования; лев. – левосторонний возрастной спектр, центр. – центрированный возрастной спектр; прав. – правосторонний возрастной спектр (в скобках указан месяц исследования).

\* Тип ЦП приведен по положению абсолютного максимума: мол. – молодая; зрел. – зрелая; стар. – старая.

\*\* Большинство виргинильных особей вегетативного происхождения.

\*\*\* Данная ЦП *Gentiana cruciata* расположена за пределами района исследования в зарастающем древесным подростом луговом фитоценозе (левый берег р. Луженьга, окрестности д. Власово Великоустюгского района Вологодской области).

**Приложение 8. Виталитетные спектры ценопопуляций редких видов растений в бассейне  
верхнего течения р. Северная Двина**

| №  | Названия видов, номера<br>ценопопуляций (ЦП) | Доля в ЦП особей низшего<br>класса виталитета (с), % | Доля в ЦП особей<br>промежуточного класса<br>виталитета (b), % | Доля в ЦП особей высшего<br>класса виталитета (а), % | Индекс виталитета ЦП (IVC) | Индекс виталитета<br>(качества) ЦП (Q) | Тип ЦП по критерию Q |
|----|----------------------------------------------|------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|----------------------------|----------------------------------------|----------------------|
| 1  | <i>Anemonoides altaica</i>                   | 66.7                                                 | 20.0                                                           | 13.3                                                 | –                          | 16.7                                   | депрессивная         |
| 2  | <i>Allium oleraceum</i>                      | 40.0                                                 | 46.7                                                           | 13.3                                                 | –                          | 30.0                                   | депрессивная         |
| 3  | <i>Gentiana cruciata</i> ЦП 1                | 40.0                                                 | 36.7                                                           | 23.3                                                 | 1.31                       | 30.0                                   | депрессивная         |
| 4  | <i>Gentiana cruciata</i> ЦП 2                | 100                                                  | –                                                              | –                                                    | 0.69                       | 0                                      | депрессивная         |
| 5  | <i>Corydalis solida</i> ЦП 1                 | 88.0                                                 | 12.0                                                           | –                                                    | 0.97                       | 6.0                                    | депрессивная         |
| 6  | <i>Corydalis solida</i> ЦП 2                 | 84.0                                                 | 16.0                                                           | –                                                    | 0.92                       | 8.0                                    | депрессивная         |
| 7  | <i>Corydalis solida</i> ЦП 3                 | 72.0                                                 | 24.0                                                           | 4.0                                                  | 1.15                       | 14.0                                   | депрессивная         |
| 8  | <i>Tragopogon orientalis</i> ЦП 1            | 55.1                                                 | 34.7                                                           | 10.2                                                 | 0.94                       | 22.5                                   | депрессивная         |
| 9  | <i>Tragopogon orientalis</i> ЦП 2            | 66.1                                                 | 19.0                                                           | 14.3                                                 | 1.16                       | 16.7                                   | депрессивная         |
| 10 | <i>Dianthus superbus</i>                     | 76.5                                                 | 5.9                                                            | 17.6                                                 | –                          | 11.8                                   | депрессивная         |

**Приложение 9. Список видов сосудистых растений в бассейне верхнего течения р.  
Северная Двина**

| №   | Семейства    | Виды *                                          |                         |
|-----|--------------|-------------------------------------------------|-------------------------|
|     |              | Латинское название                              | Русское название        |
| 1.  | Alismataceae | <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.              | Частуха подорожниковая  |
| 2.  |              | <i>Sagittaria sagittifolia</i> L.               | Стрелолист обыкновенный |
| 3.  | Alliaceae    | <i>Allium angulosum</i> L.                      | Лук угловатый           |
| 4.  |              | <i>Allium oleraceum</i> L.                      | Лук огородный           |
| 5.  |              | <i>Allium schoenoprasum</i> L.                  | Лук-скорода             |
| 6.  | Apiaceae     | <i>Aegopodium podagraria</i> L.                 | Сныть обыкновенная      |
| 7.  |              | <i>Angelica archangelica</i> L.                 | Дудник лекарственный    |
| 8.  |              | <i>Angelica sylvestris</i> L.                   | Дудник лесной           |
| 9.  |              | <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.        | Купырь лесной           |
| 10. |              | <i>Carum carvi</i> L.                           | Тмин обыкновенный       |
| 11. |              | <i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.)<br>Tutin | Пустореберник оголенный |

| №   | Семейства        | Виды *                                                                                          |                                                 |
|-----|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
|     |                  | Латинское название                                                                              | Русское название                                |
| 12. | Apiaceae         | <i>Cicuta virosa</i> L.                                                                         | Вех ядовитый                                    |
| 13. |                  | <i>Conium maculatum</i> L.                                                                      | Болиголов пятнистый                             |
| 14. |                  | <i>Heracleum sibiricum</i> L.                                                                   | Борщевик сибирский                              |
| 15. |                  | <i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.                                                             | Омежник водный                                  |
| 16. |                  | <i>Pimpinella saxifraga</i> L.                                                                  | Бедренец камнеломка                             |
| 17. |                  | <i>Libanotis sibirica</i> (L.) C.A.Mey.<br>(= <i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.)               | Порезник сибирский (жабрица порезниковая)       |
| 18. | Araceae          | <i>Calla palustris</i> L.                                                                       | Белокрыльник болотный                           |
| 19. | Aristolochiaceae | <i>Asarum europaeum</i> L.                                                                      | Копытень европейский                            |
| 20. | Asteraceae       | <i>Achillea cartilaginea</i> Ledeb.                                                             | Тысячелистник хрящеватый                        |
| 21. |                  | <i>Achillea millefolium</i> L.                                                                  | Тысячелистник обыкновенный                      |
| 22. |                  | <i>Anthemis tinctoria</i> L.                                                                    | Пупавка красильная                              |
| 23. |                  | <i>Arctium lappa</i> L.                                                                         | Лопух большой                                   |
| 24. |                  | <i>Artemisia vulgaris</i> L.                                                                    | Полынь черная (чернобыльник)                    |
| 25. |                  | <i>Bidens tripartite</i> L.                                                                     | Черда трехраздельная                            |
| 26. |                  | <i>Cacalia hastata</i> L.                                                                       | Недоспелка копьевидная<br>(какалия копьевидная) |
| 27. |                  | <i>Carduus crispus</i> L.                                                                       | Чертополох курчавый                             |
| 28. |                  | <i>Centaurea jacea</i> L.                                                                       | Василек луговой                                 |
| 29. |                  | <i>Centaurea phrygia</i> L.                                                                     | Василек фригийский                              |
| 30. |                  | <i>Cichorium intybus</i> L.                                                                     | Цикорий обыкновенный                            |
| 31. |                  | <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.                                                               | Бодяк полевой (осот розовый)                    |
| 32. |                  | <i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.                                                              | Бодяк обыкновенный                              |
| 33. |                  | <i>Crepis sibirica</i> L.                                                                       | Скерда сибирская                                |
| 34. |                  | <i>Filaginellan uliginosa</i> (L.) Opiz =<br><i>Gnaphalium uliginosum</i>                       | Сушеница топяная (болотная)                     |
| 35. |                  | <i>Hieracium cymosum</i> L. ( <i>contractum</i><br>(Norrl.))                                    | Ястребинка зонтиковидная<br>(щитковая)          |
| 36. |                  | <i>Hieracium pilosella</i> L. ( <i>Pilosella</i><br><i>officinarum</i> F. Schultz et Sch. Bip.) | Ястребинка волосистая<br>(обыкновенная)         |
| 37. |                  | <i>Hieracium umbellatum</i> L.                                                                  | Ястребинка зонтичная                            |
| 38. |                  | <i>Inula salicina</i> L. subsp. <i>aspera</i> (Poir.)<br>Jav. = <i>I. aspera</i>                | Девясил иволистный                              |
| 39. |                  | <i>Lactuca sibirica</i> (L.) Maxim.                                                             | Латук сибирский                                 |
| 40. |                  | <i>Leontodon asper</i> (Waldst. et Kit.) Poir.<br>= <i>L. crispus</i>                           | Кульбаба шероховатая                            |
| 41. |                  | <i>Leontodon autumnalis</i> L.<br>( <i>Scorzoneroide autumnalis</i> (L.)<br>Moench)             | Кульбаба осенняя                                |
| 42. |                  | <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. (L.<br><i>Ircutianum</i> DC)                                   | Нивяник обыкновенный                            |
| 43. |                  | <i>Matricaria inodora</i> L. = <i>M. perforate</i>                                              | Ромашка непахучая                               |
| 44. |                  | <i>Matricaria matricarioides</i> (Less.)<br>Porter, p. p. = <i>Chamomilla suaveolens</i>        | Ромашка ромашковидная<br>(пахучая)              |
| 45. |                  | <i>Picris hieracioides</i> L.                                                                   | Горлюха ястребинковидная                        |
| 46. |                  | <i>Solidago virgaurea</i> L.                                                                    | Золотарник обыкновенный                         |

| №   | Семейства       | Виды *                                     |                                          |
|-----|-----------------|--------------------------------------------|------------------------------------------|
|     |                 | Латинское название                         | Русское название                         |
| 47. | Asteraceae      | <i>Sonchus oleraceus</i> L.                | Осот огородный                           |
| 48. |                 | <i>Tanacetum vulgare</i> L.                | Пижма обыкновенная                       |
| 49. |                 | <i>Taraxacum officinale</i> Wigg.          | Одуванчик лекарственный                  |
| 50. |                 | <i>Tragopogon orientalis</i> L.            | Козлобородник восточный                  |
| 51. |                 | <i>Tussilago farfara</i> L.                | Мать-и-мачеха обыкновенная               |
| 52. | Balsaminaceae   | <i>Impatiens noli-tangere</i> L.           | Недотрога обыкновенная                   |
| 53. | Betulaceae      | <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.        | Ольха клейкая, или черная                |
| 54. |                 | <i>Alnus incana</i> (L.) Moench            | Ольха серая                              |
| 55. |                 | <i>Betula pendula</i> Roth                 | Береза повислая, или бородавчатая        |
| 56. |                 | <i>Betula pubescens</i> Ehrh.              | Береза пушистая                          |
| 57. | Boraginaceae    | <i>Lithospermum officinale</i> L.          | Воробейник лекарственный                 |
| 58. |                 | <i>Myosotis micrantha</i> Pall. ex Lehm.   | Незабудка прямая                         |
| 59. |                 | <i>Myosotis palustris</i> (L.) L.          | Незабудка болотная                       |
| 60. |                 | <i>Myosotis sparsiflora</i> Poh            | Незабудка редкоцветковая                 |
| 61. |                 | <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort           | Медуница неясная                         |
| 62. | Botrychiaceae   | <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.         | Гроздовник полулунный                    |
| 63. | Brassicaceae    | <i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.            | Сурепка обыкновенная                     |
| 64. |                 | <i>Berteroa incana</i> (L.) DC.            | Икотник серый                            |
| 65. |                 | <i>Bunias orientalis</i> L.                | Свербига восточная                       |
| 66. |                 | <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik  | Пастушья сумка обыкновенная              |
| 67. |                 | <i>Cardamine pratensis</i> L.              | Сердечник луговой                        |
| 68. |                 | <i>Erisimum heiranthoides</i> L.           | Желтушник левкойный                      |
| 69. |                 | <i>Raphanus raphanistrum</i> L.            | Редька дикая                             |
| 70. |                 | <i>Rorippa amphibian</i> (L.) Bess.        | Жерушник земноводный                     |
| 71. |                 | <i>Tlaspi arvense</i> L.                   | Ярутка полевая                           |
| 72. | Butomaceae      | <i>Butomus umbellatus</i> L.               | Сусак зонтичный                          |
| 73. | Campanulaceae   | <i>Campanula cervicaria</i> L.             | Колокольчик жестковолосистый, или олений |
| 74. |                 | <i>Campanula glomerata</i> L.              | Колокольчик сборный, или скученный       |
| 75. |                 | <i>Campanula patula</i> L.                 | Колокольчик раскидистый                  |
| 76. |                 | <i>Campanula trachelium</i> L.             | Колокольчик крапиволистный               |
| 77. | Caprifoliaceae  | <i>Linnea borealis</i> L.                  | Линнея северная                          |
| 78. |                 | <i>Lonicera pallasii</i> Ledeb.            | Жимолость Палласа                        |
| 79. |                 | <i>Lonicera xylosteum</i> L.               | Жимолость обыкновенная                   |
| 80. |                 | <i>Viburnum opulus</i> L.                  | Калина обыкновенная, или красная         |
| 81. | Cariophyllaceae | <i>Cockyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr. | Горицвет кукушкин, или кукушкин цвет     |
| 82. |                 | <i>Diantus deltoids</i> L.                 | Гвоздика травянка                        |
| 83. |                 | <i>Dianthus superbus</i> L.                | Гвоздика пышная                          |
| 84. |                 | <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke     | Дрема белая                              |
| 85. |                 | <i>Sagina procumbens</i> L.                | Мшанка лежачая                           |
| 86. |                 | <i>Saponaria officinalis</i> L.            | Мыльнянка лекарственная                  |
| 87. |                 | <i>Scleranthus annuus</i> L.               | Дивала однолетняя                        |

| №    | Семейства        | Виды *                                                       |                                           |
|------|------------------|--------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|
|      |                  | Латинское название                                           | Русское название                          |
| 88.  | Cariophyllaceae  | <i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke = <i>Oberna behen</i> | Смолевка обыкновенная, или Хлопушка       |
| 89.  |                  | <i>Stellaria graminea</i> L.                                 | Звездчатка злаковая                       |
| 90.  |                  | <i>Stellaria nemorum</i> L.                                  | Звездчатка дубравная                      |
| 91.  | Ceratophyllaceae | <i>Ceratophyllum demersum</i> L.                             | Роголистник погруженный                   |
| 92.  | Chenopodiaceae   | <i>Chenopodium polyspermum</i> L.                            | Марь многосемянная                        |
| 93.  |                  | <i>Chenopodium rubrum</i> L.                                 | Марь красная                              |
| 94.  | Cornaceae        | <i>Swida alba</i> (L.) Opiz (= <i>Cornus alba</i> L.)        | Свидина белая (свида белая, дёрен белый)  |
| 95.  | Crassulaceae     | <i>Sedum acre</i> L.                                         | Очиток едкий                              |
| 96.  |                  | <i>Sedum purpureum</i> (L.) Schult. = <i>S. telephium</i>    | Очиток пурпурный                          |
| 97.  | Cupressaceae     | <i>Juniperus communis</i> L.                                 | Можжевельник обыкновенный                 |
| 98.  | Cyperaceae       | <i>Carex acuta</i> L.                                        | Осока острая                              |
| 99.  |                  | <i>Carex digitata</i> L.                                     | Осока пальчатая                           |
| 100. |                  | <i>Carex flava</i> L.                                        | Осока жёлтая                              |
| 101. |                  | <i>Carex globularis</i> L.                                   | Осока шаровидная                          |
| 102. |                  | <i>Carex leporina</i> L.                                     | Осока заячья                              |
| 103. |                  | <i>Carex praecox</i> Schreb.                                 | Осока ранняя                              |
| 104. |                  | <i>Carex vesicaria</i> L.                                    | Осока пузырчатая                          |
| 105. |                  | <i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.            | Ситняг болотный                           |
| 106. |                  | <i>Eriophorum vaginatum</i> L.                               | Пушица влагалищная                        |
| 107. |                  | <i>Scirpus lacustris</i> L.                                  | Камыш озерный                             |
| 108. |                  | <i>Scirpus sylvaticus</i> L.                                 | Камыш лесной                              |
| 109. | Dipsacaceae      | <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.                          | Короставник полевой                       |
| 110. | Dryopteridaceae  | <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs            | Щитовник Картузиануса (игольчатый)        |
| 111. | Equisetaceae     | <i>Equisetum arvense</i> L.                                  | Хвощ полевой                              |
| 112. |                  | <i>Equisetum fluviatile</i> L.                               | Хвощ речной                               |
| 113. |                  | <i>Equisetum hyemale</i> L.                                  | Хвощ зимующий                             |
| 114. |                  | <i>Equisetum palustre</i> L.                                 | Хвощ болотный                             |
| 115. |                  | <i>Equisetum pratense</i> Ehrh.                              | Хвощ луговой                              |
| 116. |                  | <i>Equisetum sylvaticum</i> L.                               | Хвощ лесной                               |
| 117. | Ericaceae        | <i>Andromeda polifolia</i> L.                                | Подбел многолистный                       |
| 118. |                  | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.                  | Толокнянка обыкновенная                   |
| 119. |                  | <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench                   | Хамедафна обыкновенная, или Мирт болотный |
| 120. |                  | <i>Ledum palustre</i> L.                                     | Багульник болотный                        |
| 121. |                  | <i>Oxycoccus palustris</i> Pers.                             | Клюква болотная                           |
| 122. |                  | <i>Vaccinium myrtillus</i> L.                                | Черника                                   |
| 123. |                  | <i>Vaccinium uliginosum</i> L.                               | Голубика                                  |
| 124. |                  | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.                              | Брусника                                  |
| 125. | Euphorbiaceae    | <i>Euphorbia esula</i> L.                                    | Молочай острый                            |
| 126. |                  | <i>Euphorbia waldsteinii</i> (Sojak) Czer. comb. nova        | Молочай Вальдстена (М. прутьевидный)      |



| №    | Семейства        | Виды *                                                        |                                        |
|------|------------------|---------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
|      |                  | Латинское название                                            | Русское название                       |
| 127. | Fabaceae         | <i>Anthyllis vulneraria</i> L. s.l.                           | Язвенник ранозаживляющий               |
| 128. |                  | <i>Astragalus danicus</i> Retz.                               | Астрагал датский                       |
| 129. |                  | <i>Lathyrus pisiformis</i> L.                                 | Чина гороховидная                      |
| 130. |                  | <i>Lathyrus pratensis</i> L.                                  | Чина луговая                           |
| 131. |                  | <i>Lathyrus tuberosus</i> L.                                  | Чина клубненосная                      |
| 132. |                  | <i>Lathyrus vernus</i> (L.) Benth.                            | Чина весенняя<br>(Сочевичник весенний) |
| 133. |                  | <i>Lotus corniculatus</i> L. s.l.                             | Лядвенец рогатый                       |
| 134. |                  | <i>Medicago lupulina</i> L.                                   | Люцерна хмелевидная                    |
| 135. |                  | <i>Melilotus albus</i> Medik.                                 | Донник белый                           |
| 136. |                  | <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.                       | Донник лекарственный                   |
| 137. |                  | <i>Trifolium aureum</i> Poll.                                 | Клевер золотистый                      |
| 138. |                  | <i>Trifolium medium</i> L.                                    | Клевер средний                         |
| 139. |                  | <i>Trifolium pratense</i> L.                                  | Клевер луговой                         |
| 140. |                  | <i>Trifolium repens</i> L.                                    | Клевер ползучий                        |
| 141. |                  | <i>Trifolium hybridum</i> L.                                  | Клевер гибридный                       |
| 142. |                  | <i>Vicia cracca</i> L.                                        | Горошек мышинный                       |
| 143. |                  | <i>Vicia sepium</i> L.                                        | Горошек заборный                       |
| 144. | Fumariaceae      | <i>Coridalis solida</i> (L.) Clairv.                          | Хохлатка плотная                       |
| 145. | Gentianaceae     | <i>Gentiana cruciata</i> L.                                   | Горечавка крестовидная                 |
| 146. | Geraniaceae      | <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.                         | Аистник обыкновенный                   |
| 147. |                  | <i>Geranium pratense</i> L.                                   | Герань луговая                         |
| 148. |                  | <i>Geranium sylvaticum</i> L.                                 | Герань лесная                          |
| 149. | Grossulariaceae  | <i>Ribes nigrum</i> L.                                        | Смородина черная                       |
| 150. |                  | <i>Ribes rubrum</i> L.                                        | Смородина красная                      |
| 151. | Hydrocharitaceae | <i>Elodea canadensis</i> Michx.                               | Элодея канадская                       |
| 152. |                  | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.                            | Водокрас обыкновенный                  |
| 153. |                  | <i>Stratiotes aloides</i> L.                                  | Телорез обыкновенный                   |
| 154. | Hupericaceae     | <i>Hupericum perforatum</i> L.                                | Зверобой продырявленный                |
| 155. | Huperziaceae     | <i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s.str. | Баранец обыкновенный                   |
| 156. | Hupolepidaceae   | <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn                          | Орляк обыкновенный                     |
| 157. | Iridaceae        | <i>Iris sibirica</i> L.                                       | Ирис (касатик) сибирский               |
| 158. | Lamiaceae        | <i>Ajuga reptans</i> L.                                       | Живучка ползучая                       |
| 159. |                  | <i>Clinopodium vulgare</i> L.                                 | Пахучка обыкновенная                   |
| 160. |                  | <i>Galeopsis bifida</i> Boenn.                                | Пикульник двунадрезанный               |
| 161. |                  | <i>Galeopsis speciosa</i> Mill.                               | Пикульник красивый                     |
| 162. |                  | <i>Galeopsis tetrahit</i> L.                                  | Пикульник обыкновенный                 |
| 163. |                  | <i>Glechoma hederaceae</i> L.                                 | Будра плющевидная                      |
| 164. |                  | <i>Lamium album</i> L.                                        | Яснотка белая                          |
| 165. |                  | <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.                         | Пустырник пятилопастный                |
| 166. |                  | <i>Mentha arvensis</i> L.                                     | Мята полевая                           |
| 167. |                  | <i>Origanum vulgare</i> L.                                    | Душица обыкновенная                    |
| 168. |                  | <i>Prunella vulgaris</i> L.                                   | Черноголовка обыкновенная              |
| 169. |                  | <i>Scutellaria galericulata</i> L.                            | Шлемник обыкновенный                   |
| 170. |                  | <i>Stachys palustris</i> L.                                   | Чистец болотный                        |

| №    | Семейства      | Виды *                                         |                                                   |
|------|----------------|------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
|      |                | Латинское название                             | Русское название                                  |
| 171. | Lamiaceae      | <i>Stachys sylvatica</i> L.                    | Чистец лесной                                     |
| 172. | Lemnaceae      | <i>Spirodela polyrrhyza</i> (L.) Schleid       | Многокоренник обыкновенный                        |
| 173. | Liliaceae      | <i>Gagea granulosa</i> Turcz.                  | Гусиный лук зернистый                             |
| 174. |                | <i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.              | Гусиный лук желтый                                |
| 175. |                | <i>Gagea minina</i> (L.) Ker-Gawl.             | Гусиный лук малый                                 |
| 176. |                | <i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt | Майник двулистный                                 |
| 177. |                | <i>Paris quadrifolia</i> L.                    | Вороний глаз четырехлистный                       |
| 178. | Lycopodiaceae  | <i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub    | Двурядник сплюснутый<br>(дифазиаструм сплюснутый) |
| 179. |                | <i>Lycopodium annotinum</i> L.                 | Плаун годичный                                    |
| 180. |                | <i>Lycopodium clavatum</i> L.                  | Плаун булавовидный                                |
| 181. | Lythraceae     | <i>Lythrum salicaria</i> L.                    | Дербенник иволистный                              |
| 182. | Menyanthaceae  | <i>Meniantes trifoliata</i> L.                 | Вахта трехлистная                                 |
| 183. | Nymphaeaceae   | <i>Nyphar lutea</i> (L.) Smith                 | Кубышка желтая                                    |
| 184. |                | <i>Nymphaea tetragona</i> Georgi               | Кувшинка четырехгранная                           |
| 185. | Onagraceae     | <i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub      | Иван-чай узколистный                              |
| 186. |                | <i>Circaea alpina</i> L.                       | Цирцея альпийская                                 |
| 187. |                | <i>Epilobium palustre</i> L.                   | Кипрей болотный                                   |
| 188. |                | <i>Epilobium tetragonum</i> L.                 | Кипрей четырехгранный                             |
| 189. | Onocleaceae    | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro   | Страусник обыкновенный                            |
| 190. | Orchidaceae    | <i>Cypripedium calceolus</i> L.                | Башмачок обыкновенный<br>(башмачок настоящий)     |
| 191. |                | <i>Dactylorhiza cruenta</i> (O.F. Muell.) Soo  | Пальчатокоренник кровавый                         |
| 192. |                | <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo        | Пальчатокоренник Фукса                            |
| 193. |                | <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.         | Кокушник длиннорогий                              |
| 194. |                | <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.               | Тайник яйцевидный                                 |
| 195. |                | <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich           | Любка двулистная                                  |
| 196. | Oxalidaceae    | <i>Oxalis acetosella</i> L.                    | Кислица обыкновенная                              |
| 197. | Papaveraceae   | <i>Chelidonium majus</i> L.                    | Чистотел большой                                  |
| 198. | Parnassiaceae  | <i>Parnassia palustris</i> L.                  | Белозор болотный                                  |
| 199. | Pinaceae       | <i>Abies sibirica</i> Ledeb.                   | Пихта сибирская                                   |
| 200. |                | <i>Larix sibirica</i> Ledeb.                   | Лиственница сибирская                             |
| 201. |                | <i>Picea abies</i> (L.) Karst.                 | Ель европейская                                   |
| 202. |                | <i>Picea obovata</i> Ledeb.                    | Ель сибирская                                     |
| 203. |                | <i>Pinus sibirica</i> Du Tour                  | Сосна сибирская                                   |
| 204. |                | <i>Pinus sylvestris</i> L.                     | Сосна обыкновенная                                |
| 205. | Plantaginaceae | <i>Plantago lanceolata</i> L.                  | Подорожник ланцентный                             |
| 206. |                | <i>Plantago major</i> L.                       | Подорожник большой                                |
| 207. |                | <i>Plantago media</i> L.                       | Подорожник средний                                |
| 208. | Poaceae        | <i>Agrostis canina</i> L.                      | Полевица собачья                                  |
| 209. |                | <i>Agrostis tenuis</i> Subth.                  | Полевица тонкая                                   |
| 210. |                | <i>Alopecurus pratensis</i> L.                 | Лисохвост луговой                                 |
| 211. |                | <i>Anthoxantum odoratum</i> L.                 | Душистый колосок<br>обыкновенный                  |

| №    | Семейства        | Виды *                                                                                        |                                                                            |
|------|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
|      |                  | Латинское название                                                                            | Русское название                                                           |
| 212. | Poaceae          | <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub                                                       | Кострец безостый                                                           |
| 213. |                  | <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth                                                       | Вейник наземный                                                            |
| 214. |                  | <i>Dactylis glomerata</i> L.                                                                  | Ежа сборная                                                                |
| 215. |                  | <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.                                                      | Луговник дернистый                                                         |
| 216. |                  | <i>Elymus caninus</i> (L.) L.                                                                 | Пырейник собачий                                                           |
| 217. |                  | <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski                                                           | Пырей ползучий                                                             |
| 218. |                  | <i>Festuca pratensis</i> Huds.                                                                | Овсяница луговая                                                           |
| 219. |                  | <i>Lolium perenne</i> L.                                                                      | Райграс пастбищный, или<br>плевел многолетний                              |
| 220. |                  | <i>Melica nutans</i> L.                                                                       | Перловник поникающий                                                       |
| 221. |                  | <i>Milium effusum</i> L.                                                                      | Бор развесистый                                                            |
| 222. |                  | <i>Phleum pratense</i> L.                                                                     | Тимофеевка луговая                                                         |
| 223. |                  | <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.                                            | Тростник обыкновенный                                                      |
| 224. |                  | <i>Poa pratensis</i> L.                                                                       | Мятлик луговой                                                             |
| 225. | Polemoniaceae    | <i>Polemonium caeruleum</i> L.                                                                | Синюха голубая                                                             |
| 226. | Polygalaceae     | <i>Polygala amarella</i> Crantz                                                               | Истод горьковатый                                                          |
| 227. | Polygonaceae     | <i>Polygonum amphibium</i> L.                                                                 | Горец земноводный                                                          |
| 228. |                  | <i>Polygonum minus</i> Huds.                                                                  | Горец малый                                                                |
| 229. |                  | <i>Polygonum aviculare</i> L.                                                                 | Спорыш птичий                                                              |
| 230. |                  | <i>Rumex acetosa</i> L.                                                                       | Щавель кислый                                                              |
| 231. |                  | <i>Rumex acetosella</i> L.                                                                    | Щавель малый, или Щавелек                                                  |
| 232. |                  | <i>Rumex crispus</i> L.                                                                       | Щавель курчавый                                                            |
| 233. |                  | <i>Rumex hydrolapathum</i> Huds.                                                              | Щавель воднощавелевый<br>(прибрежноводный)                                 |
| 234. | Potamogetonaceae | <i>Potamogeton pectinatus</i> L.                                                              | Рдест гребенчатый                                                          |
| 235. |                  | <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.                                                             | Рдест пронзеннолистный                                                     |
| 236. | Primulaceae      | <i>Androsace filiformis</i> Retz.                                                             | Проломник нитевидный                                                       |
| 237. |                  | <i>Lysimachia nummularia</i> L.                                                               | Вербейник монетный                                                         |
| 238. |                  | <i>Lysimachia vulgaris</i> L.                                                                 | Вербейник обыкновенный                                                     |
| 239. |                  | <i>Trientalis europaea</i> L.                                                                 | Седмичник европейский                                                      |
| 240. | Pyrolaceae       | <i>Ortilia scunda</i> (L.) Holuse                                                             | Ортилия однобокая                                                          |
| 241. |                  | <i>Pyrola minor</i> L.                                                                        | Грушанка малая                                                             |
| 242. |                  | <i>Pyrola rotundifolia</i> L.                                                                 | Грушанка круглолистная                                                     |
| 243. | Ranunculaceae    | <i>Aconitum septentrionale</i> Koelle                                                         | Борец обыкновенный, или<br>северный                                        |
| 244. |                  | <i>Actaea erythrocarpa</i> (Fish.) Kom.                                                       | Воронец красноплодный                                                      |
| 245. |                  | <i>Actaea spicata</i> L.                                                                      | Воронец колосистый                                                         |
| 246. |                  | <i>Anemonoides altaica</i> (C.A.Mey.) Holub<br>(= <i>Anemone altaica</i> Fisch. ex C.A. Mey.) | Ветреницевидка алтайская<br>(ветреничка алтайская,<br>ветреница алтайская) |
| 247. |                  | <i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub                                                   | Ветреница лютиковая                                                        |
| 248. |                  | <i>Atragene speciosa</i> Weinm. (= <i>Atragene sibirica</i> L.)                               | Княжик красивый (княжик<br>сибирский)                                      |

| №    | Семейства        | Виды *                                           |                                            |
|------|------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------|
|      |                  | Латинское название                               | Русское название                           |
| 249. | Ranunculaceae    | <i>Caltha palustris</i> L.                       | Калужница болотная                         |
| 250. |                  | <i>Delphinium elatum</i> L. s.l.                 | Живокость высокая                          |
| 251. |                  | <i>Ranunculus acris</i> L.                       | Лютик едкий                                |
| 252. |                  | <i>Ranunculus repens</i> L.                      | Лютик ползучий                             |
| 253. |                  | <i>Thalictrum simplex</i> L.                     | Василистник простой                        |
| 254. |                  | <i>Trollius europaeus</i> L.                     | Купальница европейская                     |
| 255. | Rhamnaceae       | <i>Frangula alnus</i> Mill.                      | Крушина ломкая                             |
| 256. |                  | <i>Rhamnus cathartica</i> L.                     | Жестер слабительный                        |
| 257. | Rosaceae         | <i>Alchemilla vulgaris</i> L.                    | Манжетка обыкновенная, или остролопастная  |
| 258. |                  | <i>Amelanchier canadensis</i> (L.) Medik.        | Ирга канадская                             |
| 259. |                  | <i>Cotoneaster melanocarpus</i> Lodd.            | Кизильник черноплодный                     |
| 260. |                  | <i>Comarum palustre</i> L.                       | Сабельник болотный                         |
| 261. |                  | <i>Crataegus sanguinea</i> Pall.                 | Боярышник кроваво-красный                  |
| 262. |                  | <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.           | Лабазник вязолистный (Таволга вязолистная) |
| 263. |                  | <i>Fragaria vesca</i> L.                         | Земляника лесная                           |
| 264. |                  | <i>Geum ruvale</i> L.                            | Гравилат речной                            |
| 265. |                  | <i>Geum urbanum</i> L.                           | Гравилат городской                         |
| 266. |                  | <i>Malus sylvestris</i> Mill.                    | Яблоня лесная                              |
| 267. |                  | <i>Padus avium</i> Mill.                         | Черемуха обыкновенная                      |
| 268. |                  | <i>Potentilla anserina</i> L.                    | Лапчатка гусиная                           |
| 269. |                  | <i>Potentilla argentea</i> L.                    | Лапчатка серебристая                       |
| 270. |                  | <i>Potentilla goldbachii</i> Rupr.               | Лапчатка Гольдбаха                         |
| 271. |                  | <i>Rosa majalis</i> Herrm.                       | Роза майская                               |
| 272. |                  | <i>Rubus arcticus</i> L.                         | Княженика арктическая                      |
| 273. |                  | <i>Rubus caesius</i> L.                          | Ежевика сизая                              |
| 274. |                  | <i>Rubus chamaemorus</i> L.                      | Морошка приземистая                        |
| 275. |                  | <i>Rubus idaeus</i> L.                           | Малина обыкновенная                        |
| 276. |                  | <i>Rubus saxatilis</i> L.                        | Княженика каменистая, или Костяника        |
| 277. |                  | <i>Sorbus aucuparia</i> L.                       | Рябина обыкновенная                        |
| 278. | Rubiaceae        | <i>Galium aparine</i> L.                         | Подмаренник северный                       |
| 279. |                  | <i>Galium mollugo</i> L.                         | Подмаренник мягкий                         |
| 280. |                  | <i>Galium verum</i> L.                           | Подмаренник настоящий                      |
| 281. | Salicaceae       | <i>Populus tremula</i> L.                        | Тополь дрожащий, или Осина                 |
| 282. |                  | <i>Salix acutifolia</i> Willd.                   | Ива остролистная, или Верб                 |
| 283. |                  | <i>Salix caprea</i> L.                           | Ива козья                                  |
| 284. |                  | <i>Salix pentandra</i> L.                        | Ива пятитычинковая                         |
| 285. |                  | <i>Salix triandra</i> L.                         | Ива трёхтычинковая                         |
| 286. |                  | <i>Salix viminalis</i> L.                        | Ива корзиночная                            |
| 287. | Saxifragaceae    | <i>Chrysosplenium altemifolium</i> L.            | Селезеночник очереднолистный               |
| 288. | Scrophulariaceae | <i>Euphrasia stricta</i> D. Wolff ex J. F. Lehm. | Очанка прямая                              |
| 289. |                  | <i>Linaria vulgaris</i> L.                       | Льнянка обыкновенная                       |
| 290. |                  | <i>Melampyrum cristatum</i> L.                   | Марьянник гребенчатый                      |

| №    | Семейства        | Виды *                                                    |                                       |
|------|------------------|-----------------------------------------------------------|---------------------------------------|
|      |                  | Латинское название                                        | Русское название                      |
| 291. | Scrophulariaceae | <i>Melampyrum pratense</i> L.                             | Марьянник луговой                     |
| 292. |                  | <i>Melampyrum sylvaticum</i> L.                           | Марьянник лесной                      |
| 293. |                  | <i>Odontites rubra</i> (Baumg.) Opiz = <i>O. vulgaris</i> | Зубчатка красная                      |
| 294. |                  | <i>Pedicularis palustris</i> L.                           | Мытник болотный                       |
| 295. |                  | <i>Verbascum nigrum</i> L.                                | Коровяк черный                        |
| 296. |                  | <i>Veronica chamaedrys</i> L.                             | Вероника дубравная                    |
| 297. |                  | <i>Veronica longifolia</i> L.                             | Вероника длиннолистная                |
| 298. | Solanaceae       | <i>Solanum dulcamara</i> L.                               | Паслен сладко-горький                 |
| 299. |                  | <i>Hyoscyamus niger</i> L.                                | Белена черная                         |
| 300. | Sparganiaceae    | <i>Sparganium emersum</i> Rehm.                           | Ежеголовник всплывший                 |
| 301. | Thelypteridaceae | <i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt              | Фегоптерис связывающий                |
| 302. | Thymelaeaceae    | <i>Daphne mezereum</i> L.                                 | Волчегодник обыкновенный              |
| 303. | Tiliaceae        | <i>Tilia cordata</i> Mill.                                | Липа сердцевидная                     |
| 304. | Typhaceae        | <i>Typha latifolia</i> L.                                 | Рогоз широколистный                   |
| 305. | Ulmaceae         | <i>Ulmus glabra</i> Huds.                                 | Вяз шершавый                          |
| 306. | Urticaceae       | <i>Urtica dioica</i> L.                                   | Крапива двудомная                     |
| 307. | Valerianaceae    | <i>Valeriana officinalis</i> L.                           | Валериана лекарственная, или аптечная |
| 308. | Violaceae        | <i>Viola canina</i> L.                                    | Фиалка собачья                        |
| 309. |                  | <i>Viola collina</i> Bess.                                | Фиалка холмовая                       |
| 310. |                  | <i>Viola hirta</i> L.                                     | Фиалка опушенная                      |
| 311. |                  | <i>Viola mirabilis</i> L.                                 | Фиалка удивительная                   |
| 312. |                  | <i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt C. Serg.             | Фиалка скальная                       |
| 313. |                  | <i>Viola tricolor</i> L.                                  | Фиалка трехцветная                    |

**Примечание:** \* виды расположены в алфавитном порядке семейств и родов.

#### Приложение 10. Географическая структура, эколого-ценотический и биоморфный состав редких растений в бассейне верхнего течения р. Северная Двина

(виды расположены в алфавитном порядке)

| № | Названия видов             | Геоэлементы* |          | ЭЦГ** | Экологические группы (Шенников, 1950; Горышина, 1979) | Биоморфы ***                       |
|---|----------------------------|--------------|----------|-------|-------------------------------------------------------|------------------------------------|
|   |                            | долготные    | широтные |       |                                                       |                                    |
| 1 | <i>Abies sibirica</i>      | евро-сиб.    | бор.     | BrF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                 | дерево куртинообр., (ЯП)           |
| 2 | <i>Actaea erythrocarpa</i> | голаркт.     | бор.     | BrF   | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит.            | млн.-кр. крнщ.-кист. корн., ПК (М) |

| №  | Названия видов                                           | Геоэлементы* |              | ЭЦГ**    | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                       | Биоморфы***                                  |
|----|----------------------------------------------------------|--------------|--------------|----------|--------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
|    |                                                          | долготные    | широтные     |          |                                                                                |                                              |
| 3  | <i>Allium angulosum</i>                                  | евро-сиб.    | бор.-нем.    | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).  | мнл. крнщ. лук., ПК (М)                      |
| 4  | <i>Allium oleraceum</i>                                  | европ.       | нем.-лесост. | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).        | мнл. лук., ПК (М)                            |
| 5  | <i>Allium schoenoprasum</i>                              | евро-сиб.    | бор.-нем.    | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).      | мнл. крнщ. лук., ПК (М)                      |
| 6  | <i>Anemonoides altaica</i><br>( <i>Anemone altaica</i> ) | сиб.         | бор.         | —        | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                                          | мнл. разв.-кр. крнщ.-кистекорн., ПК (НЯ)     |
| 7  | <i>Anthyllis vulneraria</i>                              | европ.       | бор.         | —        | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).      | малолетнее стрж. корн. с мнгл. кауд., ОК (М) |
| 8  | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>                           | голаркт.     | гипоарк.     | PnF      | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил). | кустарничек, ПК (ЯП)                         |
| 9  | <i>Atragene speciosa</i><br>( <i>Atragene sibirica</i> ) | евро-сиб.    | бор.         | BrF      | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                                          | лиана, ПК (М)                                |
| 10 | <i>Botrychium lunaria</i>                                | голаркт.     | полизон.     | MFr MSt  | Гелиофит, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).            | мнл. верт. кр. крнщ. (М)                     |

| №  | Названия видов                  | Геоэлементы* |           | ЭЦГ**        | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                            | Биоморфы***                                                       |
|----|---------------------------------|--------------|-----------|--------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|
|    |                                 | долготные    | широтные  |              |                                                                                     |                                                                   |
| 11 | <i>Cacalia hastata</i>          | европ.       | бор.      | BrF          | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит.                                          | мнл. кр. крщ. кист. корн., ПК (М)                                 |
| 12 | <i>Campanula cervicaria</i>     | европ.       | нем.      | MFr<br>MSt   | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | дв. стрж. кор., МК (М)                                            |
| 13 | <i>Campanula trachelium</i>     | евро-сиб.    | нем.      | NmF,<br>NmEg | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, эвтроф (нитрофил).             | мнл. кр. крщ. стрж.- кист. корневое, ПК (М)                       |
| 14 | <i>Cenolophium denudatum</i>    | евроаз.      | бор.      | Nt           | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит.                                                | мнл. стрж. корн. с мнгл. кауд.; мнл. дл. крщ. стрж. корн., ПК (М) |
| 15 | <i>Cicuta virosa</i>            | евроаз.      | бор.      | Nt           | Гелиофит, мезотермное, гигрогидрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).            | мнл. кр. крщ., ПК (М)                                             |
| 16 | <i>Clinopodium vulgare</i>      | голаркт.     | бор.-нем. | NmEg         | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).           | мнл. дл. крщ., ПК (ЯП)                                            |
| 17 | <i>Corydalis solida</i>         | евро-сиб.    | нем.      | NmF          | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).            | мнл. клуб. обр., ПК (М)                                           |
| 18 | <i>Cotoneaster melanocarpus</i> | евроаз.      | бор.      | —            | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил.                                 | кустарник, ПК (М)                                                 |

## Продолжение приложения 10

| №  | Названия видов                   | Геоэлементы* |           | ЭЦГ** | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                          | Биоморфы***                       |
|----|----------------------------------|--------------|-----------|-------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
|    |                                  | долготные    | широтные  |       |                                                                                   |                                   |
| 19 | <i>Crepis sibirica</i>           | евро-сиб.    | бор.-нем. | BrF   | Гелиофит, мезотермное, мезофит.                                                   | мнл. кр. крщ. кист. корн., ПК (М) |
| 20 | <i>Cypripedium calceolus</i>     | евроаз.      | бор.      | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).    | мнл. разв.-кр. крщ., ПК (НЯ)      |
| 21 | <i>Dactylorhiza cruenta</i>      | евроаз.      | бор.-нем. | MSw   |                                                                                   | мнл. корн. клуб., ПК (М)          |
| 22 | <i>Dactylorhiza fuchsii</i>      | евро-сиб.    | бор.-нем. | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). | мнл. корн. клуб., ПК (М)          |
| 23 | <i>Daphne mezereum</i>           | евро-сиб.    | бор.-нем. | BrF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).          | кустарник, ПК (М)                 |
| 24 | <i>Delphinium elatum</i>         | евроаз.      | бор.      | BrF   | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). | мнл. кр. крщ., ПК (М)             |
| 25 | <i>Dianthus superbus</i>         | евроаз.      | бор.      | NmEg  | Гелиофит, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).          | мнл. дл. крщ., ПК (ЯП)            |
| 26 | <i>Diphasiastrum complanatum</i> | голаркт.     | бор.      | PnF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).         | кустарничек (ЯП)                  |



| №  | Названия видов              | Геоэлементы* |               | ЭЦГ**     | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                      | Биоморфы***                                 |
|----|-----------------------------|--------------|---------------|-----------|-------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|
|    |                             | долготные    | широтные      |           |                                                                               |                                             |
| 27 | <i>Epilobium tetragonum</i> | евроаз.      | нем.-лесост.  | MSw       | Гелиофит, мезотермное, мезогигрофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).        | мнл. кр. крнщ. стрж.-кист. корневое, ПК (М) |
| 28 | <i>Gagea granulosa</i>      | евро-сиб.    | бор.          | —         |                                                                               | мнл. лук., ПК (М)                           |
| 29 | <i>Gagea lutea</i>          | евро-сиб.    | бор.-нем.     | NmF       | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).      | мнл. лук., ПК (М)                           |
| 30 | <i>Gagea minima</i>         | европ.       | бор.-нем.     | NmF, NmEg | Гелиофит, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).            | мнл. лук., ПК (М)                           |
| 31 | <i>Galium verum</i>         | евроаз.      | лесост.-степ. | MSt       | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).     | мнл. дл. крнщ., ПК (ЯП)                     |
| 32 | <i>Gentiana cruciata</i>    | евро-сиб.    | нем.-лесост.  | MFr, MSt  | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. кр. крнщ. стрж.-кист. корневое, ПК (М) |
| 33 | <i>Gymnadenia conopsea</i>  | евроаз.      | бор.          | MFr, MSt  | Гелиофит, мезотермное, мезогигрофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. корн. клуб., ПК (М)                    |
| 34 | <i>Huperzia selago</i>      | голарк.      | бор.          | NmF       | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).  | кустарничек (ЯП)                            |

| №  | Названия видов                                           | Геоэлементы*             |                | ЭЦГ**    | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                    | Биоморфы***                          |
|----|----------------------------------------------------------|--------------------------|----------------|----------|-----------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|
|    |                                                          | долготные                | широтные       |          |                                                                             |                                      |
| 35 | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>                          | евроаз.                  | полизон.       | InW      | Гелиофит, мезотермное, гидрофит, нейтрофил, эвтроф (нитрофил).              | одн. кисте-корневое столон., МК (ЯП) |
| 36 | <i>Impatiens noli-tangere</i>                            | евроаз.                  | бор.-нем.      | NtF      | Теневыносливое, мезотермное, гигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).   | одн. стржн. корн., МК (М)            |
| 37 | <i>Iris sibirica</i>                                     | евроаз.                  | бор.           | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).     | мнл. кр. крнщ., ПК (М)               |
| 38 | <i>Lactuca sibirica</i>                                  | вост. европ.-азиат.      | бор.           | BrF      | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит.                                  | мнл. дл. крнщ., ПК (ЯП)              |
| 39 | <i>Larix sibirica</i>                                    | евросиб.                 | бор.           | BrF      | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, ацидофил.                             | дерево одноствол., (М)               |
| 40 | <i>Lathyrus pisiformis</i>                               | евро-азиат.              | нем. лесост.   | NmF      | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит.                                  | мнл. кр. крнщ., ПК (М)               |
| 41 | <i>Lathyrus tuberosus</i>                                | евро-азиат.              | лесост. степн. | NmEg     | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). | мнл. дл. крнщ. корн. клуб., ПК (ЯП)  |
| 42 | <i>Libanotis sibirica</i><br>( <i>Seseli libanotis</i> ) | евро-сиб.-древне средиз. | лесост.        | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).   | мнл. кр. крнщ.-стрж. корн., МК (М)   |

| №  | Названия видов                   | Геоэлементы* |              | ЭЦГ**    | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                          | Биоморфы***                              |
|----|----------------------------------|--------------|--------------|----------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
|    |                                  | долготные    | широтные     |          |                                                                                   |                                          |
| 43 | <i>Listera ovata</i>             | евро-сиб.    | бор.-нем.    | NmF      | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).     | мнл. разв.-кр. крнщ., ПК (НЯ)            |
| 44 | <i>Lithospermum officinale</i>   | евроаз.      | бор.         | Qx       | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). | мнл. стрж. корн. с одногл. кауд., ПК (М) |
| 45 | <i>Lotus corniculatus</i>        | европ.       | нем. лесост. | MFr, MSt | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).         | мнл. стрж. корн. с мнгл. кауд., ПК (М)   |
| 46 | <i>Lycopodium clavatum</i>       | голаркт.     | бор.         | BrF      | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).         | мнл. наз. полз., (ЯП)                    |
| 47 | <i>Malus sylvestris</i>          | европ.       | нем.         | NmF      | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).          | дерево кустовидное ПК (М)                |
| 48 | <i>Matteuccia struthiopteris</i> | евро-сиб.    | бор.         | NtF      | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).     | мнл. кр. крнщ.-столон. (ЯП)              |
| 49 | <i>Melampyrum cristatum</i>      | евро-сиб.    | нем.-лесост. | NmEg     | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).     | одн. стрж. корн., п/пар., МК (М)         |
| 50 | <i>Nymphaea tetragona</i>        | евроаз.      | бор.         | InW      | Гелиофит, мезотермное, гидрофит.                                                  | мнл. дл. крнщ. ПК (ЯП)                   |

| №  | Названия видов                | Геоэлементы*  |           | ЭЦГ**     | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                        | Биоморфы***                        |
|----|-------------------------------|---------------|-----------|-----------|---------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------|
|    |                               | долготные     | широтные  |           |                                                                                 |                                    |
| 51 | <i>Oenanthe aquatica</i>      | евро-сиб.     | бор.-нем. | Wt        | Гелиофит, мезотермное, гигрогидрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).        | мнл. кр. крнщ., ПК (М)             |
| 52 | <i>Origanum vulgare</i>       | голаркт.      | нем.      | NmEg      | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).       | мнл. дл. крнщ., ПК (ЯП)            |
| 53 | <i>Pinus sibirica</i>         | евро-сиб.     | бор.      | BrF       | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).    | дерево одноствол. (М)              |
| 54 | <i>Platanthera bifolia</i>    | евро-сиб.     | бор.-нем. | NmF, NmEg | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. корн. клуб., ПК (М)           |
| 55 | <i>Pulmonaria obscura</i>     | европ.        | нем.      | NmF       | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил).    | мнл. разв. -кр. крнщ., ПК (НЯ)     |
| 56 | <i>Pleurospermum uralense</i> | европ.-азиат. | бор.      | BrF       | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит.                                      | мнл. кр. крнщ. стрж. корн., МК (М) |
| 57 | <i>Rubus arcticus</i>         | голаркт.      | гипоаркт. | BrF       | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит.                                      | п/кустч., ПК (М)                   |
| 58 | <i>Rubus caesius</i>          | евроаз.       | бор.-нем. | NtF       | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, эвтроф (нитрофил).             | кустарник ПК (ЯП)                  |

| №  | Названия видов                           | Геоэлементы* |              | ЭЦГ**   | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                        | Биоморфы***                       |
|----|------------------------------------------|--------------|--------------|---------|---------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
|    |                                          | долготные    | широтные     |         |                                                                                 |                                   |
| 59 | <i>Salix acutifolia</i>                  | европ.       | бор.-нем.    | Wt      | Гелиофит, мезотермное, мезогигрофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).   | кустарник ПК (НЯ)                 |
| 60 | <i>Saponaria officinalis</i>             | европ.       | нем.         | NmEg    | Гелиофит, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).              | мнл. дл. крнщ., ПК (ЯП)           |
| 61 | <i>Stratiotes aloides</i>                | евро-сиб.    | полизон.     | InW, Wt | Гелиофит, мезотермное, гидрофит, нейтрофил, эвтроф (нитрофил).                  | мнл. кист. корн. столон., ПК (ЯП) |
| 62 | <i>Swida alba</i> ( <i>Cornus alba</i> ) | евро-сиб.    | бор.         | —       | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | кустарник ПК (ЯП)                 |
| 63 | <i>Senecio fluviatilis</i>               | евроаз.      | бор.         | BrF     | Гелиофит, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).              | мнл. кр. крнщ., ПК (М)            |
| 64 | <i>Tilia cordata</i>                     | европ.       | нем.         | NmF     | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).    | дерево куртинообр., ПК (ЯП)       |
| 65 | <i>Tragopogon orientalis</i>             | евро-сиб.    | нем.-лесост. | NmEg    | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).         | дв. стрж. корн., МК (М)           |

| №  | Названия видов         | Геоэлементы* |              | ЭЦГ** | Экологические группы<br>(Шенников, 1950; Горышина, 1979)                       | Биоморфы***                                                     |
|----|------------------------|--------------|--------------|-------|--------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
|    |                        | долготные    | широтные     |       |                                                                                |                                                                 |
| 66 | <i>Ulmus glabra</i>    | европ.       | нем.         | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, нейтрофил, мезотроф (субнигрофил).  | дерево кустовидное ПК (М)                                       |
| 67 | <i>Viburnum opulus</i> | евроаз.      | бор.-нем.    | NtF   | Теневыносливое, мезотермное, нейтрофил, мезотроф (субнигрофил).                | кустарник, ПК (НЯ)                                              |
| 68 | <i>Viola collina</i>   | евро-азиат.  | нем.         | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. кр. крнщ. стрж.-кист. корн.; мнл. разв.-кр. крнщ., ПК (НЯ) |
| 69 | <i>Viola hirta</i>     | евро-сиб.    | нем.-лесост. | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. разв.-кр. крнщ., ПК (НЯ)                                   |
| 70 | <i>Viola mirabilis</i> | евро-азиат.  | бор.-нем.    | NmF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. кр. крнщ.- дл. крнщ.; мнл. разв. кр. крнщ., ПК (ЯП)        |
| 71 | <i>Viola rupestris</i> | евро-азиат.  | нем.-лесост. | PnF   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). | мнл. кр. крнщ. стрж. корн., ПК (НЯ)                             |

**Примечание:** \* названия геоэлементов приведены по принципу «биогеографических координат» (Юрцев, Камелин, 1991); \*\* названия эколого-ценотических групп приведены по варианту системы ЭЦГ (<http://www.jcbi.ru>), разработанному О.В. Смирновой и др. на основе статистического анализа межвидовых сопряженностей с учетом экологических групп А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1970, 1973):

BrF – бореальная лесная (виды темнохвойных лесов);

NmF – неморальная лесная (виды широколиственных лесов);

PnF – боровая лесная (виды сосновых лесов);

NtF – нитрофильная (виды черно- и сероольшаников);

Qx – группа растений, разреженных широколиственных лесов лесостепи;

NmEg – неморальная опушечная группа (растения, растущие в окнах широколиственных лесов и на их опушках);

MFr – пойменно-луговая (растения влажных и пойменных лугов);

MSt – лугово-степная (растения сухих лугов, луговых и настоящих степей);

MSw – мезотрофно-болотная (растения низинных болот);

Wt – прибрежно-водная;

InW – внутриводная. Прочерк (–) означает, что ЭЦГ для данного вида не установлена.

\*\*\* названия биоморф даны на основе эколого-морфологической классификации И.Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т.И. Серебряковой (1972), в скобках – на основе демографической классификации О.В. Смирновой с соавторами (Ценопопуляции..., 1976):

п/кустч. – полукустарничек; п/пар. – полупаразит.

одн. – однолетнее растение; дв. – двулетнее растение; мнл. – многолетнее растение;

стрж. корн. – стержнекорневая биоморфа;

кист. стрж. – кистестержневая биоморфа;

кист. корн. стол. – кистекорневая столонообразующая биоморфа;

стрж. корн. с мнгл. кауд. – стержнекорневая биоморфа с многоглавым каудексом;

верт. кр. крнщ. стрж. корн. – вертикально-короткокорневищно-стержнекорневая биоморфа;

верт. кр. крнщ. кист. стрж. – вертикально-короткокорневищно-кистестержневая биоморфа;

верт. кр. крнщ. – вертикально-короткокорневищная биоморфа;

мнгл.кр. крнщ. кист. стерж. – многоглаво-короткокорневищно-кистестержневая биоморфа;

мнгл.кр. крнщ. кист. корн. – многоглаво-короткокорневищно-кистекорневая биоморфа;

клуб. обр. – клубнеобразующая биоморфа;

корн. клуб. – корнеклубневая биоморфа;

лук. – луковичная биоморфа; крнщ. лук. – корневищнолуковичная биоморфа;

разв.- кр. крнщ. – разветвленно-короткокорневищная биоморфа;

разв. кр. крнщ. стерж. корн. – разветвленно-короткокорневищно-стержнекорневая биоморфа;

дл. крнщ. стрж. корн. – длиннокорневищно-стержнекорневая биоморфа;

дл. крнщ. корн. клуб. – длиннокорневищно-корнеклубневая биоморфа;

наз. полз. – наземно-ползучее растение;

МК – монокарпическое растение; ПК – поликарпическое растение, ОК – олигокарпическое растение. М – моноцентрическая биоморфа, НЯ – неявнополицентрическая биоморфа, ЯП – явнополицентрическая биоморфа.

**Приложение 11. Представленность редких видов растений разных эколого-ценотических групп в фитоценозах бассейна верхнего течения р. Северная Двина**

| №                                                        | Названия видов                                   | Названия фитоценозов                                                                           | Проективное обилие растений (%) по шкале Л.Г. Раменского (1937) |
|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| Лесные и опушечно-полянны виды:                          |                                                  |                                                                                                |                                                                 |
| Бореальная эколого-ценотическая группа (BrF) – 13 видов  |                                                  |                                                                                                |                                                                 |
| 1                                                        | <i>Abies sibirica</i>                            | Ельник-сероольшаник, ельник-осинник, <u>ельник-пихтарник*</u>                                  | m (> 8)                                                         |
| 2                                                        | <i>Actaea erythrocarpa</i>                       | Ельник-сероольшаник, ельник-осинник, <u>ельник-пихтарник</u>                                   | c (2.5-8)                                                       |
| 3                                                        | <i>Atragene sibirica</i>                         | Ельник-сероольшаник, ельник-осинник, <u>ельник-пихтарник</u>                                   | c (2.5-8)                                                       |
| 4                                                        | <i>Daphne mezereum</i>                           | Ельник-осинник, ельник-сосняк, ельник с участием берёзы                                        | s (< 0.01)                                                      |
| 5                                                        | <i>Delphinium elatum</i>                         | Ельник-сероольшаник                                                                            | s (< 0.01)                                                      |
| 6                                                        | <i>Cacalia hastata</i>                           | Ельник-осинник, <u>ельник-сероольшаник</u>                                                     | p (0.1-0.2)                                                     |
| 7                                                        | <i>Crepis sibirica</i>                           | <u>Ельник-осинник, ельник-сероольшаник</u>                                                     | p (0.1-0.2)                                                     |
| 8                                                        | <i>Lactuca sibirica</i>                          | Окраина ивняка (речной склон)                                                                  | s (< 0.01)                                                      |
| 9                                                        | <i>Lycopodium clavatum</i>                       | Сосняк лишайниковый, ельник-сосняк                                                             | s (< 0.01)                                                      |
| 10                                                       | <i>Larix sibirica</i>                            | Остатки культурных посадок                                                                     | s (< 0.01)                                                      |
| 11                                                       | <i>Pinus sibirica</i>                            | Остатки культурных посадок                                                                     | s (< 0.01)                                                      |
| 12                                                       | <i>Pleurospermum uralense</i>                    | Ельник-пихтарник                                                                               | s (< 0.01)                                                      |
| 13                                                       | <i>Rubus arcticus</i>                            | Ельник-черничник зеленомошный                                                                  | s (< 0.01)                                                      |
| Боровая эколого-ценотическая группа (PnF) – 3 вида       |                                                  |                                                                                                |                                                                 |
| 14                                                       | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>                   | Сосняк лишайниковый                                                                            | p (0.1-0.2)                                                     |
| 15                                                       | <i>Diphasiastrum complanatum</i>                 | Сосняк зеленомошный, ельник-сосняк с участием березы                                           | s (< 0.01)                                                      |
| 16                                                       | <i>Viola rupestris</i>                           | Окраина сероольшаника                                                                          | p (0.1-0.2)                                                     |
| Нитрофильная эколого-ценотическая группа (NtF) – 6 видов |                                                  |                                                                                                |                                                                 |
| 17                                                       | <b><i>Cicuta virosa</i><sup>1**</sup></b>        | Низинное кустарниковое болото                                                                  | s (< 0.01)                                                      |
| 18                                                       | <b><i>Impatiens noli-tangere</i><sup>2</sup></b> | Ельник-сероольшаник                                                                            | s (< 0.01)                                                      |
| 19                                                       | <i>Matteuccia struthiopteris</i>                 | Сероольшаник разнотравный (берег ручья)                                                        | p (0.1-0.2)                                                     |
| 20                                                       | <b><i>Rubus caesius</i><sup>3</sup></b>          | Ивняк разнотравный (речной склон)                                                              | p (0.1-0.2)                                                     |
| 21                                                       | <i>Senecio fluviatilis</i>                       | Ельник-сероольшаник (речной склон)                                                             | s (< 0.01)                                                      |
| 22                                                       | <i>Viburnum opulus</i>                           | Ельник-сероольшаник, ельник-осинник                                                            | s (< 0.01)                                                      |
| Неморальная эколого-ценотическая группа (Nm) – 25 видов  |                                                  |                                                                                                |                                                                 |
| 23                                                       | <i>Campanula trachelium</i>                      | <u>ельник-осинник, сероольшаник разнотравный</u><br>суходольный луг (граница с сероольшаником) | p (0.1-0.2)                                                     |
| 24                                                       | <i>Clinopodium vulgare</i>                       | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                           | s (< 0.01)                                                      |
| 25                                                       | <b><i>Coridalis solida</i><sup>4</sup></b>       | <u>Ельник-осинник, сероольшаник разнотрав.,</u><br><u>разнотравно-злаковый пойменный луг</u>   | m (> 8)                                                         |
| 26                                                       | <i>Cypripedium calceolus</i>                     | ельник-осинник                                                                                 | s (< 0.01)                                                      |



| №                                                           | Названия видов                                | Названия фитоценозов                                                                      | Проектное<br>обилие растений<br>(%) по шкале Л.Г.<br>Раменского (1937) |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
| 27                                                          | <i>Dactylorhiza fuchsii</i>                   | Ельник-сосняк зеленомошный (заброшенная дорога)                                           | s (< 0.01)                                                             |
| 28                                                          | <i>Dianthus superbus</i>                      | Суходольный разнотравно-злаковый луг, пойменный разнотравно-злаковый луг                  | p (0.1-0.2)                                                            |
| 29                                                          | <b><i>Gagea lutea</i></b> <sup>4</sup>        | Овражно-лощинный луг                                                                      | s (< 0.01)                                                             |
| 30                                                          | <i>Gagea minima</i>                           | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | p (0.1-0.2)                                                            |
| 31                                                          | <i>Huperzia selago</i>                        | Ельник-сосняк кустарниковый (граница с вырубкой)                                          | s (< 0.01)                                                             |
| 32                                                          | <i>Lathyrus pisiformis</i>                    | Окраина ельника-сероольшаника                                                             | s (< 0.01)                                                             |
| 33                                                          | <i>Lathyrus tuberosus</i>                     | пойменный разнотравно-злаковый луг                                                        | s (< 0.01)                                                             |
| 34                                                          | <i>Listera ovata</i>                          | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | s (< 0.01)                                                             |
| 35                                                          | <i>Litospermum officinale</i>                 | Суходольный разнотравно-злаковый луг (граница с ельником-сероольшаником)                  | s (< 0.01)                                                             |
| 36                                                          | <i>Malus sylvestris</i>                       | Ивняк разнотравный                                                                        | s (< 0.01)                                                             |
| 37                                                          | <i>Melampyrum cristatum</i>                   | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | s (< 0.01)                                                             |
| 38                                                          | <i>Origanum vulgare</i>                       | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | p (0.1-0.2)                                                            |
| 39                                                          | <i>Platanthera bifolia</i>                    | ельник-сосняк с участием березы                                                           | s (< 0.01)                                                             |
| 40                                                          | <b><i>Pulmonaria obscura</i></b> <sup>5</sup> | <u>Ельник-сероольшаник, ельник-осинник.</u>                                               | n (0.3-2.5)                                                            |
| 41                                                          | <i>Saponaria officinalis</i>                  | Закустаренный пойменный луг                                                               | s (< 0.01)                                                             |
| 42                                                          | <i>Tilia cordata</i>                          | Ивняк разнотравный, Ельник-сосняк кустарниковый (граница с вырубкой)                      | s (< 0.01)                                                             |
| 43                                                          | <i>Tragopogon orientalis</i>                  | Суходольный разнотравно-злаковый луг, пойменный разнотравно-злаковый луг                  | n (0.3-2.5)                                                            |
| 44                                                          | <b><i>Ulmus glabra</i></b> <sup>6</sup>       | <u>Ельник-осинник</u>                                                                     | p (0.1-0.2)                                                            |
| 45                                                          | <i>Viola collina</i>                          | <u>Ельник-сероольшаник, ельник-осинник</u>                                                | p (0.1-0.2)                                                            |
| 46                                                          | <i>Viola hirta</i>                            | Суходольный разнотравно-злаковый луг (граница с ельником-сероольшаником)                  | s (< 0.01)                                                             |
| 47                                                          | <b><i>Viola mirabilis</i></b> <sup>5</sup>    | <u>ельник-осинник, ельник-сероольшаник.</u>                                               | s (< 0.01)                                                             |
| Луговые виды:                                               |                                               |                                                                                           |                                                                        |
| Пойменно-луговая эколого-ценотическая группа (MFr)          |                                               |                                                                                           |                                                                        |
| Лугово-степная эколого-ценотическая группа (MSt) – 11 видов |                                               |                                                                                           |                                                                        |
| 48                                                          | <i>Allium angulosum</i>                       | <u>пойменный разнотравно-злаковый луг</u>                                                 | s (< 0.01)                                                             |
| 49                                                          | <i>Allium oleraceum</i>                       | <u>пойменный разнотравно злаковый луг</u>                                                 | n (0.3-2.5)                                                            |
| 50                                                          | <i>Allium schoenoprasum</i>                   | <u>пойменный разнотравно злаковый луг</u>                                                 | s (< 0.01)                                                             |
| 51                                                          | <i>Botrychium lunaria</i>                     | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | s (< 0.01)                                                             |
| 52                                                          | <i>Campanula cervicaria</i>                   | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                      | s (< 0.01)                                                             |
| 53                                                          | <i>Gentiana cruciata</i>                      | <u>Суходольный разнотравно-злаковый луг,</u><br><u>пойменный разнотравно-злаковый луг</u> | n (0.3-2.5)                                                            |
| 54                                                          | <i>Gymnadenia conopsea</i>                    | Суходольный разнотравно-злаковый луг (граница с ельником-осинником)                       | s (< 0.01)                                                             |

| №                                                              | Названия видов                                | Названия фитоценозов                                                                       | Проективное обилие растений (%) по шкале Л.Г. Раменского (1937) |
|----------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| 55                                                             | <i>Iris sibirica</i>                          | Болотистый закустаренный луг с доминированием <i>Scirpus sylvaticus</i>                    | s (< 0.01)                                                      |
| 56                                                             | <i>Libanotis sibirica</i>                     | пойменный разнотравно-злаковый луг                                                         | n (0.3-2.5)                                                     |
| 57                                                             | <b><i>Lotus corniculatus</i></b> <sup>7</sup> | <u>Суходольный разнотравно-злаковый луг</u> ,<br>пойменный разнотравно-злаковый луг        | s (< 0.01)                                                      |
| 58                                                             | <b><i>Galium verum</i></b> <sup>8</sup>       | <u>Суходольный разнотравно-злаковый луг</u> ,<br><u>пойменный разнотравно-злаковый луг</u> | s (< 0.01)                                                      |
| Водно-болотные виды:                                           |                                               |                                                                                            |                                                                 |
| Мезотрофно-болотная эколого-ценотическая группа (MSw) – 2 вида |                                               |                                                                                            |                                                                 |
| 59                                                             | <i>Dactylorhiza cruenta</i>                   | Овражно-лощинный луг                                                                       | s (< 0.01)                                                      |
| 60                                                             | <i>Epilobium tetragonum</i>                   | Бечевник, свежий аллювий                                                                   | s (< 0.01)                                                      |
| Прибрежно-водная эколого-ценотическая группа (Wt) – 2 вида     |                                               |                                                                                            |                                                                 |
| 61                                                             | <i>Oenanthe aquatica</i>                      | Протока из озера-старицы в реку                                                            | s (< 0.01)                                                      |
| 62                                                             | <i>Salix acutifolia</i>                       | Аллювий                                                                                    | s (< 0.01)                                                      |
| Внутриводная эколого-ценотическая группа (InW) – 3 вида        |                                               |                                                                                            |                                                                 |
| 63                                                             | <i>Hidrocharis morsus-ranae</i>               | Осоковое болото вдоль старых торфяных ям                                                   | p (0.1-0.2)                                                     |
| 64                                                             | <i>Nymphaea tetragona</i>                     | Озеро-старица                                                                              | p (0.1-0.2)                                                     |
| 65                                                             | <i>Stratiotes aloides</i>                     | Осоковое болото вдоль старых торфяных ям                                                   | n (0.3-2.5)                                                     |
| Виды с неустановленной ЭЦГ – 6 видов                           |                                               |                                                                                            |                                                                 |
| 66                                                             | <i>Anemonoides altaica</i>                    | Овражно-лощинный луг                                                                       | c (2.5-8)                                                       |
| 67                                                             | <i>Anthyllis vulneraria</i>                   | Сосняк лишайниковый (обочина дороги)                                                       | s (< 0.01)                                                      |
| 68                                                             | <i>Cenolophium nudatum</i>                    | Пойменный разнотравно-злаковый луг                                                         | p (0.1-0.2)                                                     |
| 69                                                             | <i>Cotoneaster melanocarpus</i>               | Ельник-сероольшаник                                                                        | s (< 0.01)                                                      |
| 70                                                             | <i>Gagea granulosa</i>                        | Суходольный разнотравно-злаковый луг                                                       | p (0.1-0.2)                                                     |
| 71                                                             | <i>Swida alba</i>                             | Ивняк разнотравный                                                                         | n (0.3-2.5)                                                     |

**Примечание:** m – массовое (фоновое) обилие (от 8 до 70%); c – обильное количество (2,5-8%); n – умеренное обилие (0,3-2,5%); p – малое обилие (0,1-0,2%); s – единично (на площадке 100м<sup>2</sup> встречается 1-3 экземпляра).

\* подчеркиванием выделен фитоценоз с максимальным обилием ценопопуляций вида.

\*\* жирным шрифтом выделены виды-индикаторы определенных местообитаний (Определение условий среды..., 2013):

<sup>1</sup> – Индикатор болотистых тростниковых и крупнозлаковых лугов. Виды этой группы также распространены по низинным кустарниковым болотам с доминированием *Salix cinerea*.

<sup>2</sup> – Центр экоценоареала видов этой группы в ясенево-ольховых и ольховых лесах эвтрофных влажных и сырых местообитаний.

- <sup>3</sup> – Группа характерна для пойменных ивняков, отдельные виды заходят в черноольховые леса.
- <sup>4</sup> – Индикатор мезофильных широколиственных (дубовых, ясене-дубовых, ясеневых) лесов эвтрофных местообитаний.
- <sup>5</sup> – Индикатор мезофильных широколиственных лесов мезотрофных местообитаний.
- <sup>6</sup> – Индикатор мезофильных широколиственных и елово-широколиственных лесов, преимущественно елово-дубовых и грабово-елово-дубовых, произрастающих на свежих, слабокислых и достаточно обеспеченных азотом почвах.
- <sup>7</sup> – Индикатор мелкозлаковых материковых и пойменных лугов на свежих и сухих, умеренно богатых почвах.
- <sup>8</sup> – Индикатор остепненных лугов, произрастающих на сухих, слабокислых, умеренно богатых почвах.

**Приложение 12. Значения экологических шкал для редких видов растений,  
произрастающих в бассейне верхнего течения р. Северная Двина**  
(виды расположены в алфавитном порядке)

| № | Названия видов              | Ступени по шкалам Г. Эленберга (1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа режима и амплитуды толерантности по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                      |                  |                 | Экологические группы (Шенников, 1950; Горышина, 1979)                         |
|---|-----------------------------|---------------------------------------|---|---|---|---|-------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|----------------------|------------------|-----------------|-------------------------------------------------------------------------------|
|   |                             | L                                     | T | M | R | N | Lc                                                                                              | Tm                 | Hd                   | Rc               | Nt              |                                                                               |
| 1 | <i>Abies sibirica</i>       | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{5.5}{3-8}$                                                                               | $\frac{6}{4-8}$    | $\frac{11}{10-12}$   | ×                | ×               | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                                         |
| 2 | <i>Actaea erythrocarpa</i>  | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{5}{3-7}$                                                                                 | $\frac{6.5}{4-9}$  | $\frac{14.5}{12-17}$ | ×                | ×               | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит.                                    |
| 3 | <i>Allium angulosum</i>     | 8                                     | 7 | 8 | 8 | 2 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                               | $\frac{7.5}{4-11}$ | $\frac{13}{7-19}$    | $\frac{9}{5-13}$ | $\frac{4}{1-7}$ | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). |
| 4 | <i>Allium oleraceum</i>     | 7                                     | 6 | 3 | 7 | 4 | $\frac{4.5}{2-7}$                                                                               | $\frac{8}{6-10}$   | $\frac{10}{8-12}$    | $\frac{7}{5-9}$  | $\frac{6}{3-9}$ | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).       |
| 5 | <i>Allium schoenoprasum</i> | 7                                     | × | × | 7 | 2 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                               | $\frac{7.5}{2-13}$ | $\frac{13.5}{8-19}$  | $\frac{7}{5-9}$  | $\frac{6}{3-9}$ | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).     |

## Продолжение приложения 12

| №  | Названия видов                 | Ступени по шкалам Г. Эленберга (1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа режима и амплитуды толерантности по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                     |                  |                    | Экологические группы (Шенников, 1950; Горышина, 1979)                               |
|----|--------------------------------|---------------------------------------|---|---|---|---|-------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|------------------|--------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                | L                                     | T | M | R | N | Lc                                                                                              | Tm                 | Hd                  | Rc               | Nt                 |                                                                                     |
| 6  | <i>Anemonoides altaica</i>     | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{3}{1-5}$                                                                                 | $\frac{5}{3-7}$    | $\frac{12}{11-13}$  | ×                | ×                  | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                                               |
| 7  | <i>Anthyllis vulneraria</i>    | 8                                     | 6 | 3 | 7 | 2 | $\frac{2}{1-3}$                                                                                 | $\frac{6}{5-7}$    | $\frac{9.5}{6-13}$  | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{4}{1-7}$    | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).           |
| 8  | <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> | 6                                     | × | 3 | × | 2 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                 | $\frac{6}{4-8}$    | $\frac{11.5}{9-14}$ | $\frac{6}{1-11}$ | $\frac{3}{1-5}$    | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).      |
| 9  | <i>Atragene speciosa</i>       | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{6}{3-9}$                                                                                 | $\frac{3.5}{1-6}$  | $\frac{12}{9-15}$   | ×                | ×                  | Теневыносливое, мезотермное, мезофит.                                               |
| 10 | <i>Botrychium lunaria</i>      | 8                                     | × | 4 | × | 2 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                 | $\frac{8}{2-14}$   | $\frac{13}{11-15}$  | $\frac{6}{1-11}$ | $\frac{4}{1-7}$    | Гелиофит, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).                 |
| 11 | <i>Cacalia hastata</i>         | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{5.5}{3-8}$                                                                               | $\frac{6}{4-8}$    | $\frac{13}{10-16}$  | ×                | ×                  | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит.                                          |
| 12 | <i>Campanula cervicaria</i>    | 6                                     | 6 | 5 | 8 | 4 | $\frac{4}{1-7}$                                                                                 | $\frac{7.5}{5-10}$ | $\frac{11.5}{9-14}$ | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{4}{1-7}$    | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил). |
| 13 | <i>Campanula trachelium</i>    | 4                                     | × | 6 | 8 | 8 | $\frac{5}{3-7}$                                                                                 | $\frac{8.5}{4-13}$ | $\frac{12}{9-15}$   | $\frac{8}{7-11}$ | $\frac{8.5}{7-10}$ | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, эвтроф (нитрофил).             |
| 14 | <i>Cenolophium denudatum</i>   | вид не значится                       |   |   |   |   | $\frac{2}{1-3}$                                                                                 | $\frac{7.5}{4-11}$ | $\frac{13}{9-17}$   | ×                | ×                  | Гелиофит, мезотермное, гигромезофит.                                                |

| №  | Названия видов                  | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                      |                  |                  | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                                |
|----|---------------------------------|---------------------------------------------|---|---|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|----------------------|------------------|------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                 | L                                           | T | M | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                   | Rc               | Nt               |                                                                                                  |
| 15 | <i>Cicuta virosa</i>            | 7                                           | 6 | 9 | 5 | 5 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{7}{3-11}$   | $\frac{16.5}{12-21}$ | $\frac{9}{5-13}$ | $\frac{6}{3-9}$  | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>гигрогидрофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).          |
| 16 | <i>Clinopodium vulgare</i>      | 7                                           | × | 4 | 7 | 3 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{7.5}{4-11}$ | $\frac{10}{7-13}$    | $\frac{8}{6-10}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>ксеромезофит,<br>нейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил).         |
| 17 | <i>Corydalis solida</i>         | 3                                           | 6 | 5 | 7 | 7 | $\frac{6.5}{4-9}$                                                                                        | $\frac{8}{4-12}$   | $\frac{13}{11-15}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{8}{6-10}$ | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).          |
| 18 | <i>Cotoneaster melanocarpus</i> | вид не значится                             |   |   |   |   | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{7.5}{4-11}$ | $\frac{9}{6-12}$     | $\frac{9}{7-11}$ | ×                | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>ксеромезофит,<br>базинейтрофил.                                     |
| 19 | <i>Crepis sibirica</i>          | вид не значится                             |   |   |   |   | $\frac{2}{1-3}$                                                                                          | $\frac{7}{3-11}$   | $\frac{11.5}{9-14}$  | ×                | ×                | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>мезофит.                                                            |
| 20 | <i>Cypripedium calceolus</i>    | 5                                           | 5 | 4 | 8 | 4 | $\frac{5}{3-7}$                                                                                          | $\frac{8}{4-12}$   | $\frac{12}{9-15}$    | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил).    |
| 21 | <i>Dactylorhiza cruenta</i>     | вид не значится                             |   |   |   |   | вид не значится                                                                                          |                    |                      |                  |                  |                                                                                                  |
| 22 | <i>Dactylorhiza fuchsii</i>     | вид не значится                             |   |   |   |   | $\frac{3.5}{1-6}$                                                                                        | $\frac{7}{4-10}$   | $\frac{13}{11-15}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{6}{3-9}$  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>гигромезофит,<br>базинейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил). |
| 23 | <i>Daphne mezereum</i>          | 4                                           | × | 5 | 7 | 5 | $\frac{5}{3-7}$                                                                                          | $\frac{7}{3-11}$   | $\frac{13}{11-15}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{6}{3-9}$  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).          |

| №  | Названия видов                  | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                      |                  |                    | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                 |
|----|---------------------------------|---------------------------------------------|---|---|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|----------------------|------------------|--------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                 | L                                           | T | M | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                   | Rc               | Nt                 |                                                                                   |
| 24 | <i>Delphinium elatum</i>        | вид не значится                             |   |   |   |   | $\frac{3.5}{1-6}$                                                                                        | $\frac{5.5}{3-8}$  | $\frac{13}{9-17}$    | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{7}{4-10}$   | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). |
| 25 | <i>Dianthus superbis</i>        | 7                                           | 6 | 8 | 8 | 2 | $\frac{3.5}{1-6}$                                                                                        | $\frac{6}{2-10}$   | $\frac{12}{9-15}$    | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{3}{1-5}$    | Гелиофит, мезотермное, мезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).          |
| 26 | <i>Diphysastrum complanatum</i> | 6                                           | 4 | 4 | 1 | 2 | $\frac{4}{1-7}$                                                                                          | $\frac{7.5}{3-12}$ | $\frac{12}{9-15}$    | $\frac{3}{1-5}$  | $\frac{4}{1-7}$    | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).         |
| 27 | <i>Epilobium tetragonum</i>     | 7                                           | 6 | 8 | 6 | 5 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{9.5}{6-13}$ | $\frac{15.5}{12-19}$ | $\frac{6}{3-9}$  | $\frac{6}{3-9}$    | Гелиофит, мезотермное, мезогигрофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).            |
| 28 | <i>Gagea granulosa</i>          | вид не значится                             |   |   |   |   | вид не значится                                                                                          |                    |                      |                  |                    |                                                                                   |
| 29 | <i>Gagea lutea</i>              | 4                                           | 5 | 6 | 7 | 7 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{13}{11-15}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{7.5}{5-10}$ | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).          |
| 30 | <i>Gagea minima</i>             | 7                                           | 6 | 5 | 7 | 7 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8.5}{5-12}$ | $\frac{12}{10-14}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{7}{4-10}$   | Гелиофит, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).                |
| 31 | <i>Galium verum</i>             | 7                                           | 6 | 4 | 7 | 3 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{8}{3-13}$   | $\frac{10}{3-17}$    | $\frac{9}{5-13}$ | $\frac{4}{1-7}$    | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).         |

| №  | Названия видов                  | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |    |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                     |                  |                  | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                            |
|----|---------------------------------|---------------------------------------------|---|----|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|------------------|------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                 | L                                           | T | M  | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                  | Rc               | Nt               |                                                                                              |
| 32 | <i>Gentiana cruciata</i>        | 7                                           | 6 | 3  | 8 | 3 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{9}{5-13}$   | $\frac{10}{7-13}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>ксеромезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |
| 33 | <i>Gymnadenia conopsea</i>      | 7                                           | × | 7  | 8 | 3 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{7.5}{3-12}$ | $\frac{14}{9-19}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |
| 34 | <i>Huperzia selago</i>          | 4                                           | 3 | 6  | 3 | 5 | $\frac{6}{3-9}$                                                                                          | $\frac{5.5}{1-10}$ | $\frac{16}{11-21}$  | $\frac{4}{1-7}$  | $\frac{6}{3-9}$  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит,<br>ацидофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).  |
| 35 | <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> | 7                                           | 6 | 11 | 7 | 6 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{8}{4-12}$   | $\frac{20}{17-23}$  | $\frac{7}{5-9}$  | $\frac{8}{5-11}$ | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>гидрофит,<br>нейтрофил,<br>эвтроф<br>(нитрофил).                |
| 36 | <i>Impatiens noli-tangere</i>   | 4                                           | 5 | 7  | 7 | 6 | $\frac{5.5}{3-8}$                                                                                        | $\frac{9}{4-14}$   | $\frac{15}{11-19}$  | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{7}{5-9}$  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>гигрофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).     |
| 37 | <i>Iris sibirica</i>            | 8                                           | 6 | 8  | 6 | 2 | $\frac{2}{1-3}$                                                                                          | $\frac{8.5}{5-12}$ | —                   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{3}{1-5}$  | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).       |
| 38 | <i>Lactuca sibirica</i>         | вид не значится                             |   |    |   |   | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{6}{3-9}$    | $\frac{13}{10-16}$  | ×                | ×                | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>гигромезофит.                                             |
| 39 | <i>Larix sibirica</i>           | вид не значится                             |   |    |   |   | $\frac{3.5}{1-6}$                                                                                        | $\frac{6.5}{4-9}$  | $\frac{12.5}{9-16}$ | $\frac{6}{1-11}$ | ×                | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>ацидофил.                                     |

| №  | Названия видов                 | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                    |                    |                   | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                 |
|----|--------------------------------|---------------------------------------------|---|---|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                | L                                           | T | M | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                 | Rc                 | Nt                |                                                                                   |
| 40 | <i>Lathyrus pisiformis</i>     | вид не значится                             |   |   |   |   | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{10}{7-13}$  | ×                  | ×                 | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит.                                        |
| 41 | <i>Lathyrus tuberosus</i>      | 7                                           | 6 | 4 | 8 | 4 | $\frac{5.5}{3-8}$                                                                                        | $\frac{9}{7-11}$   | $\frac{11}{9-13}$  | $\frac{9}{7-11}$   | $\frac{6}{3-9}$   | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил).       |
| 42 | <i>Libanotis sibirica</i>      | 7                                           | × | 3 | 8 | 2 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{9}{5-13}$   | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{3.5}{1-6}$ | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).         |
| 43 | <i>Listera ovata</i>           | 6                                           | × | 6 | 7 | 7 | $\frac{5}{3-7}$                                                                                          | $\frac{7}{2-12}$   | $\frac{14}{11-17}$ | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{6}{3-9}$   | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).     |
| 44 | <i>Lithospermum officinale</i> | 6                                           | 6 | 5 | 8 | 5 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8.5}{4-13}$ | $\frac{11}{4-18}$  | $\frac{9}{7-11}$   | $\frac{7}{5-9}$   | Теневыносливое, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, мезотроф (субнитрофил). |
| 45 | <i>Lotus corniculatus</i>      | 7                                           | × | 4 | 7 | 3 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{9.5}{4-15}$ | $\frac{9}{3-15}$   | $\frac{9}{5-13}$   | $\frac{3}{1-5}$   | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).         |
| 46 | <i>Lycopodium clavatum</i>     | 8                                           | 4 | 4 | 2 | 2 | $\frac{5}{1-9}$                                                                                          | $\frac{7}{3-11}$   | $\frac{12}{9-15}$  | $\frac{3.5}{1-6}$  | $\frac{3}{1-5}$   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, ацидофил, олиготроф (геминитрофил).         |
| 47 | <i>Malus sylvestris</i>        | [7]                                         | 6 | 5 | 7 | 5 | $\frac{4.5}{1-8}$                                                                                        | $\frac{7.5}{6-9}$  | $\frac{11}{8-14}$  | $\frac{8.5}{5-12}$ | $\frac{6}{3-9}$   | Теневыносливое, мезотермное, мезофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).          |



| №  | Названия видов                   | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |    |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                      |                  |                  | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)               |
|----|----------------------------------|---------------------------------------------|---|----|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|----------------------|------------------|------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                  | L                                           | T | M  | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                   | Rc               | Nt               |                                                                                 |
| 48 | <i>Matteuccia struthiopteris</i> | 5                                           | 6 | 8  | 7 | 7 | $\frac{6}{3-9}$                                                                                          | $\frac{8}{4-12}$   | $\frac{14}{12-16}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{8}{5-11}$ | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).   |
| 49 | <i>Melampyrum cristatum</i>      | 7                                           | 7 | 3  | 8 | 2 | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{8.5}{4-13}$ | $\frac{11}{9-13}$    | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, базинейтрофил, олиготроф (геминитрофил).   |
| 50 | <i>Nymphaea tetragona</i>        | вид не значится                             |   |    |   |   | $\frac{2.5}{1-4}$                                                                                        | $\frac{7}{4-10}$   | $\frac{21}{19-23}$   | ×                | ×                | Гелиофит, мезотермное, гидрофит.                                                |
| 51 | <i>Oenanthe aquatica</i>         | 7                                           | 6 | 10 | 7 | 6 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{7.5}{4-12}$ | $\frac{18}{15-21}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{6}{3-9}$  | Гелиофит, мезотермное, гигрогидрофит, нейтрофил, мезотроф (субнитрофил).        |
| 52 | <i>Origanum vulgare</i>          | 7                                           | × | 3  | 8 | 3 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8.5}{4-13}$ | $\frac{10}{5-15}$    | $\frac{6}{1-11}$ | $\frac{4}{1-7}$  | Гелиофит, мезотермное, ксеромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил).       |
| 53 | <i>Pinus sibirica</i>            | вид не значится                             |   |    |   |   | $\frac{4.5}{1-8}$                                                                                        | $\frac{6}{4-8}$    | $\frac{14.5}{10-19}$ | $\frac{6}{3-9}$  | $\frac{6}{3-9}$  | Теневыносливое, мезотермное, мезогигрофит, ацидофил, мезотроф (субнитрофил).    |
| 54 | <i>Platanthera bifolia</i>       | 6                                           | × | 5  | 7 | × | $\frac{5}{3-7}$                                                                                          | $\frac{8}{4-12}$   | $\frac{14}{11-17}$   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{5}{1-9}$  | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит, нейтрофил, олиготроф (геминитрофил). |
| 55 | <i>Pleurospermum uralense</i>    | вид не значится                             |   |    |   |   | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{6}{3-9}$    | $\frac{13}{11-15}$   | ×                | ×                | Теневыносливое, мезотермное, гигромезофит.                                      |

| №  | Названия видов               | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |    |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                     |                  |                    | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                              |
|----|------------------------------|---------------------------------------------|---|----|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|------------------|--------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                              | L                                           | T | M  | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                  | Rc               | Nt                 |                                                                                                |
| 56 | <i>Pulmonaria obscura</i>    | 4                                           | 5 | 6  | 8 | 7 | <u>5</u><br>1-9                                                                                          | <u>8</u><br>5-11   | <u>12.5</u><br>3-16 | <u>9</u><br>7-11 | <u>7.5</u><br>5-10 | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).    |
| 57 | <i>Rubus arcticus</i>        | вид не значится                             |   |    |   |   | <u>3.5</u><br>1-6                                                                                        | <u>5</u><br>2-8    | <u>15</u><br>11-19  | ×                | ×                  | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит.                                               |
| 58 | <i>Rubus caesius</i>         | 6                                           | 5 | ×  | 8 | 7 | <u>4.5</u><br>1-8                                                                                        | <u>9.5</u><br>6-13 | <u>11</u><br>5-17   | <u>8</u><br>4-12 | <u>9</u><br>7-11   | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>нейтрофил,<br>эвтроф<br>(нитрофил).             |
| 59 | <i>Salix acutifolia</i>      | вид не значится                             |   |    |   |   | <u>2.5</u><br>1-4                                                                                        | <u>7.5</u><br>4-11 | <u>14</u><br>9-19   | <u>9</u><br>7-11 | <u>5</u><br>3-7    | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил).   |
| 60 | <i>Stratiotes aloides</i>    | 7                                           | 6 | 11 | 8 | 6 | <u>2</u><br>1-3                                                                                          | <u>8</u><br>4-12   | <u>21</u><br>19-23  | <u>8</u><br>5-11 | <u>9</u><br>7-11   | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>гидрофит,<br>нейтрофил,<br>эвтроф<br>(нитрофил).                  |
| 61 | <i>Swida alba</i>            | вид не значится                             |   |    |   |   | <u>4.5</u><br>1-8                                                                                        | <u>7.5</u><br>5-10 | <u>15</u><br>10-20  | <u>8</u><br>5-11 | <u>6</u><br>3-9    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезогигрофит,<br>нейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |
| 62 | <i>Senecio fluviatilis</i>   | 7                                           | × | 9  | 7 | 8 | <u>17</u><br>14-20                                                                                       | <u>8.5</u><br>6-11 | <u>17</u><br>14-20  | <u>8</u><br>5-11 | <u>9</u><br>7-11   | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>гигрогидрофит,<br>нейтрофил,<br>эвтроф<br>(нитрофил).             |
| 63 | <i>Saponaria officinalis</i> | 7                                           | 6 | 5  | 7 | 5 | <u>3</u><br>1-5                                                                                          | <u>9.5</u><br>6-13 | <u>13</u><br>11-15  | <u>8</u><br>5-11 | <u>6</u><br>3-9    | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).              |

| №  | Названия видов                   | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                    |                     |                  |                    | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                             |
|----|----------------------------------|---------------------------------------------|---|---|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|------------------|--------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                                  | L                                           | T | M | R | N | Lc                                                                                                       | Tm                 | Hd                  | Rc               | Nt                 |                                                                                               |
| 64 | <i>Tilia cordata</i>             | [5]                                         | 5 | 5 | × | 5 | $\frac{5.5}{2-9}$                                                                                        | $\frac{9}{6-12}$   | $\frac{13.5}{9-18}$ | $\frac{6}{1-11}$ | $\frac{6}{3-9}$    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>гигромезофит,<br>ацидофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).   |
| 65 | <i>Tragopogon<br/>orientalis</i> | 7                                           | × | 5 | 7 | 6 | $\frac{2}{1-3}$                                                                                          | $\frac{8.5}{6-11}$ | $\frac{8}{3-13}$    | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{7}{5-9}$    | Гелиофит,<br>мезотермное,<br>ксеромезофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).        |
| 66 | <i>Ulmus glabra</i>              | [4]                                         | 5 | 6 | 7 | 7 | $\frac{5}{1-9}$                                                                                          | $\frac{9}{5-13}$   | $\frac{13}{9-17}$   | $\frac{6}{1-11}$ | $\frac{7.5}{5-10}$ | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>гигромезофит,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).  |
| 67 | <i>Viburnum<br/>opulus</i>       | 6                                           | 5 | × | 7 | 6 | $\frac{4.5}{1-8}$                                                                                        | $\frac{8.5}{4-13}$ | —                   | $\frac{8}{5-11}$ | $\frac{7}{5-9}$    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>нейтрофил,<br>мезотроф<br>(субнитрофил).                   |
| 68 | <i>Viola collina</i>             | 6                                           | 5 | 3 | 8 | 2 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{12}{9-15}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{3}{1-5}$    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |
| 69 | <i>Viola hirta</i>               | 6                                           | 5 | 3 | 8 | 2 | $\frac{3}{1-5}$                                                                                          | $\frac{8}{5-11}$   | $\frac{11.5}{9-14}$ | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{3}{1-5}$    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |
| 70 | <i>Viola mirabilis</i>           | 4                                           | 5 | 5 | 8 | × | $\frac{5}{2-8}$                                                                                          | $\frac{9}{5-13}$   | $\frac{12}{9-15}$   | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{5}{1-9}$    | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |

| №  | Названия видов         | Ступени по шкалам<br>Г. Эленберга<br>(1996) |   |   |   |   | Баллы условно-оптимального типа<br>режима и амплитуды<br>толерантности по шкалам<br>Д.Н. Цыганова (1983) |                  |                   |                  |                 | Экологические<br>группы<br>(Шенников,<br>1950; Горышина,<br>1979)                             |
|----|------------------------|---------------------------------------------|---|---|---|---|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------------------|------------------|-----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
|    |                        | L                                           | T | M | R | N | Lc                                                                                                       | Tm               | Hd                | Rc               | Nt              |                                                                                               |
| 71 | <i>Viola rupestris</i> | 6                                           | 5 | 3 | 8 | 2 | $\frac{2}{1-3}$                                                                                          | $\frac{8}{3-13}$ | $\frac{11}{9-13}$ | $\frac{9}{7-11}$ | $\frac{3}{1-5}$ | Теневыносливое,<br>мезотермное,<br>мезофит,<br>базинейтрофил,<br>олиготроф<br>(геминитрофил). |

**Условные обозначения:** L, Lc – шкалы освещенности-затенения; T – температурная шкала; Tm – термоклиматическая шкала; M, Hd – шкалы увлажнения почвы; R, Rc – шкалы кислотности почвы; N, Nt – шкалы богатства почвы минеральным азотом; × – вид с неясным индикационным значением или индифферентный (эвритопный); [...] – значения приведены для ювенильных растений.

**Приложение 13. Результаты опытов по проращиванию семян *Tragopogon orientalis* L. и *Gentiana cruciata* L.**

| №                           | Дата посева  | Продолжительность проращивания, сут. | Характеристика семян | Всхожесть семян, %                                                           |                         |
|-----------------------------|--------------|--------------------------------------|----------------------|------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|
| Семена <i>T. orientalis</i> |              |                                      |                      | Место сбора семян <i>T. orientalis</i>                                       |                         |
|                             |              |                                      |                      | ЦП 1<br>(суходольный луг)                                                    | ЦП 2<br>(пойменный луг) |
| 1                           | 12.08.2013   | 32                                   | свежесобранные       | 0                                                                            | 44                      |
| 2                           | 12.09.2013   | 30                                   | »                    | 0                                                                            | 40                      |
| 3                           | 11.10.2013   | 31                                   | »                    | 4                                                                            | 32                      |
| 4                           | 12.11.2013   | 33                                   | »                    | 0                                                                            | 36                      |
| 5                           | 15.12.2013   | 30                                   | »                    | 0                                                                            | 48                      |
| Семена <i>G. cruciata</i>   |              |                                      |                      | Место сбора семян <i>G. cruciata</i> –<br>ЦП 2 (зарастающий суходольный луг) |                         |
| 1                           | 03. 07. 2011 | 32                                   | перезимовавшие       | 8                                                                            |                         |
| 2                           | 03. 08. 2011 | 32                                   | »                    | 37                                                                           |                         |
| 3                           | 03. 09. 2011 | 31                                   | »                    | 41                                                                           |                         |
| 4                           | 03. 10. 2011 | 32                                   | »                    | –                                                                            |                         |
| 5                           | 03. 11. 2011 | 32                                   | »                    | 47                                                                           |                         |
| 6                           | 03. 12. 2011 | 32                                   | »                    | 62                                                                           |                         |